



韩忠明, 胥苗苗, 王云贺, 等. 干旱胁迫对防风叶片保护酶活性、渗透调节物质含量及药材品质的影响[J]. 华南农业大学学报, 2016, 37(6): 91-97.

干旱胁迫对防风叶片保护酶活性、渗透调节物质含量及药材品质的影响

韩忠明, 胥苗苗, 王云贺, 张 涛, 韩 梅, 杨利民

(吉林农业大学 中药材学院/吉林省生态系统与生态恢复重点实验室, 吉林 长春 130118)

摘要:【目的】探讨干旱条件下防风 *Saposhnikovia divaricata* 保护酶系统与防风适应干旱的生理机制。【方法】以 1 年生防风为材料, 设置 3 个梯度的水分供给, 包括充分供水对照 (CK)、轻度干旱胁迫 (LD) 和重度干旱胁迫 (SD) 处理, 研究干旱胁迫对防风叶片保护酶活性、渗透调节物质含量及 2 种色原酮 (升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷) 总含量的影响。【结果】试验初期, 不同处理下超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 活性和脯氨酸含量均呈增加趋势, 在中期达到最高值后开始呈现下降趋势。不同处理下丙二醛含量在整个试验期持续上升。试验初期, 各处理 2 种色原酮总含量均迅速增加, LD 和 SD 处理在试验中期达到峰值, 随后开始下降, 而 CK 处理在试验中期和后期平缓上升。LD 和 SD 处理的 3 种酶活性、渗透调节物质含量及 2 种色原酮总含量变化幅度大于 CK, 且 LD 和 SD 处理各项指标的峰值均大于 CK 的相应数值。各水分处理下 CAT 活性、2 种色原酮总含量分别与 SOD 活性显著相关。【结论】在防风栽培过程中, 适当施加干旱胁迫可促进叶片保护酶活性、渗透调节物质含量的提高, 有利于防风植株健壮生长并最终提高 2 种色原酮的含量。

关键词: 防风; 干旱胁迫; 保护酶; 脯氨酸; 丙二醛; 色原酮

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2016)06-0091-07

Effect of drought stress on leaf protective enzyme activities, contents of osmoregulation substances and quality of *Saposhnikovia divaricata*

HAN Zhongming, XU Miaomiao, WANG Yunhe, ZHANG Tao, HAN Mei, YANG Limin

(College of Chinese Medicinal Materials, Jilin Agricultural University/Key Laboratory for Ecological Restoration and Ecosystem Management of Jilin Province, Changchun 130118, China)

Abstract:【Objective】To investigate the physiological mechanisms of drought adaptation and protective enzyme system of *Saposhnikovia divaricata* under drought stress. 【Method】Three levels of water supply including full irrigation (CK), light drought stress (LD) and severe drought stress (SD) treatments were set up for annual *S. divaricata*. Effects of drought stress on leaf protective enzyme activities, contents of osmoregulation substances and total content of two chromones (prim-O-glucosylcimifugin and 5-O-methylvisammioside) of *S. divaricata* were studied. 【Result】The activities of superoxyde dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), and proline content under different water treatments increased during early test stage, reached peak during middle stage and then decreased. Malondialdehyde (MDA) content under different water treatments increased throughout the entire test period. The total contents of two chromones under different water treatments all increased at early stage, reached peak during middle stage and then decreased for LD and SD treatments, while slowly increased during both middle and late stage

收稿日期: 2016-02-18 优先出版时间: 2016-10-24

优先出版网址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/44.1110.s.20161024.1041.016.html>

作者简介: 韩忠明 (1979—), 男, 副教授, 博士, E-mail: hanzm2008@126.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31300270); 吉林省科技发展计划项目 (20130522048JH); “十二五”吉林省教育厅科学技术研究规划项目 (2015205)

for CK treatment. Changes in the activities of SOD, POD and CAT, the contents of osmoregulation substances, and the total contents of two chromones for LD and SD treatments were higher compared to CK, and the peak values of these measurements for LD and SD treatments were also higher compared to CK. There were significant correlations between CAT activity, the total content of two chromones and SOD activity under different water treatments. 【Conclusion】Appropriately imposing drought stress in the cultivation of *S. divaricata* can increase protective enzyme activities and the contents of osmoregulation substances of *S. divaricata* leaves, which is beneficial for *S. divaricata* growth and can increase the total content of two chromones.

Key words: *Saposhnikovia divaricata*; drought stress; protective enzyme; proline; MDA; chromone

水分是植物生存与发展的必要条件,干旱胁迫是影响植物生长和代谢的主要逆境因素之一^[1-2],在正常生长情况下,由于存在防御系统,植物体内自由基代谢保持平衡状态^[3]。在遭受干旱胁迫的时候,植物体除了产生一系列的生理生化变化,还依靠自身的保护性酶活性变化来清除积累的超氧自由基,维持活性氧的代谢平衡,从而减轻或避免自由基对细胞膜系统造成的伤害^[4-5]。许多研究表明,植物在逆境条件下的膜脂过氧化反应和保护酶活性变化在植物抗旱中发挥着极大作用,是衡量植物抗旱性强弱的重要生理指标^[6-7]。

防风 *Saposhnikovia divaricata* 是我国常用大宗中药材之一,以未抽薹的干燥根入药。主要种植在干旱半干旱地区,在生长期內倍受土壤和大气干旱的胁迫。因此,加强其抗旱性研究对挖掘干旱、半干旱地区防风生产潜力具有十分重要的意义。近年来对防风药材引种栽培、光合作用、化学成分及药理等方面的研究较多^[8-12],但对防风适应干旱环境的生理机制研究较少,特别是防风在干旱胁迫下保护酶活性与植物抗旱性的关系的研究鲜见报道。因此,笔者研究干旱胁迫对防风叶片保护酶〔(超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT))活性、渗透调节物质积累、膜脂过氧化程度及升麻素苷和5-O-甲基维斯阿米醇苷2种色原酮含量的影响,旨在探讨干旱条件下防风保护酶系统与防风适应干旱的生理机制,为防风抗旱机理的研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于2014年在吉林省长春市吉林农业大学药用植物园防雨棚内进行。地理位置为43°48'N、125°25'E,年降水量为573.5 mm,海拔251 m,年均

<http://xuebao.scau.edu.cn>

日照2 688 h,年平均气温4.8℃,无霜期142 d,相对湿度56%。全年主要降水集中在6—8月份,占全年降水近70%。

1.2 试验材料

试验采用盆栽方式,塑料盆高30.5 cm,上部口径31.4 cm,下部口径20 cm,每盆装土深度28 cm。2014年4月28日播种,保证土壤水分充足,2014年5月29日苗出齐后,每盆定苗5株。7月5日开始进行不同水分处理,9月30日结束。冬季做好防寒,保证人工控制水分供给量条件下,光照和温度等生态因子和供水方法接近自然状况。

1.3 试验设计

模拟长春降水量设计了3个梯度的水分供给量,即:重度干旱胁迫(200 mm,SD);轻度干旱胁迫(400 mm,LD);充分供水(600 mm,CK),3个处理的供水量分别相当于防风不同生长地区全年的降水总量。每个供水处理的浇水次数、时间均相同,选在当天17:00—18:00进行,每隔5 d浇水1次,为了和自然降水相近,试验以长春1990—2010年年平均降水量573.5 mm为参考,7月占全年的26.81%、8月占全年的22.49%、9月占全年的7.80%。由于各月份的降水量不同,所以3种供水处理的各月份浇水量也不同,根据试验用盆将每次浇水量换算成体积(mL),用喷壶模拟自然降水喷洒在防风植株,具体方案见表1。

2014年7月5日第1次控水前进行第1次取样,之后每半个月取样1次,直至9月30日结束,每次取样在17:00—18:00进行。取样时每个处理随机选取5盆,每盆随机选取2株,将10株样品装入冰盒,带回实验室后迅速将根洗净,叶片用液氮固定,储存于-80℃冰箱中,用于测定叶片SOD、POD、CAT活性、丙二醛(MDA)和脯氨酸含量;每个处理重复测定3次。根阴干,用于测定升麻素苷和5-O-甲基维斯阿米醇苷含量。

表1 水分供给试验设计方案

Tab.1 Experimental design of water supply

月份	处理 ¹⁾	模拟降水量/mm	每次供水量/mL
7	CK	600	2 292
	LD	400	1 528
	SD	200	764
8	CK	600	1 923
	LD	400	1 281
	SD	200	641
9	CK	600	667
	LD	400	445
	SD	200	222

1)CK: 充分供水; LD:轻度干旱胁迫; SD:重度干旱胁迫。

1.4 酶活性、MDA 和脯氨酸含量的测定

SOD 活性测定采用 NBT 光化还原法^[13],SOD 酶活性以抑制 NBT 光化还原的 50% (将 NBT 的还原抑制到对照一半时所需的酶量)为 1 个酶活性单位 (U);POD 活性采用愈创木酚法^[14]测定,每 30 s 记录 1 次,光密度以每分钟内 $D_{470\text{ nm}}$ 升高 0.01 为 1 U;CAT 活性采用紫外吸收法^[13]测定,每 30 s 记录 1 次,以每分钟内 $D_{240\text{ nm}}$ 下降 0.1 为 1 U;MDA 含量采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法^[15]测定;脯氨酸含量采用酸性茚三酮法^[14]测定。

1.5 升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷总含量的测定

防风根粉碎,过 30 目筛,精密称取 0.2 g 样品,加入 $0.4\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}[\text{C}_3\text{MIM}]\text{Br}$ 4 mL,在超声频率 50 kHz,40 ℃ 条件下提取 5 min,滤液采用 Agilent 1260 高效液相色谱仪测定升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷的总含量,色谱柱 Eclipse XDB-C₁₈(2.1 mm×150 mm×3.5 μm),柱温 30 ℃,检测波长 254 nm,采用甲醇溶液洗脱:甲醇体积分数在 0~9 min 内由 30% 缓慢增加到 45%,在 9~11 min 内由 45% 缓慢增加到 90%;流速 $0.7\text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$ 。根据峰面积计算防风根中升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷的含量之和。

1.6 数据处理

采用 Microsoft Excel 2013 和 DPS 12.01 统计软件对数据进行整理和分析,采用 Duncan's 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对防风叶片酶活性、MDA 和脯氨酸含量的影响

2.1.1 SOD 活性 防风叶片 SOD 对于干旱胁迫反应敏感,其受干旱影响变化见图 1A,不同水分处理下

SOD 活性均呈现出先升高后降低趋势,其中 SD 处理 SOD 活性快速增加,在 8 月 15 日达到最大值,是 CK 的 1.24 倍,而 LD 与 CK 处理下 SOD 增加的趋势较为平缓,在 8 月 31 日达到最大值,是 CK 的 1.04 倍,说明干旱胁迫下,SOD 活性的增加能够帮助植物更有效地清除自由基。方差分析表明,在 2 者达到最大值时,LD、SD 与 CK 均达到极显著差异水平($P<0.01$)。随着处理时间的延长,各处理下 SOD 活性开始下降,但是降低趋势各不相同,CK 的下降趋势最为平缓,而 LD、SD 处理下 SOD 急剧下降,2 者在 9 月 30 日 SOD 酶活性均低于对照,说明长时间干旱胁迫使防风叶片 SOD 活性降低,不能有效地帮助植物把

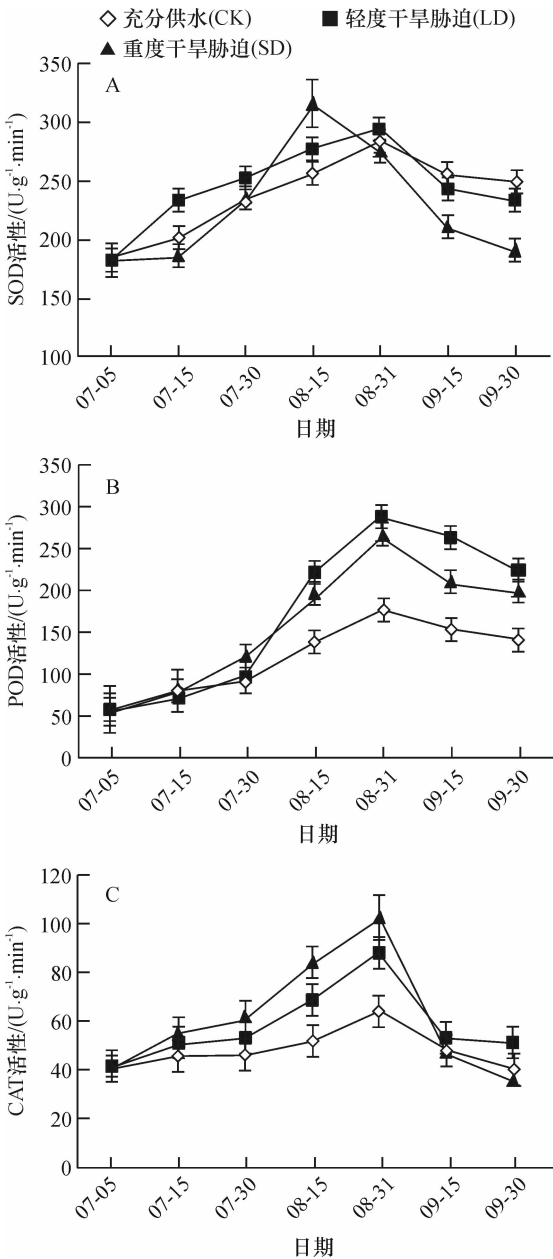


图1 不同干旱胁迫处理下防风叶片酶活性的变化
Fig.1 Changes in enzyme activities of *Saposhnikovia divaricata* leaves under different drought stresses
<http://xuebao.scau.edu.cn>

过多的自由基清除。

2.1.2 POD 活性 由图 1B 可知各处理下 POD 活性均呈现先上升后下降的趋势,均在 8 月 31 日达到最高水平,此时 LD 和 SD 处理的 POD 活性分别达到 CK 的 1.64 和 1.51 倍。方差分析表明,在三者达到最大值时,LD、SD 与 CK 均达到极显著差异水平 ($P<0.01$),说明干旱胁迫初期 POD 活性增加以抵抗干旱胁迫对防风造成的氧化伤害。随着干旱胁迫的持续,重度干旱胁迫下的 POD 活性急剧下降,而对照和轻度干旱胁迫的下降趋势较为平缓,LD、SD 的 POD 活性在 9 月 30 日均高于 CK,说明长时间干旱胁迫会对防风叶片的抗氧化能力造成伤害,POD 清除自由基能力下降。

2.1.3 CAT 活性 由图 1C 可看出各水分处理下 CAT 活性与 SOD、POD 活性变化趋势基本一致。试验初期,3 种处理下 CAT 上升趋势较为平缓,在 7 月 30 日后快速增加并在 8 月 31 日达到最大值,SD 和 LD 处理的 CAT 活性分别是对照的 1.92 和 1.64 倍。方差分析表明,在三者达到最大值时,LD、SD 与 CK 均达到极显著差异水平 ($P<0.01$),说明防风叶片在遭受干旱胁迫初期,CAT 活性增加以抵抗自由基对防风的氧化伤害。随着处理时间的延长,3 种处理下的 CAT 活性均显著下降,在 9 月 30 日 3 种处理的 CAT 活性大小顺序为:LD > CK > SD,说明长时间的干旱胁迫会降低 CAT 活性,重度干旱胁迫下防风叶片抗氧化能力衰退最大。

2.1.4 MDA 含量 丙二醛是植物受到逆境胁迫时膜脂过氧化作用的最终产物,干旱胁迫下防风叶片丙二醛积累越多,表明组织的保护能力越弱^[16]。由图 2A 可知,不同水分处理下 MDA 含量均呈现上升趋势,方差分析表明,8 月 31 日 SD、LD 与 CK 差异极显著 ($P<0.01$),在 9 月 30 日,SD 和 LD 的 MDA 含量分别是对照的 1.53 和 1.07 倍,各处理间达到极显著差异水平,表明干旱胁迫下防风叶片 MDA 含量增加,膜系统受到破坏。

2.1.5 游离脯氨酸含量 由图 2B 可知,在防风整个生长期,各水分处理下脯氨酸含量变化趋势大致相同,均呈先升高后降低的趋势。试验初期,各处理的脯氨酸含量相差不大,随着处理时间增加,除 CK 外,其他干旱胁迫处理的脯氨酸含量迅速积累升高,在 8 月 15 日达到峰值,SD 和 LD 处理的脯氨酸含量分别达到对照的 1.77 和 1.75 倍,差异极显著 ($P<0.01$)。8 月 15 日之后,脯氨酸含量快速下降,

并且在 9 月 15 日后 SD、LD 的脯氨酸含量均低于对照,达到极显著差异水平。表明脯氨酸在前期抵御干旱胁迫时起重要渗透调节作用。

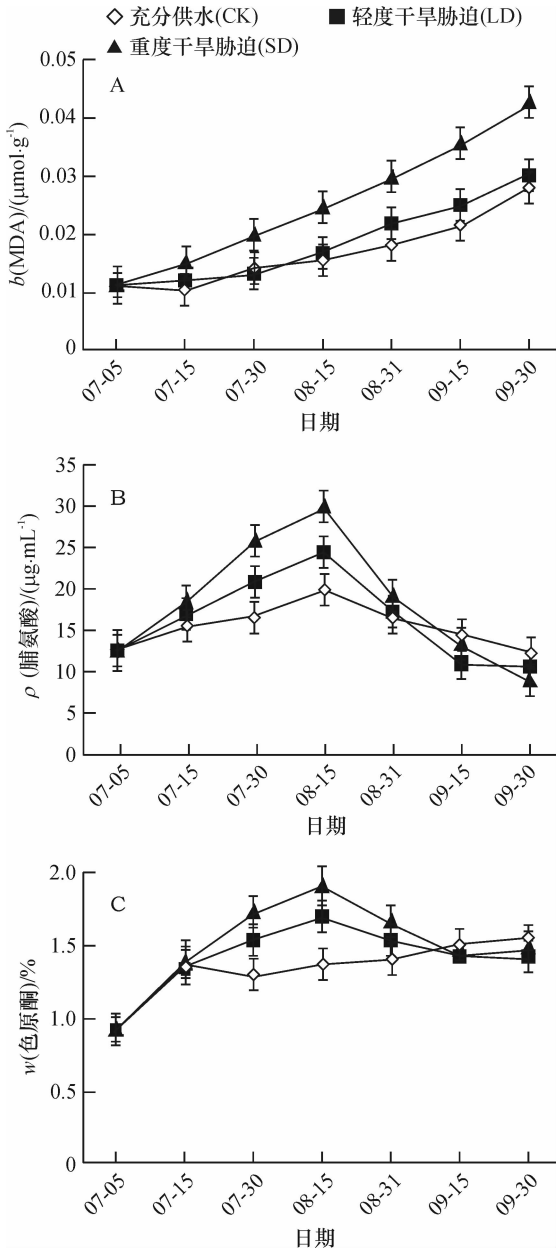


图 2 不同干旱胁迫处理下防风叶片 MDA、脯氨酸和色原酮含量的变化

Fig. 2 Changes in the contents of MDA, proline and chromones of *Saposnikovia divaricata* leaves under different drought stresses

2.2 干旱胁迫对防风药材品质的影响

不同供水量对防风有效成分的影响见图 2C。试验初期,各处理 2 种色原酮(升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷)总含量相差不大,随着处理时间增加,7 月 15 日之前各处理 2 种色原酮总含量均迅速增加,之后 CK 呈现比较平缓的升高趋势,而 LD 和

SD 处理 2 种色原酮总含量继续增加,在 8 月 15 日达到峰值,SD 的 2 种色原酮总含量达到 CK 的 1.42 倍,差异显著($P<0.05$);随后 LD 和 SD 处理 2 种色原酮总含量开始下降,到 9 月 15 日,各处理间差异不显著($P>0.05$)。

2.3 防风酶活性、渗透调节物质和 2 种色原酮含量的相关分析

表 2 显示了不同水分处理下防风各种酶活性、渗透调节物质和 2 种色原酮总含量的相关关系。CK 处理的 SOD 活性与 POD 活性极显著正相关,与 CAT

活性显著正相关;SOD、POD 活性、MDA 含量与 2 种色原酮总含量呈显著正相关关系。LD 处理的 SOD 活性与 CAT 活性、2 种色原酮总含量呈极显著正相关关系;POD 活性与 MDA 含量呈显著正相关。SD 处理的 SOD 活性分别与 CAT 活性、脯氨酸含量、2 种色原酮总含量呈显著正相关。逆境能够促进中药材次生代谢产物的积累,2 种色原酮总含量与 SOD 活性相关系数大小为 LD > SD > CK,说明防风叶片 SOD 对干旱胁迫反应较其他酶敏感。

表 2 不同干旱胁迫下酶活性、渗透调节物质含量和 2 种色原酮总含量的相关关系¹⁾

Tab.2 Correlation among enzyme activities, contents of osmoregulation substances and total contents of two chromones under different drought stresses

处理	指标	SOD 活性	POD 活性	CAT 活性	MDA 含量	脯氨酸含量	2 种色原酮总含量
CK	SOD 活性	1.00	0.96 **	0.76 *	0.60	0.39	0.77 *
	POD 活性		1.00	0.71	0.69	0.25	0.79 *
	CAT 活性			1.00	0.04	0.55	0.29
	MDA 含量				1.00	-0.35	0.79 *
	脯氨酸含量					1.00	0.11
	2 种色原酮总含量						1.00
LD	SOD 活性	1.00	0.69	0.90 **	0.29	0.57	0.90 **
	POD 活性		1.00	0.69	0.81 *	-0.08	0.59
	CAT 活性			1.00	0.24	0.45	0.65
	MDA 含量				1.00	-0.50	0.33
	脯氨酸含量					1.00	0.61
	2 种色原酮总含量						1.00
SD	SOD 活性	1.00	0.57	0.86 *	0.10	0.79 *	0.81 *
	POD 活性		1.00	0.54	0.80	0.04	0.62
	CAT 活性			1.00	-0.05	0.67	0.65
	MDA 含量				1.00	-0.35	0.37
	脯氨酸含量					1.00	0.72
	2 种色原酮总含量						1.00

1) *、** 分别表示相关性达 0.05 和 0.01 水平(Duncan's 法);CK:充分供水,LD:轻度干旱胁迫,SD:重度干旱胁迫。

3 讨论与结论

在正常的条件下,植物体内 SOD、POD 和 CAT 三者彼此协调。而在逆境胁迫下,植物体内活性氧产生和清除的平衡遭到破坏,活性氧自由基增加,当活性氧自由基浓度超过一定阈值时,就会影响植物的正常生长。植物需动员整个防御系统以抵抗氧化伤害,而防御系统中 SOD、POD 和 CAT 的活性高低就成为控制伤害的决定因素^[17],也能较好地反映植物对逆境的适应能力^[18-19]。本研究中,试验初期,防风叶片 SOD、POD、CAT 3 种酶活性均增加,说明在植物遭受干旱胁迫时,保护酶会迅速增加以清除植物

体内过多的自由基,防风叶片通过自身保护酶活性变化来保护其内部组织,减轻植株因土壤水分减少引起的损伤,降低对细胞膜的膜脂过氧化水平,并增强了防风生长后期对干旱的抵抗力。这与杨再强等^[20]对番茄保护酶的研究结果一致。随胁迫历时延长,不同水分处理、不同酶类型的表现不同,SD 处理的 SOD 活性在 8 月 15 日达到最高,超过其他 2 个处理;LD 处理的 POD 活性在 8 月 31 日达到最高,且超过其他 2 个处理;SD 处理的 CAT 活性在 8 月 31 日达到最高,且超过其他 2 个处理。不同水分处理、不同酶活性的增长速度以及达到高峰的时间不同,说明防风在长时间遭受干旱胁迫的时候,单一的抗氧

化酶并不足以防御植物的氧化胁迫,只有保护酶之间协同作用,才能共同抵抗干旱胁迫诱导的对植物的氧化伤害,并且提高防风适应干旱胁迫的能力。在试验后期,不同水分处理防风保护酶活性下降,可能是因为 SOD、POD 和 CAT 是植物抵抗干旱的第 1 层保护系统,当干旱发生在早期时,该系统在保护植株免受干旱导致的氧化损伤方面起着重要作用^[21]。而在植物长时间遭受干旱胁迫时,植物单靠 SOD、POD 和 CAT 活性的变化不足以保护植株免受干旱的损伤,必须启动其他抗干旱适应系统以保护细胞的正常机能,以适应干旱环境,并完成其生命进程^[22]。

丙二醛(MDA)含量高低和细胞质膜透性变化是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标^[23]。本研究中,MDA 作为活性氧积累而导致膜伤害的膜脂过氧化产物,其含量随着试验时间的延长不断增加,在后期(8月31日之后),其含量变化与保护酶 SOD、POD 和 CAT 活性的变化呈相反趋势,在轻度干旱胁迫及充分供水条件下 MDA 含量的上升幅度较小,而重度干旱胁迫下 MDA 含量增加达到了极显著水平,上升幅度大,说明防风保护酶活性的下降与 MDA 积累密切相关,可能互为因果,即一方面由于 SOD、POD 和 CAT 活性下降,使有害自由基积累超过了伤害的阈值,直接或间接启动膜脂过氧化反应,使 MDA 的含量增加^[24-25];另一方面,随着 MDA 的积累反过来又抑制了保护酶的活性,进一步促使膜系统受损加重^[25]。这与张盼盼等^[26]对干旱胁迫下糜子 *Panicum miliaceum* 叶片 MDA 含量的研究结果一致。

植物在适应干旱逆境条件的进化过程中逐渐形成了相应的生理调节机制,其中渗透调节作用是重要的生理反应^[27-28]。本研究中,试验初期,脯氨酸含量迅速增加,中期达到最大,说明植株遭受干旱胁迫时,脯氨酸含量迅速增加以提高细胞液浓度,降低细胞渗透势,保持了渗透平衡,以达到保持植物水分的作用。试验后期脯氨酸含量下降,可能与生长后期防风植株衰老及干旱胁迫加重,影响自身调节能力有关。

有效成分含量是衡量中药材品质的重要标准,试验初期,各处理下 2 种色原酮总含量相差不大,随着处理时间增加,各处理下 2 种色原酮总含量随着干旱胁迫程度不同而呈现不同的增加趋势。CK 处理的 2 种色原酮总含量呈现平缓增加趋势;而 LD 和

SD 处理 2 种色原酮总含量先呈迅速增加趋势,之后开始下降,并且 2 种色原酮总含量的大小是 SD > LD > CK,这与作者先前的研究结果一致^[29],即升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷含量随供水量的减少呈增加趋势。说明干旱胁迫能够刺激植物组织中次生代谢产物的产生^[30]。各处理 2 种色原酮总含量与 SOD 活性相关系数大小为 LD > SD > CK,说明防风叶片 SOD 对干旱胁迫反应较其他酶活性敏感。因此,在防风栽培过程中,适当控制土壤水分可促进叶片保护酶活性、渗透调节物质含量的提高,有利于防风植株健壮生长并提高有效成分含量,从而提高防风的中药品质,这是防风节水栽培技术的重要措施之一,本研究结果为防风保护酶系统与抗旱机制的研究提供了理论依据。

参考文献:

- [1] 山仑. 旱地农业技术发展趋势[J]. 中国农业科学, 2002, 35(7): 848-855.
- [2] CHAVES M M, OLIVEIRA M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture[J]. J Exp Bot, 2004, 55(407): 2365-2384.
- [3] MOCORD J M. Superoxide dismutase: An enzymic function for erythrocuprein[J]. Biol Chem, 1969, 244(22): 6049-6055.
- [4] BARTOLI C G, GÓMEZ F, MARTÍNEZ D E, et al. Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. J Exp Bot, 2004, 55(403): 1663-1669.
- [5] WU Y X, TIEDEMANN A V. Physiological effects of azoxystrobin and epoxiconazole on senescence and the oxidative status of wheat[J]. Pestic Biochem Phys, 2001, 71(1): 1-10.
- [6] LASCANO H R, MELCHIORRE M N, LUNA C M, et al. Effect of photooxidative stress induced by paraquat in two wheat cultivars with differential tolerance to water stress [J]. Plant Sci, 2003, 164(5): 841-848.
- [7] 周磊, 李松, 郭传龙, 等. PEG 模拟干旱处理条件下 2 种大豆的抗旱机制比较[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2013, 34(3): 54-60.
- [8] 孙晶波. 防风药材化学成分及其与根际土壤中无机元素含量的相关性研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2013.
- [9] 李铁雯. 不同产地防风药材的质量评价研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.
- [10] 韩忠明, 王云贺, 林红梅, 等. 吉林不同生境防风夏季

- 光合特性[J]. 生态学报, 2014, 34(17): 4874-4881.
- [11] 韩忠明, 王云贺, 韩梅, 等. 高速逆流色谱分离纯化防风中升麻素苷和5-O-甲基维斯阿米醇苷[J]. 分析化学, 2009, 37(11): 1679-1682.
- [12] 韩忠明, 杨荣艳, 王云贺, 等. 超声波提取防风色原酮的研究[J]. 时珍国医国药, 2008, 19(12): 3035-3037.
- [13] 西北农业大学植物生理生化教研室. 植物生理实验指导[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1987: 51-55.
- [14] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 258-260.
- [15] 郑炳松. 现在植物生理生化研究技术[M]. 北京: 气象出版社, 2006.
- [16] 桑子阳, 马履一, 陈发菊. 干旱胁迫对红花玉兰幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(1): 109-115.
- [17] JING Y W, HUANG B R. Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation[J]. Crop Sci, 2001, 2(41): 436-442.
- [18] 孙一荣, 朱教君, 康宏樟. 水分处理对沙地樟子松幼苗膜脂过氧化作用及保护酶活性影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(5): 729-734.
- [19] 李霞, 焦德茂, 戴传超. 转PEPC基因水稻对光氧化逆境的响应[J]. 作物学报, 2005, 31(4): 408-413.
- [20] 杨再强, 刘朝霞, 韩秀君, 等. 水分胁迫对番茄保护酶活性及果实产量的影响[J]. 东北农业大学学报, 2014(3): 40-45.
- [21] 陈坤明, 宫海军, 陈国仓, 等. 春小麦不同发育阶段抗氧化系统对田间缓慢干旱的响应[J]. 西北植物学报, 2003, 23(9): 1497-1505.
- [22] 葛体达, 隋方功, 白莉萍, 等. 长期水分胁迫对夏玉米根叶保护酶活性及膜脂过氧化作用的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(3): 18-23.
- [23] 陈少裕. 膜脂过氧化与植物逆境胁迫[J]. 植物学通报, 1989, 6(4): 211-217.
- [24] 战秀梅, 韩晓日, 杨劲峰, 等. 不同施肥处理对玉米生育后期叶片保护酶活性及膜脂过氧化作用的影响[J]. 玉米科学, 2007, 15(1): 123-127.
- [25] 陈展宇, 李大勇, 刘国宁, 等. 不同产量水平大豆叶片保护酶活性的比较[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, 40(3): 99-103.
- [26] 张盼盼, 冯佰利, 王鹏科, 等. 干旱条件下糜子叶片衰老与保护酶活性变化[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(2): 99-103.
- [27] 宋吉轩, 李金还, 刘美茹, 等. 油菜素内酯对干旱胁迫下羊草渗透调节及抗氧化酶的影响研究[J]. 草业学报, 2015, 24(8): 93-102.
- [28] CABUSLAY G S, ITO O, ALEJAR A A. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit[J]. Plant Sci, 2002, 163(4): 815-827.
- [29] 韩忠明, 王云贺, 赵淑杰, 等. 不同供水量对防风生长发育和品质的影响[J]. 华南农业大学学报, 2009, 30(3): 4-7.
- [30] 阎秀峰. 植物药用成分的环境调控[M]//黄璐琦, 郭兰萍. 中药资源生态学研究. 上海: 上海科学技术出版社, 2006.

【责任编辑 庄 延 李晓卉】