

干旱胁迫对润楠幼苗生长和生理生化指标的影响*

罗杰 周光良 胡庭兴** 胡红玲 陈洪 王茜 胡义 王彬

四川农业大学林学院 雅安 625014

摘要 以2年生润楠 (*Machilus pingii*) 幼苗为试验材料, 采用盆栽和持续停水的干旱处理方法, 模拟研究不同干旱胁迫时段对润楠幼苗生长及抗性生理的影响, 旨在为润楠幼苗的栽培和水分管理提供理论依据及技术参考. 结果显示: (1) 随着干旱胁迫时间延长和胁迫程度增加, 土壤体积含水量 (SWC)、叶片组织中相对含水量 (LRWC)、苗高和地径生长量均下降, 叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素Car以及叶绿素a/b均呈先增加后降低的趋势; (2) 主要渗透调节物质可溶性糖 (SS) 含量、可溶性蛋白 (SP) 含量随着干旱时间延长表现为先升后降, 脯氨酸 (Pro) 含量逐渐升高; (3) 丙二醛 (MDA)、过氧化氢 (H_2O_2) 含量在轻度 (SWC为10%-15%) 和中度 (SWC为6%-10%) 胁迫下缓慢增加, 重度胁迫 (SWC < 6%) 下大幅度增加, 说明膜脂过氧化作用加剧, 膜透性增加; (4) 在整个干旱过程中, 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性、抗坏血酸 (AsA) 逐渐下降, 而过氧化物酶 (POD) 活性在轻度和中度干旱过程中逐渐加强, 重度胁迫下急剧下降, 但胁迫结束时仍高于对照25.5%. 本研究表明, 在轻度和中度干旱条件下 (SWC > 7.6%), 润楠幼苗能通过调节自身的抗氧化系统和渗透调节物质含量来减轻干旱伤害, 维持植物体的生长及正常生理代谢, 从而表现出一定的耐旱抗旱潜力; 但在土壤水分亏缺较严重的条件下, 润楠幼苗会受到严重伤害. 图4 表2 参38

关键词 干旱胁迫; 润楠; 生长; 生理特性

CLC Q945.78

Effects of drought stress on growth and physiological parameters of *Machilus pingii* seedlings*

LUO Jie, ZHOU Guangliang, HU Tingxing**, HU Hongling, CHEN Hong, WANG Qian, HU Yi & WANG Bin
Faculty of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, China

Abstract This paper is aimed to determine the drought-resistant characteristics of *Machilus pingii* seedlings in order to provide theoretical foundation and technical reference for the cultivation and water management of *M. pingii* seedlings. The study was a pot trial in greenhouse. The continuous drought stress in different duration was classified as different soil water levels: well-watered (CK), mildly stressed (water soil content (SWC): 10-15%), moderately stressed (SWC: 6-10%) and severely stressed (SWC: < 6%). The results indicated that: (1) with longer duration of drought stress, the SWC, relative leaf water content (LRWC), and the height and basal diameter increment of seedling decreased significantly. Chlorophyll a (Chla), Chlorophyll b (Chlb), carotenoids (Car) contents and Chla/b increased at the beginning and then decreased. (2) Main osmotic adjustment substances including soluble sugar (SS) and soluble protein (SP) contents increased at first, reached the maximum values under moderate drought stress, and declined under severe drought, while proline (Pro) content increased continuously. (3) With higher drought stress intensity, the contents of malonaldehyde (MDA) and hydrogen peroxide (H_2O_2) increased slowly under moderate drought stress, and then rose sharply under severe drought stress, which led to aggravation of membrane lipid peroxidation and increase of membrane permeability. (4) The superoxide dismutase (SOD) activity and ascorbic acid (AsA) content in leaves were significantly lower in drought-stressed plants compared with well-watered plants, whereas peroxidase (POD) activity initially increased but then declined. By the end of drought stress, POD activity was still 25.5% higher than that of CK. We concluded that under the condition of mild and moderate drought stress (SWC > 7.6%) *M. pingii* seedlings can adjust the protective enzyme system and osmotic adjustment substances to reduce the damage of drought stress and maintain growth of the seedlings and normal physiological metabolism. But under the condition of serious soil water deficit, *M. pingii* seedlings will be severely hurt.

Keywords drought stress; *Machilus pingii*; growth; physiological characteristic

收稿日期 Received: 2014-11-04 接受日期 Accepted: 2015-01-20

*四川省“十二五”育种攻关项目 (2011NZ0098-10) 和国家“十二五”科技支撑计划 (2011BAC09B05) 资助 Supported by the Crops Breeding Project of the Twelfth Five-year Plan of Sichuan Province (2011NZ0098-10) and the Sci-tech Pillar Project of the Twelfth Five-year Plan of China (2011BAC09B05)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: hutx001@aliyun.com)

在众多环境因子胁迫中,干旱胁迫是植物遭受的所有非生物胁迫中损害最为严重的一种胁迫^[1],在许多地区成为农林发展的瓶颈。据统计,我国干旱及半干旱地区面积占全国总耕地面积的48%,是一个水资源匮乏的国家,人均淡水资源为世界人均占有量的25%,其中农业用水量占全国总用水量的50%^[2]。研究表明,干旱胁迫会打破活性氧的产生和清除系统之间的平衡,使细胞内活性氧增多导致膜脂过氧化并降低细胞膜稳定性,严重抑制植物的生长^[3]。长期以来,植物在不断的进化过程中,为了保护自身免受活性氧的伤害,形成了自身的抗氧化系统,包括酶促系统,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)与非酶促系统,如抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)、维生素E、类胡萝卜素,以确保植物体内自由基的产生和清除处于动态平衡^[4]。植物通过渗透调节物质的积累,如可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)、游离脯氨酸(Pro)和甜菜碱等,从而降低植物细胞内的水势,防止水分外流,同时起到保护细胞内大分子的作用。因此,对干旱胁迫下植物体内抗氧化物质及渗透调节物质含量变化的研究,是了解植物在长期进化过程中所演化出适应干旱的机制和策略的重要基础。长期以来关于干旱胁迫对植物生长影响的报道有很多,但对我国一些珍稀乡土树种如樟科楠木属、樟属等树种在干旱条件下的生理及生长响应却很少有报道。

润楠(*Machilus pingii*),樟科(Lauraceae)润楠属(*Machilus*)乔木,为我国著名的珍贵用材和观赏树种之一,其树型高大挺直,木材纹理致密,是上等的用材树种。润楠为我国西南地区特有种,主要分布于四川盆地西缘山地,由于野生资源破坏极其严重而呈零星片断分布,无人工种植栽培历史^[5]。有研究表明,我国82种润楠属植物就有71种处于濒危状态^[6-7],因此当前各级政府大力支持发展楠木、润楠和香樟等珍稀乡土树种人工林,但目前对这些树种人工造林盲目性较大,缺乏成熟、系统的培育技术^[8]。鉴于我国干旱情势的严峻性,探索润楠栽培技术及其对不同水分条件的响应,对于发展其人工林,以及采取科学的经营管理方式,提高其抗旱性和造林成效具有重要意义。目前,对润楠属植物的研究主要有滇润楠(*Machilus yunnanensis*)、刨花润楠(*Machilus pauhoi*)、红楠(*Machilus thunbergii*)等树种的育苗与造林技术方面,而对润楠属植物的干旱适应性研究还较为少见。其中,唐甜甜等对滇润楠幼苗进行水分胁迫及复水研究^[9],黎明等研究低温对宜昌润楠(*Machilus ichangensis*)生理指标的影响^[10]。而对于西南特有种润楠的研究,更是仅限于植物分类学方面。我们通过研究润楠在不同干旱胁迫下叶片抗氧化能力和可溶性有机渗透调节物质含量的变化,探讨其对于干旱胁迫的适应性及耐受性,以为润楠幼苗的栽培和水分管理提供理论依据及技术参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在四川农业大学教学科研园区内,位于东经102°59'16"、北纬29°58'52",海拔580 m,多年平均气温16.2℃,≥10℃的积温5 231℃,月平均最高温29.9℃(7月),月平均最低温3.7℃(1月),年均日照时数1 039.6 h,无霜期298 d,多年平均降雨量1 774.3 mm,空气平均湿度79%,属于亚热带湿润

气候。

1.2 试验材料

2年生润楠幼苗来自富顺县林场。栽培基质选择农田沙壤土,其主要化学性质为:pH 7.85,有机质24.38 g/kg,全氮0.66 g/kg,全钾5.81 g/kg,有效磷128.63 mg/kg,速效钾15.27 mg/kg。栽植容器为统一规格的聚乙烯塑料盆(口径29 cm、底径17 cm、盆高25 cm)进行盆栽实验,土壤混匀后定量装盆,约每盆15 kg。

于2013年11月将润楠苗栽植于塑料盆中,先进行一段时间的适应性生长,期间进行常规水分管理。采用HH2便携式土壤水分测定仪(ML2x, GBR)监测土壤含水量,将土壤体积分含水量控制在20%(相当于田间持水量的80%)左右。胁迫开始时润楠幼苗平均高39.80 cm,平均地径6.82 mm。

1.3 试验设计

大多数陆生植物生长的土壤水分状态都不是固定不变的,尤其是在少雨地区、干旱和半干旱地区,多数植物处于从丰水到缺水甚至严重缺水的一个动态变化过程。因此本试验拟采用不同时段持续性停止浇水的方法进行干旱胁迫处理。

试验采用单因素设计,设置7个土壤水分梯度处理(包括对照CK),每隔6 d对一个处理停止浇水,即第一个处理期(0-6 d)对第一组处理停止浇水,其余6个处理正常浇水;第二个处理期(6-12 d)对第二组处理停止浇水,其余5个处理正常浇水,以此类推,胁迫历时36 d,胁迫结束后形成了分别持续停水36、30、24、18、12、6和0 d(相应记作D36、D30、D24、D18、D12、D6和D0)共7个时段的土壤水分梯度,以及在相对应土壤水分状态下生长的受胁迫植株。于胁迫结束次日早上8:00-9:00迅速采集各处理植株相同部位成熟叶片测定其抗性生理指标。为了便于分析,根据各处理土壤含水量(SWC)及各生理指标对各水分处理的反应,将7个水分处理分为4组:正常供水(D0: SWC > 15%)、轻度干旱(D6: SWC在10%-15%)、中度干旱(D12、D18: SWC在6%-10%)、重度干旱(D24、D30、D36: SWC < 6%)^[11-12]。试验期间平均温度为21℃,平均空气相对湿度为41%。

1.4 植株生长及生理指标测定方法

受体植物的株高与地径分别用卷尺与游标卡尺测量,叶片相对含水量采用饱和称重法^[13]测定,叶绿素含量采用丙酮浸提法^[14]测定,可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝染色法^[15]测定,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定,超氧化物歧化酶(SOD)采用氮蓝四唑(NBT)法测定,游离脯氨酸(Pro)含量采用茚三酮比色法测定,丙二醛(MDA)采用硫代巴比妥酸法^[14]测定,过氧化氢(H₂O₂)参照刘俊的方法^[16]测定,抗坏血酸参照王韶唐的方法^[17]测定。

1.5 数据处理与分析

采用SPSS 16.0统计分析软件(SPSS Inc., USA)对试验数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA),并用最小显著差数法(LSD法)进行多重比较。SigmaPlot 10.0图表处理软件作图表。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下土壤体积分含水量(SWC)和叶片组织相对含水量(LRWC)的变化

由图1可知,随着干旱胁迫时间的延长,SWC显著降

低 ($P < 0.05$), 其中停水 30 d 与 36 d 后 SWC 差异已经不明显 ($P > 0.05$).

植物叶片的相对含水量可以直接反应植物体在干旱环境下水分的亏缺程度. 由图1得知, 随着SWC的降低, LRWC呈下降趋势, 在停水0-18 d期间, 各处理之间差异不明显 ($P > 0.05$), 趋势较为平缓, 停水24 d后, 此时 $SWC < 6\%$, LRWC显著下降 ($P < 0.05$), 胁迫结束时 (D36) 的LRWC为对照的23%. 可见, 润楠幼苗叶片在土壤干旱程度达到中度时, 叶片仍然具有较高的保水能力.

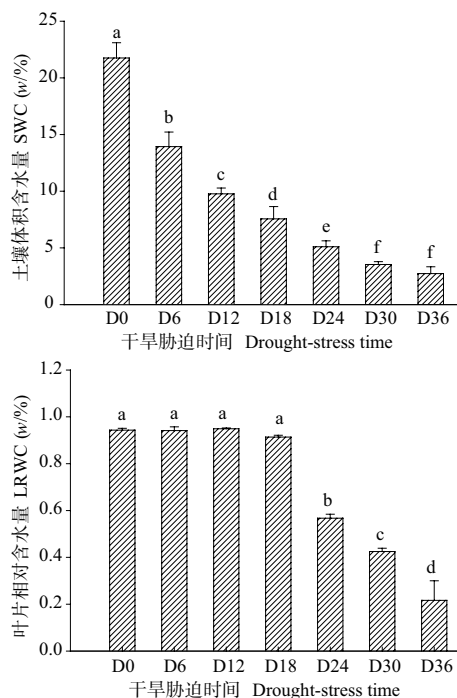


图1 干旱胁迫下土壤体积含水量、润楠幼苗叶片相对含水量的变化. 不同小写字母表示差异达0.05显著水平. D0、D6、D12、D18、D24、D30、D36分别表示持续干旱0 d、6 d、12 d、18 d、24 d、30 d、36 d.

Fig. 1 Variation of the soil volumetric water content (SWC) in the cultivating pot and relative water content in leaves (LRWC) of *Machilus pingii* seedlings under drought stress. Lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 probability level. D0, D6, D12, D18, D24, D30, D36 indicates continuous drought-stress period, of 0 d, 6 d, 12 d, 18 d, 24 d, 30 d and 36 d respectively.

表2 干旱胁迫对润楠幼苗叶片光合色素含量的影响

Table 2 Effects of drought stress on the content of chlorophyll in leaves of *Machilus pingii* seedlings

干旱胁迫时间及土壤含水量 Drought-stress time and soil volumetric water content	叶绿素 Chla (w/mg g ⁻¹ , DW)	叶绿素 Chlb (w/mg g ⁻¹ , DW)	叶绿素a/b Chla/b	类胡萝卜素 Car (w/mg g ⁻¹ , DW)
D0 (CK, 21.75%)	0.75 ± 0.02 ef	0.17 ± 0.01 c	4.42 ± 0.15 bc	0.20 ± 0.01 c
D6 (13.93%)	0.82 ± 0.07 e	0.22 ± 0.04 bc	4.45 ± 0.45 bc	0.20 ± 0.03 c
D12 (9.78%)	0.97 ± 0.3 d	0.22 ± 0.01 b	4.45 ± 0.12 b	0.24 ± 0.01 c
D18 (7.57%)	1.40 ± 0.10 c	0.22 ± 0.01 b	6.32 ± 0.62 a	0.28 ± 0.02 b
D24 (5.10%)	2.10 ± 0.09 a	0.46 ± 0.05 a	4.63 ± 0.59 b	0.32 ± 0.03 a
D30 (3.53%)	1.66 ± 0.02 b	0.44 ± 0.00 a	3.78 ± 0.05 cd	0.28 ± 0.02 b
D36 (2.73%)	0.66 ± 0.03 f	0.21 ± 0.01 c	3.13 ± 0.25 d	0.14 ± 0.01 d

不同小写字母表示差异达0.05显著水平. D0、D6、D12、D18、D24、D30、D36分别表示持续干旱0 d、6 d、12 d、18 d、24 d、30 d、36 d.

Lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 probability level. D0, D6, D12, D18, D24, D30, D36 indicates continuous drought-stress period, of 0 d, 6 d, 12 d, 18 d, 24 d, 30 d and 36 d respectively.

2.2 干旱胁迫对润楠幼苗生长的影响

如表1所示, 随着胁迫时间的延长, 润楠幼苗株高增量和地径增量均呈降低趋势. 株高增量在达到中度胁迫过程中 (停水6-18 d) 各处理与CK基本在同一水平 ($P > 0.05$), 在重度胁迫 (停水24-36 d) 下, 各处理分别比CK减少了64.1%、75.0%、68.7% ($P > 0.05$); 地径增量在停水24 d前各处理与CK之间差异不显著 ($P > 0.05$), 而在胁迫结束时出现负增长. 说明在干旱胁迫过程中, 润楠幼苗的生长受到抑制, 表明在严重干旱胁迫下, 水分亏缺严重, 导致木质部收缩.

表1 干旱胁迫下润楠幼苗株高、地径增量的变化

Table 1 Variation of height and basal diameter increment of *Machilus pingii* seedlings under drought stress

干旱胁迫时间及土壤含水量 Drought-stress time and soil volumetric water content	株高增量 (h/cm) Height increment	地径增量 (d/cm) Basal diameter increment
D0 (CK, 21.75%)	3.20 ± 0.14 a	0.31 ± 0.06 a
D6 (13.93%)	2.60 ± 1.35 ab	0.24 ± 0.02 ab
D12 (9.78%)	2.53 ± 0.66 a	0.28 ± 0.19 ab
D18 (7.57%)	1.67 ± 0.78 ab	0.26 ± 0.14 ab
D24 (5.10%)	1.15 ± 0.35 bc	0.14 ± 0.01 ab
D30 (3.53%)	0.80 ± 0.42 c	0.08 ± 0.07 b
D36 (2.73%)	1.00 ± 0.42 b	-0.17 ± 0.11 c

不同小写字母表示差异达0.05显著水平. D0、D6、D12、D18、D24、D30、D36分别表示持续干旱0 d、6 d、12 d、18 d、24 d、30 d、36 d.

Lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 probability level. D0, D6, D12, D18, D24, D30, D36 indicates continuous drought-stress period, of 0 d, 6 d, 12 d, 18 d, 24 d, 30 d and 36 d respectively.

2.3 干旱胁迫对润楠幼苗光合色素含量的影响

表2显示, 各干旱胁迫处理对润楠幼苗光合色素含量产生一定的影响, 叶绿素a (Chla)、叶绿素b (Chlb)、类胡萝卜素 (Car) 含量以及Chla/b均呈先升后降趋势, 其中Chla、Chlb及Car 含量在第24天时达到峰值, 分别比CK显著增加180%、170%、60% ($P < 0.05$), 在停水18 d时, Chla/b最大, 比CK显著增加 ($P < 0.05$), 增幅达43.1%; 胁迫第36天时 (D36), Chla、Car和Chla/b分别比CK降低12.0%、30%、29.2%, 而Chlb仍比CK高23.5%.

2.4 干旱胁迫下润楠幼苗活性氧 (H_2O_2) 含量和膜脂过氧化产物 (MDA) 的变化

如图2所示, 随着干旱胁迫时间的延长, H_2O_2 含量呈上

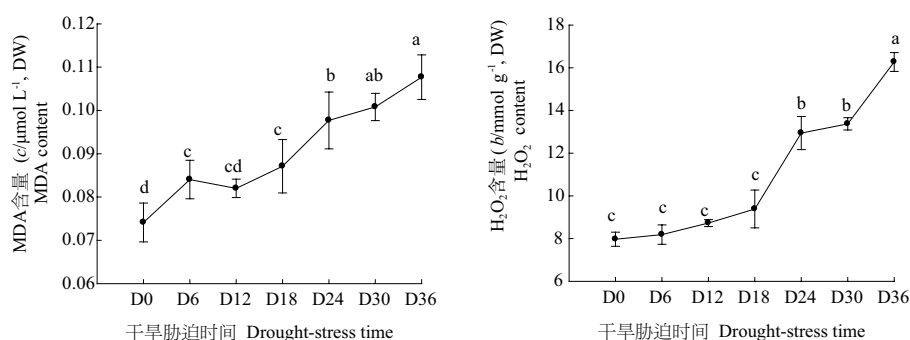


图2 干旱胁迫对润楠幼苗叶片 H_2O_2 和MDA含量的影响. 不同小写字母表示差异达0.05显著水平. D0、D6、D12、D18、D24、D30、D36分别表示持续干旱0 d、6 d、12 d、18 d、24 d、30 d、36 d.

Fig. 2 Effects of drought stress on the contents of H_2O_2 and MDA in leaves of *Machilus pingii* seedlings. Lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 probability level. D0, D6, D12, D18, D24, D30, D36 indicates continuous drought-stress period, with 0 d, 6 d, 12 d, 18 d, 24 d, 30 d and 36 d respectively.

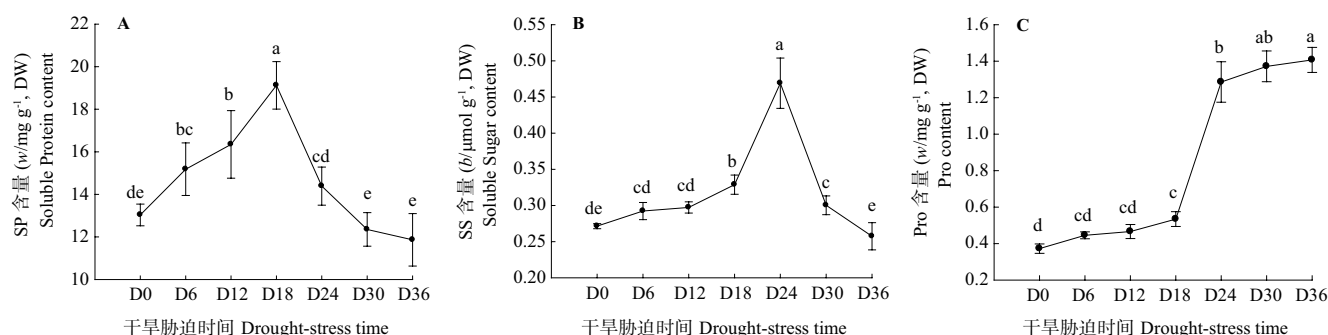


图3 干旱胁迫对润楠幼苗叶片3种渗透调节物质含量的影响. 不同小写字母表示差异达0.05显著水平. D0、D6、D12、D18、D24、D30、D36分别表示持续干旱0 d、6 d、12 d、18 d、24 d、30 d、36 d.

Fig. 3 Effects of drought stress on the contents of three osmolytes in leaves of *Machilus pingii* seedlings. Lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 probability level. D0, D6, D12, D18, D24, D30, D36 indicates continuous drought-stress period, of 0 d, 6 d, 12 d, 18 d, 24 d, 30 d and 36 d respectively.

升趋势, 其中在0-18 d时, 各处理及对照之间差异不显著 ($P > 0.05$), 而停水18 d后, H_2O_2 含量急剧上升, 到胁迫结束时, 其 H_2O_2 含量比CK高104.1% ($P < 0.05$). 由此可见, 在轻度与中度干旱胁迫过程中, 润楠幼苗叶片细胞膜结构损伤程度较小, 随着胁迫程度加深, 其叶片细胞膜结构损伤加剧.

随着干旱胁迫时间的延长, MDA含量呈上升趋势 (图2), 各处理与对照之间差异均达显著水平 ($P < 0.05$), 说明干旱胁迫引起膜脂过氧化加剧, 膜透性增强, 导致膜系统受损.

2.5 干旱胁迫下润楠幼苗渗透调节物质含量的变化

如图3A所示, 在干旱胁迫逐渐加深的程度下, 润楠幼苗叶片中可溶性蛋白 (SP) 含量表现出先增加后降低的规律, 且各处理与对照之间均达到显著水平 ($P < 0.05$), 在第18天 (中度干旱) 时, 达到峰值, 比CK增加46.7%, 随后其含量显著下降 ($P < 0.05$), 直至处理结束, 其含量较CK低9.0%.

由图3B可以看出, 可溶性糖 (SS) 含量整体随着干旱时间的延长和胁迫程度的增加呈先升后降趋势. 在0-12 d时, 润楠幼苗叶片中的SS含量维持在相对较低水平, D12仅高于CK7.4%, 且各处理与对照之间差异不明显 ($P > 0.05$); 在18-24 d时, 其含量显著上升并达到峰值 ($P < 0.05$), 此时叶片

中SS含量比CK增加74.1%, 随着胁迫程度进一步加深, 叶片中SS急剧下降, 直至处理结束, 较CK低3.4%, 且差异不明显 ($P > 0.05$).

在干旱胁迫下, 脯氨酸 (Pro) 的累积程度反应着植物抗旱能力强弱. 由图3C得知, 随着干旱胁迫程度的加剧, 润楠幼苗叶片Pro呈上升趋势, 特别是在停水24 d (重度胁迫) 时, Pro含量急剧上升, 较CK增加248.6% ($P < 0.05$), 直至处理结束, Pro含量高于CK278.3%.

2.6 干旱胁迫对润楠幼苗抗氧化系统的影响

如图4A所示, 随着干旱胁迫时间的延长, 润楠幼苗叶片组织中超氧化物歧化酶 (SOD) 活性呈下降趋势, 轻度干旱 (第6天) 时, 润楠幼苗叶片SOD活性下降14.8%, 随后各处理间差异不显著 ($P > 0.05$), 到重度干旱 (第24天), SOD活性显著下降 ($P < 0.05$), 比CK减少了36.4%.

如图4B所示, 在干旱条件下, 润楠幼苗叶片组织中过氧化物酶 (POD) 活性表现出先升后降的趋势, 且各处理与对照之间差异显著 ($P < 0.05$), 在干旱第24天时, 达到峰值, 较CK高74.0%, 随着胁迫程度进一步加剧, POD活性显著下降 ($P < 0.05$), 直至胁迫处理结束, 其POD活性仍比CK高25.5%.

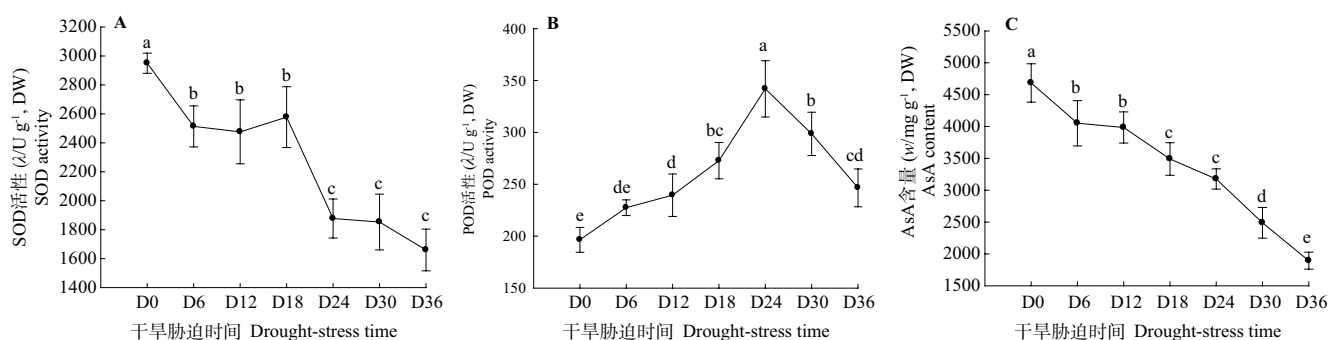


图4 干旱胁迫对润楠幼苗叶片抗氧化系统的影响. 不同小写字母表示差异达0.05显著水平. D0、D6、D12、D18、D24、D30、D36分别表示持续干旱0 d、6 d、12 d、18 d、24 d、30 d、36 d.

Fig. 4 Effects of drought stress on the system of antioxidant substances in leaves of *Machilus pingii* seedlings. Lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 probability level. D0, D6, D12, D18, D24, D30, D36 indicates continuous drought-stress period, of 0 d, 6 d, 12 d, 18 d, 24 d, 30 d and 36 d respectively.

如图4C所示,在土壤含水量SWC显著下降的过程中,同SOD一样,润楠幼苗叶片中的抗坏血酸(AsA)含量呈下降趋势,且各处理与对照之间差异显著($P < 0.05$),直至胁迫处理结束,其含量比CK减少了59.6%。

3 讨论与结论

3.1 干旱胁迫下润楠幼苗水分状况及光合色素变化特征

干旱胁迫强烈影响植物叶片的水分供应状况,叶片相对含水量(LRWC)能够反映土壤缺水时植物体内水分的亏缺程度^[18]。有研究表明,LRWC下降幅度反映了叶片的保水能力,其下降幅度越小,叶片保水能力越强,植物抗旱性越强^[19]。本研究表明,在干旱胁迫条件下,土壤中可利用水分减少,导致润楠幼苗根系吸水困难,植物组织水分亏缺。胁迫程度越高,亏缺越严重,但在轻度胁迫(土壤体积含水量SWC为10%-15%,土壤相对含水量SRWC为45%-70%)和中度胁迫(SWC为6%-10%,SRWC为20%-45%)下,LRWC仍维持在较高水平,与对照差异不明显。说明在SWC > 6%的情况下,润楠幼苗能通过减缓LRWC下降幅度,提高其保水能力,从而保持PSII的完整性,促使光合作用的正常进行,这与毛白杨(*Populus tomentosa*)幼苗以及杠柳(*Periploca sepium*)幼苗水分生理对不同干旱胁迫强度的响应^[20-21]一致。

植物体叶绿素含量的变化能够指示植物对水分胁迫的敏感性,并直接影响光合产量^[22]。本研究结果表明,随着土壤相对含水量的降低,叶绿素Chla、叶绿素Chlb以及Chla/b均呈先增加后降低趋势,说明轻度和中度干旱胁迫对润楠幼苗叶片光合潜力影响不大,这可能与植物对环境因子的补偿和超补偿效应有关,即作物受到阈值内的压力胁迫后,在构件和生理水平上产生的一种有利于作物生长发育和产量形成的能力^[23];而在重度干旱胁迫时,叶绿素含量大幅度降低,光合潜力受到显著抑制,这可能是由于干旱胁迫诱导叶绿体发生膜脂过氧化而产生的活性氧破坏了叶绿素的合成。此外,在干旱胁迫程度逐渐加深的过程中,Chla对活性氧的反应较Chlb敏感,使得Chla变化的幅度高于Chlb,最终导致其比值降低,从而抑制了植物对光能的吸收与转化作用,进而

降低光合产量^[24]。

类胡萝卜素Car具有吸收和传递光能及保护叶绿素避免或减轻光氧化伤害的功能,是重要的内源抗氧化剂^[25]。它除了能够在光合作用中具有一定功能外,还能够吸收在细胞内的剩余能,淬灭活性氧,从而防止膜脂过氧化^[26]。本研究结果显示,随着时间的延长和胁迫程度的加剧,Car含量的变化与叶绿素相似,保持较高的Car含量,有助于清除活性氧自由基,从而减小细胞膜脂过氧化程度。

3.2 干旱胁迫下润楠幼苗渗透调节物质含量变化特征

植物体内渗透调节物质(脯氨酸Pro、可溶性糖SS和可溶性蛋白SP等)的积累是植物响应水分亏缺最常见的反应之一^[3]。这些物质通过在植物体内的累积维持细胞膨压、保护蛋白、酶及膜结构,有利于植物在干旱胁迫下维持正常生长所需水分,提高抗逆性^[27]。SS是干旱胁迫诱导的小分子溶质之一,与植物在干旱胁迫下渗透调节密切相关^[28]。梁文斌等^[29]在研究光皮树(*Cornus wilsoniana*)、韩蕊莲等^[30]在研究沙棘(*Hippophae rhamnoides*)渗透调节能力与其抗旱性时均指出,植物在长期轻度及中度干旱胁迫下通过显著积累SS从而降低渗透势。本研究表明,随着土壤水分的下降,植物SS表现为在轻度和中度胁迫下大量积累,而在重度胁迫下大幅度下降,这可能是由于胁迫程度加重,加速了SS的分解,亦或是由于叶片含水量极度亏缺导致SS合成受阻。植物体内的SP大多是参与各种代谢的酶类,测定其含量的变化是研究植物抗旱性的重要指标^[31]。康俊梅等对苜蓿(*Medicago sativa*)的研究表明,SP的变化与干旱胁迫强度有直接的关系,随着干旱强度的增加SP的变化在量上表现为先增强后减弱^[31]。原因可能是因为在干旱条件下植物体内可能产生更多的蛋白质,或者细胞内一些不溶性蛋白转变为可溶性蛋白,降低渗透势,减少水分丢失,以维持细胞内正常的新陈代谢,而当胁迫达到一定程度后,SP开始减少。韩蕊莲等研究发现,沙棘在长时间严重干旱下体内的分解代谢大于合成代谢^[30],这也可以解释本试验中润楠幼苗在遭受重度胁迫时SP减少的现象,同时也说明SS和SP这两种渗透调节物质的调节能力是有限的。Pro是植物在干旱胁迫下重要的渗透调节物质,而干旱胁迫能够使Pro在植物体内持续积累已在花

生 (*Arachis hypogaea*)^[32]、麻疯树 (*Jatropha curcas*)^[12]、甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*)^[33]、火力楠 (*Michelia macclurei*)^[34]等植物中得到证实。本研究结果也表明,随着干旱胁迫程度的加重,在土壤水分含量降低的过程中,润楠幼苗Pro一直呈递增趋势,且在重度胁迫下大量积累。此外,在轻度与中度胁迫(D6-D18)过程中,SP的增幅较SS与Pro的增幅大,说明在这一阶段起着主要渗透调节作用的是SP;在重度胁迫(D24-D36)过程中,SP、SS受到抑制,而Pro急剧增加,说明Pro在润楠体内的积累需要一定的时间,在后期重度胁迫下其对渗透势的降低、膨压的维持贡献较大。这与张智猛等研究花生不同生育期对水分胁迫渗透调节能力和渗透调节物质相对贡献率存在差异的观点^[32]一致。

3.3 干旱胁迫下润楠幼苗丙二醛、过氧化氢含量和抗氧化系统变化特征

丙二醛(MDA)和过氧化氢(H_2O_2)含量是衡量氧化胁迫程度的重要指标^[27]。本研究结果表明,在轻度与中度干旱胁迫过程中, H_2O_2 含量表现为缓慢上升,说明在SWC > 6%的情况下,的确有活性氧积累。与此同时,润楠幼苗MDA增多,但保持在相对较低水平,表明轻度与中度干旱胁迫对润楠幼苗叶片细胞膜脂过氧化的影响相对较小,这可能与类胡萝卜素含量在此过程中逐渐增加有关。随着时间的延长和胁迫程度的加重,MDA与 H_2O_2 含量均大幅度增加,且 H_2O_2 含量变化较MDA大,这说明活性氧与细胞内的成分具有很强的反应能力,能够直接或间接启动膜脂的过氧化作用,导致膜的损伤和破坏。

冯慧芳等研究表明,在干旱胁迫下,植物体内积累大量活性氧,破坏细胞膜,加速细胞的衰老和解体^[34]。大量研究表明,植物在逆境下形成了一系列的防御机制,如活性氧的清除系统,超氧化物歧化酶(SOD)能够与 $O_2^{\cdot-}$ 发生歧化反应产生 H_2O_2 ,进而过氧化物酶(POD)对 H_2O_2 进行有效的清除^[1, 3, 35]。本研究表明,SOD在整个干旱胁迫过程中逐渐降低,且在轻度与中度胁迫时,下降缓慢,这可能是因为干旱18 d以前,各处理叶片相对含水量差异不显著,润楠幼苗叶片的生理活动受到的影响较小, H_2O_2 含量增幅小,MDA、Pro增幅也较小,因此SOD的活性变化也可能不大甚至出现缓慢下降的现象;而在干旱18 d后,由于胁迫程度的加剧,润楠主要生理器官受到的伤害明显加重,活性氧及膜质过氧化产物在体内大量积累,从而导致SOD活性显著下降。而POD活性在轻度与中度胁迫时表现为上升趋势,说明干旱胁迫激发润楠幼苗体内的抗氧化保护系统,积极清除活性氧,使MDA和 H_2O_2 含量在该阶段保持稳定,避免活性氧代谢产物对植物体的进一步伤害;而在重度胁迫下,MDA和 H_2O_2 含量急剧上升,尽管胁迫结束时POD活性仍高于对照25.5%,但呈显著下降趋势。尽管植物本身具有一定的防御能力,但随着胁迫时间的延长和程度的增加,超过了其自身的防御能力,膜脂过氧化作用就越明显。有研究表明,POD具有双重效应,一方面,POD可在逆境初期表达,清除 H_2O_2 ,表现为保护效应;另一方面,在逆境后期表达,参与活性氧的生成、叶绿素的降解,引发膜脂过氧化作用,表现为伤害效应^[36]。AsA为非酶类抗氧化物质,可还原 $O_2^{\cdot-}$,清除 $\cdot OH$,淬灭单线态氧(1O_2),歧化 H_2O_2 ,还可再生VE^[37]。由于AsA有多种抗氧化功能,因此有人认为

AsA水平的降低可作为植物抗氧化能力总体衰退的指标^[36]。本研究结果表明,AsA在SWC逐渐降低的过程中显著下降,说明在干旱胁迫过程中,润楠幼苗的抗氧化能力在逐渐衰退,这与在结缕草(*Zoysia japonica*)中AsA含量在干旱胁迫下呈现先上升后降的结果^[4]不一致。可能是抗坏血酸的变化随着植物种类、胁迫强度以及胁迫时间的不同而不同,其具体反应机制以及各个生理指标之间的相关性有待进一步研究。

3.4 干旱胁迫下润楠幼苗生长量的变化

生长量是植物对干旱胁迫综合反应的直观指标,也是评估干旱胁迫程度和植物抗旱能力的可靠指标^[34]。研究表明,干旱胁迫条件下,植株生长受到抑制,且胁迫程度越高,受抑制现象越明显^[38]。本研究结果表明,在干旱时间不超过18 d (SWC > 6%,即SRWC > 29%),润楠幼苗苗高与地径生长量变化较小,这是可能因为在轻度和中度干旱过程中,润楠幼苗叶片保水能力较强,水分亏缺程度较小,并且能够积极调动体内的渗透调节物质与抗氧化系统,避免植物受到进一步的伤害;而在持续干旱24 d及更长时间(SWC < 6%,即SRWC < 29%)时,土壤水分极度亏缺,导致润楠幼苗体内各个生理代谢功能紊乱,从而严重抑制了植株的生长。

综上所述,在土壤相对含水量达到中度干旱(SRWC > 29%)过程中,润楠幼苗叶片通过对渗透调节物质、抗氧化物质、叶绿素、丙二醛以及过氧化氢含量的调整来提高其抗旱性,从而在一定程度上防止了膜脂过氧化伤害,表现出了一定的耐旱抗旱潜力;而在重度干旱(SRWC < 29%)下,其体内渗透调节能力下降,抗氧化系统受损,叶绿素含量下降,丙二醛及过氧化氢含量急剧增加,导致润楠叶片的主要生理器官受到严重的伤害。因此,在季节性干旱频繁,土壤水分亏缺较严重的立地条件下,不宜发展润楠人工林。

参考文献 [References]

- 1 范苏鲁,苑兆和,冯立娟,王晓慧,丁雪梅,甄红丽. 干旱胁迫对大丽花生生理生化指标的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22 (3): 651-657 [Fan SL, Yuan ZH, Feng LJ, Wang XH, Ding XM, Zhen HL. Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2011, 22 (3): 651-657]
- 2 吴涛,陈少瑜,彭明俊,李丹. 不同种源膏桐在干旱胁迫下生理指标的变化[J]. 西北林学院学报, 2008, 23 (2): 7-11 [Wu T, Chen SY, Peng MJ, Li D. Changes of physiological indices of *Jatropha curcas* from different provenances under drought stress [J]. *J Northwest For Univ*, 2008, 23 (2): 7-11]
- 3 李州,彭燕,苏星源. 不同叶型白三叶抗氧化保护及渗透调节生理对干旱胁迫的响应[J]. 草业学报, 2013, 22 (2): 257-263 [Li Z, Peng Y, Su XY. Physiological response of white clover by different leaf types associated with anti-oxidative enzyme protection and osmotic adjustment under drought stress [J]. *Acta Prata Sin*, 2013, 22 (2): 257-263]
- 4 俞乐,刘拥海,周丽萍,梁国球. 干旱胁迫下结缕草叶片抗坏血酸与相关生理指标变化的品种差异研究[J]. 草业学报, 2013, 22 (4): 106-115 [Yu L, Liu YH, Zhou LP, Liang GQ. A study on the changes of ascorbic acid and related physiological indexes in different cultivars of *Zoysia* under drought stress [J]. *Acta Prata Sin*, 2013, 22 (4): 106-115]

- 5 何飞, 隆廷伦, 刘兴良, 刘世荣. 保护植物润楠资源现状及分类学地位探讨[J]. 四川林业科技, 2012, **33** (5): 29-30 [He F, Long TL, Liu XL, Liu SR. Discussion on resource condition and taxonomic status of *Machilus nanmu* [J]. *J Sichuan For Sci Tech*, 2012, **33** (5): 29-30]
- 6 钟义, 夏念和. 国产润楠属植物的叶表皮特征及其系统学意义[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, **18** (2): 109-121 [Zhong Y, Xia NH. Leaf epiderma features of *Machilus* (Lauraceae) from China and their systematic significance [J]. *Trop Subtrop Bot*, 2010, **18** (2): 109-121]
- 7 Tang SC, Wei FN. *Machilus attenuate*(Lauraceae), a new species from Guangxi, China [J]. *Trop Subtrop Bot*, 2008, **16** (6): 567-570
- 8 吴载璋, 陈绍栓. 光照条件对楠木人工林生长的影响[J]. 福建林学院学报, 2004, **24** (4): 371-373 [Wu ZZ, Chen SQ. The effect of light on growth of *Phoebe bournei* plantation [J]. *J Fujian Coll For*, 2004, **24** (4): 371-373]
- 9 唐甜甜, 赵林森. 滇润楠与香樟幼苗受旱复水后的生理变化对比研究[J]. 林业建设, 2006 (6): 18-20 [Tang TT, Zhao LS. The comparison study of physiological alterations after re-watering between *Machilus yunnanensis* and *Cinnamomum camphora* drought-stressed [J]. *For Construct*, 2006 (6): 18-20]
- 10 黎明, 杨芳绒, 商卫卫. 低温对宜昌润楠生理指标及叶片超微结构的影响[J]. 西北林学院学报, 2010, **25** (4): 19-22 [Li M, Yang FR, Shang WW. Effects of low temperature on cold resistance and leaf ultramicroscopic structure in *Machilus ichangensis*[J]. *J Northwest For Univ*, 2010, **25** (4): 19-22]
- 11 胡义, 胡庭兴, 胡红玲, 陈洪, 王彬, 李晗. 干旱胁迫对香樟幼树生长及光合特性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2014, **20** (4): 675-682 [Hu Y, Hu TX, Hu HL, Chen H, Wang B, Li H. Effects of drought stress on growth and photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* saplings[J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2014, **20** (4): 675-682]
- 12 尹丽, 刘永安, 谢财永, 江雪, 王永杰, 李银华, 颜震, 胡庭兴. 干旱胁迫与施氮对麻疯树幼苗渗透调节物质积累的影响[J]. 应用生态学报, 2012, **23** (3): 632-638 [Yin L, Liu YA, Xie CY, Jiang X, Wang YJ, Li YH, Yan Z, Hu TX. Effects of drought stress and nitrogen fertilization rate on the accumulation of osmolytes in *Jatropha curcas* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, **23** (3): 632-638]
- 13 刘祖琪, 张石城. 植物抗性生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994 [Liu ZQ, Zhang SC. The resistance of plant physiology [M]. Beijing: Chinese Agriculture Publishing House 1994]
- 14 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000 [Li HS. The experiment principle and technique on plant physiology and biochemistry[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000]
- 15 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社, 2003 [Zhang ZL, Qu WJ. The guidance of plant physiology experiments [M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2003]
- 16 刘俊, 吕波, 徐朗莱. 植物叶片中过氧化氢含量测定方法的改进[J]. 生物化学与生物物理进展, 2000, **27** (5): 548-551 [Liu J, Lv B, Xu LL. An improved method for the determination of hydrogen peroxide in leaves [J]. *Prog Biochem Biophys*, 2000, **27** (5): 548-551]
- 17 王韶唐, 邢家海, 丁忠荣. 植物生理学实验指导[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1987 [Wang ST, Xing JH, Ding ZR. The guidance of plant physiology experiments [M]. Xi'an: Shanxi Science and Technology Press, 1987]
- 18 Béatrice MBT, Brosché M, Renaut J, Jouve L, Le Thiec D, Fayyaz P, Vinocur B, Witters E, Laukens K, Teichmann T, Altman A, Hausman J F, Polle A, Kangasjärvi J, Dreyer E. Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology and growth performance in *Populus Euphratica*, a poplar growing in arid regions [J]. *Plant Physiol*, 2007, **143**: 876-892
- 19 蒋志荣, 杨占彪, 汪君, 柴薇薇. 兰州九州台四种绿化树种抗旱性机理比较研究[J]. 中国沙漠, 2006, **26** (4): 553-558 [Jiang ZR, Yang ZB, Wang J, Chai WW. Comparison of drought resistant mechanism between four virescence species in Jiuzhoutai of Lanzhou City [J]. *J Des Res*, 2006, **26** (4): 553-558]
- 20 苏俊, 姚延涛. 干旱胁迫对毛白杨幼苗生理的影响[J]. 天津农业科学, 2011, **11** (3): 18-20 [Su J, Yao YT. Effect of drought stress on physiological index of *Populus tomentosa* Carr [J]. *Tianjin Agri Sci*, 2011, **11** (3): 18-20]
- 21 安玉艳, 梁宗锁, 郝文芳. 红柳幼苗对不同强度干旱胁迫的生长与生理响应[J]. 生态学报, 2011, **31** (3): 716-725 [An YY, Liang ZS, Hao WF. Growth and physiological responses of the *Periploca sepium* Bunge seedlings to drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (3): 716-725]
- 22 邹春静, 韩士杰, 徐文铎, 李道堂. 沙地云杉生态型对干旱胁迫的生理生态响应[J]. 应用生态学报, 2003, **14** (9): 1446-1450 [Zhou CJ, Han SJ, Xu WD, Li DT. Eco-physiological responses of *Picea mongolica* ecotypes to drought stress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2003, **14** (9): 1446-1450]
- 23 董宝娣, 张正斌, 刘孟雨, 徐萍. 水分亏缺下作物的补偿效应研究进展[J]. 西北农业学报, 2004, **13** (3): 31-34 [Dong BD, Zhang ZB, Liu MY, Xu P. Research progress on compensation effect of crops under water deficit [J]. *Acta Agric Bor-occid Sin*, 2011, **11** (3): 18-20]
- 24 桑子阳, 马履一, 陈发菊. 干旱胁迫对红花玉兰生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2011, **31** (1): 109-115 [Sang ZY, Ma LY, Chen FJ. Growth and physiological characteristics of *Magnolia wufengensis* seedlings under drought stress [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2011, **31** (1): 109-115]
- 25 姜英淑, 陈书明, 王秋玉, 卢宝明. 干旱胁迫对2个欧李种源生理特征的影响[J]. 林业科学, 2009, **45** (6): 6-10 [Jiang YS, Chen SM, Wang QY, Lu BM. Effects of the drought stress on physiological characteristics of two *Cerasus humilis* provenances [J]. *Sci Silv Sin*, 2009, **45** (6): 6-10]
- 26 Maslenkova L T, Zanev Y, Popova L P. Adaptation to salinity as monitored by PSII oxygen evolving reactions in barley thylakoids [J]. *Plant Physiol*, 1993, **142**: 629-634
- 27 Smirnoff N. Plant resistance to environmental stress [J]. *Curr Opin in Biotechnol*, 1998, **9** (2): 214-219.
- 28 童方平, 方伟, 马履一, 宋庆安, 龙应忠, 吴际友, 易霭琴, 程勇. 湿地松优良半同胞家系蛋白质及糖类对水分胁迫的生理响应[J]. 中国农学通报, 2006, **22** (12): 459-464 [Tong FP, Fang W, Ma LY, Song QA, Long YZ, Wu JY, Yi AQ, Cheng Y. Study on physiological response of protein and sugar of Slash Pine's half-sib under water stress [J]. *Chin Agric Sic Bull*, 2006, **22** (12): 459-464]
- 29 梁文斌, 蒋丽娟, 马倩, 肖健, 李培旺. 干旱胁迫下光皮树不同无性系苗木的生理生化变化[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, **31** (4): 13-19 [Liang WB, Jiang LJ, Ma Q, Xiao J, Li PW. Physiological-biochemical changes in seedlings of different *Cornus wilsoniana* clones under drought stress [J]. *J Central South Univ For Tech*, 2011, **31** (4): 13-19]
- 30 韩蕊莲, 李丽霞, 梁宗锁. 干旱胁迫下沙棘叶片细胞膜透性与渗透调节物质研究[J]. 西北植物学报, 2003, **23** (1): 23-27 [Han RL, Li LX, Liang ZS. Seabuckthorn relative memberane conductivity and osmotic adjustment under drought stress [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2003, **23**

- (1): 23-27]
- 31 康俊梅, 杨青川, 樊奋成. 干旱对苜蓿叶片可溶性蛋白的影响[J]. 草地学报, 2005, **13** (3): 199-202 [Kang JM, Yang QC, Fan FC. Effects of drought stress on induced protein in the different drought resistance Alfalfa leaf [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2005, **13** (3): 199-202]
 - 32 张智猛, 戴良香, 宋文武, 丁红, 慈敦伟, 康涛, 宁堂原, 万书波. 干旱处理对花生品种叶片保护酶活性和渗透调节物质含量的影响[J]. 作物学报, 2013, **39** (1): 133-141 [Zhang ZM, Dai LX, Song WW, Ding H, Ci DW, Kang T, Ning TY, Wan SB. Effect of drought stress at different growth stages on peanut leaf protective enzyme activities and osmoregulation substances content [J]. *Acta Agron Sin*, 2013, **39** (1): 133-141]
 - 33 刘艳, 陈贵林, 蔡贵芳, 张中霞, 岳鑫. 干旱胁迫对甘草幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 西北植物学报, 2011, **31** (11): 2259-2264 [Liu Y, Chen GL, Cai GF, Zhang ZX, Yue X. Growth and osmoregulation substances accumulation of *Glycyrrhiza uralensis* seedling under drought stress [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2011, **31** (11): 2259-2264]
 - 34 冯慧芳, 薛立, 任向荣, 傅静丹, 郑卫国, 史小玲. 4种阔叶幼苗对PEG模拟干旱的生理响应[J]. 生态学报, 2011, **31** (2): 371-382 [Feng HF, Xue L, Ren XR, Fu JD, Zheng WG, Shi XL. Physiological responses of four broadleaved seedlings to drought stress simulated by PEG [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (2): 371-382]
 - 35 杜润峰, 郝文芳, 王龙飞. 达乌里胡枝子抗氧化保护系统及膜脂过氧化对干旱胁迫及复水的动态响应[J]. 草业学报, 2012, **21** (2): 51-61 [Du RF, Hao WF, Wang LF. Dynamic responses on anti-oxidative defense system and lipid peroxidation of *Lespedeza davurica* to drought stress and re-watering [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2012, **21** (2): 51-61]
 - 36 尹永强, 胡建斌, 邓明军. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J]. 中国农学通报, 2007, **23** (1): 105-110 [Yin YQ, Hu JB, Deng MJ. Latest development of antioxidant system and responses to stress in plant leaves [J]. *Chin Agric Sic Bull*, 2007, **23** (1): 105-110]
 - 37 阎成仕. 水分胁迫下植物叶片抗氧化系统的响应研究进展[J]. 烟台师范学院学报(自然科学版), 2002, **18** (3): 220-225 [Yan CS. Antioxidant responses to water stress in plant leaves [J]. *Yantai Norm Univ J (Nat Sci)*, 2002, **18** (3): 220-225]
 - 38 贺少轩, 梁宗锁, 蔚丽珍, 周自云. 土壤干旱对2个种源野生酸枣幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, **30** (5): 948-954 [He SX, Liang ZS, Wei LZ, Zhou ZY. Growth and physiological characteristics of wild sour Jujube seedlings from two provenances under soil water stress [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2009, **30** (5): 948-954]