

甘肃河西地区典型沙生植物叶绿素和脯氨酸累积研究

李 亚¹, 魏怀东², 陈 芳¹, 周兰萍¹, 胡小柯¹, 丁 峰¹, 张 勃²

(1. 甘肃省治沙研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 西北师范大学 地理与环境学院, 甘肃 兰州 730070)

摘 要:甘肃河西地区恶劣的自然条件严重限制了植物的正常生长,植物在受到逆境胁迫时会在生理生化方面作出快速响应。通过分析河西地区典型沙生植物叶绿素和脯氨酸含量,了解其在干旱环境下的适应特征。结果表明,植物叶绿素的含量随着叶片形状的改变发生相应的变化,河西地区63种典型荒漠植物叶绿素含量 $0.25\sim 1.65\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,其中卷叶类植物叶绿素含量最高,其次为薄叶,多浆和肉茎均较低,卷叶类与其他3类的差异极显著($P<0.01$);同一叶片类型不同植物间的差异较小。相反,脯氨酸的含量与叶片形状的改变没有太大关系,同一叶片类型不同植物间脯氨酸含量差异很大,同一属不同种间脯氨酸含量差异也非常大,河西地区63种典型荒漠植物脯氨酸含量为 $1.54\sim 3\,704.10\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,其中白刺和泡泡刺的脯氨酸含量明显高于其他植物,分别达到 $3\,704.10\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $1\,955.39\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,脯氨酸含量相对较高的植物还有红砂、多枝怪柳、荒漠锦鸡儿、霸王、中麻黄、木贼麻黄、骆驼蓬、沙枣等。研究结果为荒漠植物抗逆评价指标体系的建立和抗逆植物的选择提供基础。

关键词:沙生植物;叶片变形;叶绿素;脯氨酸;适应策略

中图分类号:Q945.1 文献标志码:A 文章编号:1001-7461(2018)03-0027-06

Proline and Chlorophyll Content in Leaves of Typical Sand Plants in the Hexi Region of Gansu Province

LI Ya¹, WEI Huai-dong², CHEN Fang¹, ZHOU Lan-ping¹, HU Xiao-ke¹, DING Feng¹, ZHANG Bo²

(1. Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. Geography and Environmental Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: The adverse natural conditions in Gansu Corridor significantly inhibit the normal growth of plants. The plants that were in adversity stress will quickly response the environment both physiologically and biochemically. This study analyzed the proline and chlorophyll contents in leaves of 63 typical sand plants in Gansu Corridor to understand the adaptation characteristics of the plants in arid environment. The results showed that the chlorophyll content changed with the change of leaf shape, ranged from 0.25 to $1.65\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ among 63 typical sand plants, high in roll leaf plants, low in thin leaf, succulent, and succulent stem plants with extremely significant differences ($P<0.01$). Among different species of the same leaf types, the differences were not significant. On the contrary, there was no correlation between the proline content and leaf shape, and significant differences in proline content were observed among different species with the same leaf type, also the proline content in different species of same genera was significantly different with the range of $1.54\sim 3\,704.10\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. The highest of proline content was found in *Nitraria tangutorum* ($3\,704.10\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), followed by *Nitraria sphaerocarpa* ($1\,955.39\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), the proline contents in these two species were significantly higher than the other species. Relatively higher proline con-

收稿日期:2017-06-26 修回日期:2017-10-24

基金项目:国家自然科学基金(31360204,41661008);甘肃省自然科学基金(1506RJZA137);甘肃省基础研究创新群体(145RJIA335)。

作者简介:李 亚,女,副研究员,硕士,研究方向:荒漠植物生态。E-mail:lygdc@126.com

tents were also found in the plants such as *Reaumuria songarica*, *Tamarix ramosissima*, *Caragana roborovskiyi*, *Zygophyllum xanthoxylon*, *Ephedra intermedia* etc. The results would provide basic references for building evaluation index system and selecting adverse-resistant plants.

Key words: sand plant; blade deformation; chlorophyll; proline; adaptive strategy

甘肃河西地区地处我国西北干旱荒漠区,植物在生长过程中面临着干旱缺水、重盐碱、昼夜温差大等很多外界环境的制约,抗逆能力的强弱是其能否存活的关键,尤其是抗旱能力。近年来的研究发现,植物在应对逆境胁迫时,会在生理生化方面作出快速的响应^[1],研究逆境胁迫下植物的生理生化特性是揭示植物生态适应机制的重要途径。

光合作用是反映植物生态适应性的重要指标之一,叶绿素是植物进行光合作用的重要物质,因此植物体内叶绿素含量的高低可以很好地反映植物对环境适应能力的强弱^[2-3]。同时在外界环境的胁迫下,通过自身细胞的渗透调节是植物用来对抗外界胁迫的主要方式,脯氨酸是植物组织内一种重要的渗透调节物质,植物在受到外界胁迫,尤其是干旱胁迫时^[4],体内会迅速、大量地合成、积累脯氨酸^[5-6],抗旱性强的植物体内往往累积着较多的脯氨酸。

叶片是植物叶绿素和脯氨酸累积的重要器官。荒漠植物在受到干旱、盐碱、高温等胁迫时,往往通过叶片的变形来维持体内水分平衡^[7-8],维持体内水分平衡是植物适应外界环境得以生存的重要生理调控机理^[9-11]。植物的叶片按照形态一般划分为薄叶、多浆、肉茎、卷叶 4 类^[12-13]。河西地区分布有白刺(*Nitraria tangutorum*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、沙蒿(*Artemisia arenaria*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙拐枣(*Calligonum rubicundum*)等荒漠植物,对保护河西地区的生态环境发挥着重要作用。关于河西地区荒漠植物在应对干旱胁迫时生理生化指标反应的研究相对较少,

本研究通过对河西地区分布的典型荒漠植物叶绿素和脯氨酸含量分析,了解不同植物在干旱环境下的适应策略,为揭示荒漠植物抗旱机理,综合分析荒漠植物生态适应机制提供研究基础,为荒漠植物抗逆评价指标的建立和抗逆植物的选择提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

河西走廊东起乌鞘岭,西至古玉门关,南北介于南山和北山之间,为西北-东南走向的狭长平地。属典型的大陆性干旱气候,降水稀少,多年平均降雨量 50~200 mm,自东而西年降水量逐渐减少,干燥度逐渐增大,酒泉以东干燥度达到 4~8,平均为 5 左右;蒸发强烈,年蒸发量 > 2 000 mm;年均温度 5.8~9.3℃,昼夜温差大,平均 15℃左右;风大沙多;日照充足,年日照时长达 3 000~4 000 h,光照资源丰富;无霜期 140~170 d。地带性植被主要由超旱生灌木、半灌木和小乔木组成。东部以猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)、沙生针茅(*Stipa glareosa*)等草原化荒漠植被为主;西部砾质戈壁分布有红砂(*Reaumuria songarica*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)、霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*)、裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)等植被,流动沙丘常见有沙拐枣、沙米(*Agriophyllum squarrosum*)、沙芥(*Pugionium cornutum*)等,固定沙丘常见有多枝柽柳、白刺等,河流冲积平原上分布有芦苇(*Phragmites australis*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)等组成的盐生草甸(表 1)。

表 1 试验选取植物

Table 1 Selection of plants

| 叶片类型 | 植物种 |
|------|--|
| 薄叶 | 驼绒藜、沙枣、紫菀木、蒙古扁桃、邦卡锦鸡儿、红花岩黄耆、半日花、刺旋花、樟子松、红砂、沙木蓼、多枝柽柳、柠条锦鸡儿、红花锦鸡儿、罗布麻、沙冬青、猫头刺、胡杨、花棒、树锦鸡儿、荒漠锦鸡儿、黄芪、文冠果、脓疮草、沙芥、沙米、甘草、棘豆、细叶鸢尾 |
| 多浆 | 苏枸杞、沙蒿、合头草、泡泡刺、黄毛头、珍珠猪毛菜、裸果木、花花柴、油蒿、白刺、盐爪爪、盐生草、骆驼蓬、木本猪毛菜、五星蒿、碱蓬、河西菊、霸王、黄毛头 |
| 肉茎 | 沙拐枣、梭梭、中麻黄、膜果麻黄、木贼麻黄、短叶假木贼 |
| 卷叶 | 早熟禾、芦苇、沙竹、紫花针茅、沙生针茅、芨芨草、冰草、大针茅、披碱草 |

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 样品采集于 2016 年 7 月在景泰、民勤、永昌、山丹、民乐等地。白刺、梭梭、沙蒿等 63 种主要物种选择典型分布区,每种植物选择 10 株生

长正常的植株,混合采集生长正常的叶片,用锡箔纸包严实后,立刻放入液氮罐速冻,带回实验室。同时每种植物采集枝干和叶的混合样 3 份,现场称量鲜重,带回实验室用烘干法测定植株枝叶水分含量。

将试验选取的 63 种主要荒漠植物按照薄叶、多浆、肉茎、卷叶 4 类进行归类^[12-15]。

1.2.2 样品测定分析方法 叶绿素含量的测定采用丙酮浸提法^[16],脯氨酸含量的测定采用酸性茚三酮比色法^[16-17]。叶绿素和脯氨酸均为植物叶片鲜样含量,每种植物每个指标 3 个重复。试验数据采用平均值±标准差(mean±SD, standard deviation),用 SPSS13 软件对数据进行方差分析,用 Duncan's 检验法多重比较差异间的显著性。

采用公式(1)–(3)^[13]计算叶绿素 a(C_a)、叶绿素 b(C_b)和类胡萝卜素总浓度(C_{xgc})($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)。

$$C_a = 13.95A_{665} - 6.88A_{649} \quad (1)$$

$$C_b = 24.96A_{649} - 7.32A_{665} \quad (2)$$

$$C_{xgc} = \frac{1\,000A_{470} - 2.05C_a - 114.8C_b}{245} \quad (3)$$

式中, A 是分光光度计测定的样品吸光值。依据 C_a 和 C_b 计算叶绿素总浓度($C_{\text{总}}$)和叶绿素含量(C)($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[13]

$$C_{\text{总}} = C_a + C_b \quad (4)$$

$$C = \frac{C_{\text{总}} \times 0.025 \times \text{稀释倍数}}{0.2} \quad (5)$$

利用吸光度值(y),用标准曲线计算脯氨酸浓度(x),然后依据公式(6)计算单位鲜重样品中脯氨酸含量(Pro)($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)^[13]:

$$\text{Pro} = \frac{x \times 10}{2 \times 0.25} \quad (6)$$

2 结果与分析

2.1 植物叶片叶绿素含量特征

2.1.1 同一叶片类型植物叶绿素含量分析 63 种荒漠植物叶绿素含量范围为 $0.25 \sim 1.65 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。计算同一叶片类型植物叶绿素含量的均值,结果表现为同一叶片类型不同植物间 C_a 、 C_b 、 C_{xgc} 、 $C_{\text{总}}$ 和 C 含量的差异均较小,标准误差 $0.03 \sim 0.49$ (图 1)。其中薄叶植物 C 最高的是沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*),最低的是胡杨(*Populus euphratica*),介于 $0.43 \sim 1.16 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;多浆植物 C 最高的是黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*),最低的是黄毛头(*Kalidium cuspidatum*),介于 $0.25 \sim 0.64 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;肉茎植物含量最高的是木贼麻黄(*E. equisetina*),最低的是梭梭,介于 $0.29 \sim 0.65 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;卷叶植物含量最高的是紫花针茅(*S. purpurea*),最低的是早熟禾(*Poa annua*),介于 $0.96 \sim 1.65 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

2.1.2 不同叶片类型植物叶绿素含量分析 对比分析不同叶片类型相互间植物叶绿素含量的均值(图 1), C_a 、 C_b 、 C_{xgc} 、 $C_{\text{总}}$ 和 C 含量均表现出一定的差

异。 C_a 、 C_b 、 $C_{\text{总}}$ 和 C 含量表现出相似的规律,均为卷叶最高,其次是薄叶,多浆和肉茎相对较低,其中卷叶植物 C 含量为 $1.28 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,是薄叶植物的 1.5 倍,多浆和肉茎植物的近 3 倍, C 含量最高的卷叶植物紫花针茅是最低多浆植物黄毛头的 6.6 倍; C_{xgc} 含量卷叶植物明显高于其他 3 类,为 $1.53 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,是其他 3 类的近 5 倍,薄叶、多浆和肉茎 3 类含量均较低,介于 $0.34 \sim 0.37 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。 C_a 、 $C_{\text{总}}$ 和 C ,多浆和肉茎之间的差异不显著($P > 0.05$),其余相互间的差异均为极显著($P < 0.01$); C_b 薄叶和卷叶之间差异不显著($P > 0.05$),多浆和肉茎之间差异不显著($P > 0.05$),其余相互间差异极显著

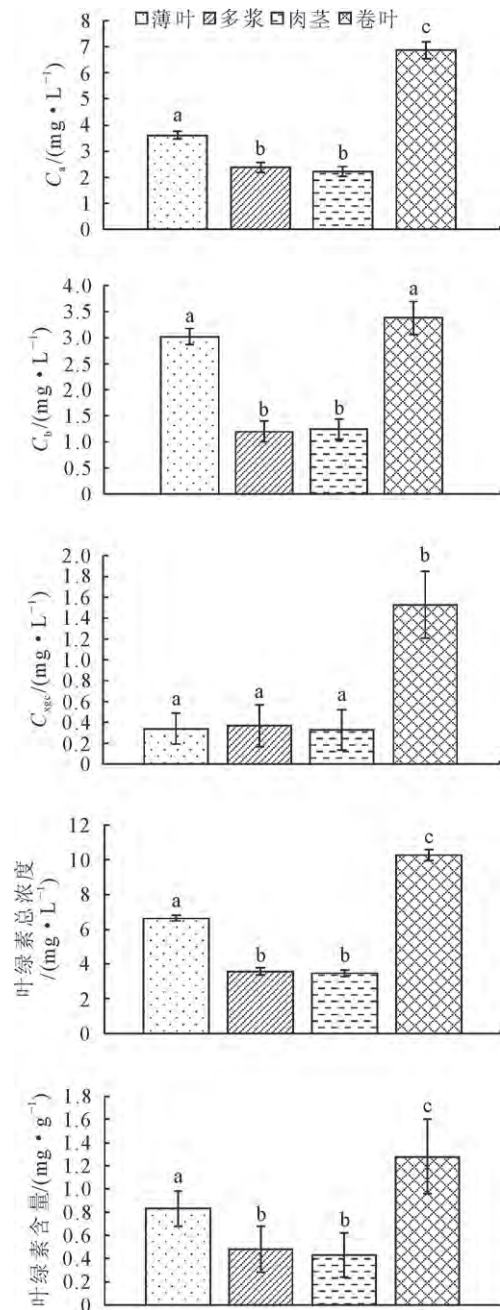


图 1 63 种沙生植物叶片叶绿素含量
Fig. 1 Chlorophyll contents of 63 desert plants

($P < 0.01$); C_{xgc} 卷叶植物与其他 3 类植物的差异极显著($P < 0.01$), 薄叶、多浆和肉茎 3 类相互之间差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 植物叶片脯氨酸含量特征

63 种荒漠植物脯氨酸含量差异非常大, 在 $1.54 \sim 3\,704.10 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 最高的白刺是最低沙木蓼的 2 405 倍。计算同一叶片类型不同植物脯氨酸含量的均值(图 2), 结果表现为同一类型不同植物间脯氨酸含量的差异很大, 尤其是多浆类植物的标准误差达到 391.46, 其余 3 类植物不同种间脯氨酸含量差异同样相对较高, 在 $37.26 \sim 46.48$ 之间。同一个属的不同种之间脯氨酸含量的差异也很大, 锦鸡儿属(图 3)荒漠锦鸡儿(*Caragana roborovskiyi*)的含量为 $626.36 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 是同属邦卡锦鸡儿(*C. bongardiana*)的 407 倍; 麻黄属(图 4)中麻黄(*E. intermedia*)的含量是膜果麻黄的 10 倍。

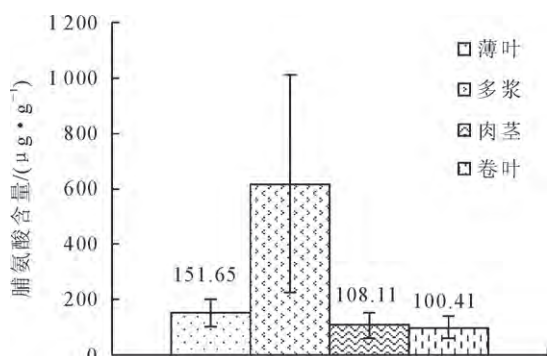


图 2 植物脯氨酸含量

Fig. 2 Proline contents of different types of plants

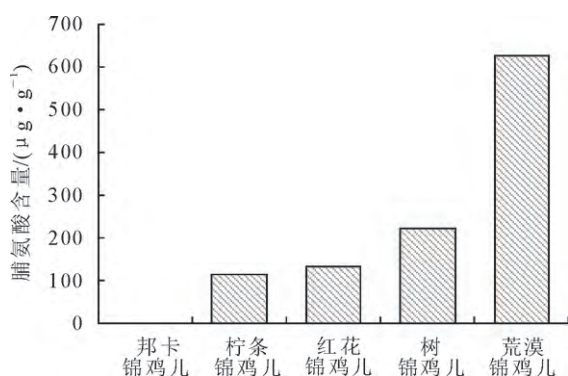


图 3 5 种锦鸡儿叶片脯氨酸含量

Fig. 3 Proline contents in the leaves of 5 *Caragana* plants

薄叶植物, 脯氨酸含量较高的物种有多枝柽柳和红花, 分别达到 $669.23 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $508.72 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 比较低的物种有沙木蓼(*Atraphaxis frutescens*)和邦卡锦鸡儿, 均为 $1.54 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$; 多浆植物, 脯氨酸含量较高的物种有白刺和泡泡刺, 分别高达 $3\,704.10 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $1\,955.39 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 花花柴(*Karelinia caspica*)的含量最低, 为 $17.67 \mu\text{g} \cdot$

g^{-1} ; 肉茎植物, 中麻黄脯氨酸含量较高, 为 $324.10 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 短叶假木贼(*A. brevifolia*)的含量较低, 为 $20.62 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$; 卷叶植物, 芦苇脯氨酸含量较高, 为 $395.90 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 披碱草(*Elymus dahuricus*)的含量较低, 为 $22.48 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

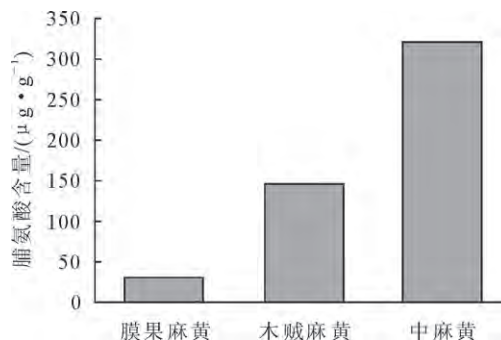


图 4 3 种麻黄叶片脯氨酸含量

Fig. 4 Proline contents in the leaves of 3 *Ephedra* plants

2.3 植株水分对叶绿素、脯氨酸含量的影响

分析 63 种荒漠植物植株水分与 C_a 、 C_b 、 C_{xgc} 、 $C_{总}$ 、 C 、 Pro 含量的关系(图 5), 结果表明 C_a 、 C_b 、 C_{xgc} 、 $C_{总}$ 、 C 、 Pro 含量均与植株水分不相关($P > 0.05$)。

3 结论与讨论

3.1 结论

河西地区 63 种典型荒漠植物叶绿素含量介于 $0.25 \sim 1.65 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。植物叶片叶绿素的含量与叶片形状有密切的关系, 卷叶类植物叶绿素含量最高, 其次为薄叶, 多浆和肉茎均较低, 卷叶类与其他 3 类的差异极显著($P < 0.01$); 同一叶片类型不同植物间的差异较小。植物叶片中叶绿素的含量是随着叶片形状的改变而变化的。

河西地区 63 种典型荒漠植物脯氨酸含量介于 $1.54 \sim 3\,704.10 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 。白刺和泡泡刺的脯氨酸含量明显 $>$ 其他植物, 分别达到 $3\,704.10 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $1\,955.39 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 红砂、多枝柽柳、荒漠锦鸡儿、霸王、中麻黄、木贼麻黄、骆驼蓬(*Peganum harmala*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)等植物的脯氨酸含量也相对较高, 这些植物在受到干旱胁迫时, 具有较强的适应调节能力。植物脯氨酸含量的高低与植物叶片形状的改变没有直接关系, 同一叶片类型不同植物间脯氨酸含量差异很大, 同属不同种间脯氨酸含量差异也非常大。

不同的荒漠植物采取不同的叶片变形方式来适应外界环境的胁迫, 采取怎样的叶片变形方式与其抗旱能力的大小没有直接关系, 而是环境与其本身形态特征的共同选择。

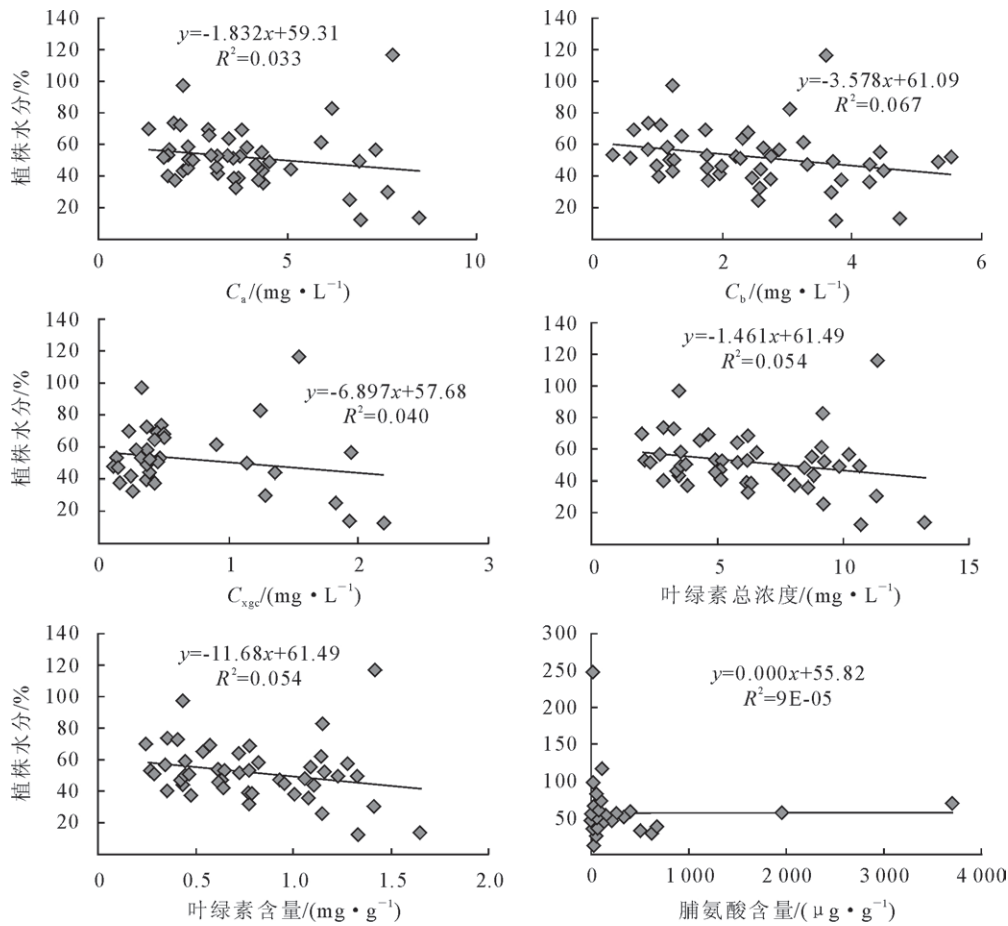


图 5 植株水分与叶片叶绿素、脯氨酸含量之间的关系

Fig. 5 The relationship between the moisture content of plant and the proline and chlorophyll contents of plant leaves

3.2 讨论

在河西荒漠区,水资源极度匮乏,干旱胁迫对植物的形态结构产生严重影响^[18],不同的荒漠植物,在长期适应环境的过程中形成了各自特有的生物学特征和生理调控策略,叶片变形是荒漠植物增加对环境胁迫抗性的主要方式之一。本研究结果中,同一叶片类型的物种 C_a 、 C_b 、 C_{xgc} 、 $C_{总}$ 和 C 含量的差异均相对较小,而不同类型间差异显著,因此植物叶片中叶绿素的含量是随着叶片形状的改变而变化的。本研究选取的卷叶植物大部分属于 C_4 植物,苏培玺^[19]等研究认为 C_4 植物叶绿素含量相对较高,本研究的结果与其一致,卷叶植物的叶绿素含量明显 $>$ 其他 3 类,且与其他 3 类的差异达到极显著;而本研究中的肉茎类植物尽管也都是 C_4 灌木植物,但由于其叶片极度退化,叶绿素含量均较低,同样表明叶片叶绿素含量的高低与叶片的形状有着密切关系。

脯氨酸是衡量植物抗旱能力的重要指标,本研究中同一叶片类型的不同物种脯氨酸含量差异很大,说明荒漠植物在受到外界干旱胁迫时,叶片通过薄叶、多浆、肉茎、卷叶等各种变形方式来适应外界环境,同一叶片类型植物脯氨酸的累积能力差异很

大。薄叶类植物是通过增加贮水的薄壁细胞,大量贮存水分度过缺水期^[13,20],比如红砂、多枝柽柳等;多浆汁类植物通过植物叶片的肉质化来储存水分,比如白刺、泡泡刺、霸王、碱蓬(*Suaeda glauca*)等,其中白刺和泡泡刺叶片脯氨酸的含量远远高于一般植物体内脯氨酸 $200 \sim 600 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ 的含量^[21];肉茎植物通过叶片的极度退化,减小叶面积,降低植物的蒸腾速率来避免和忍耐水分亏缺^[22],比如木贼麻黄、中麻黄、短叶假木贼、梭梭等;以禾本科植物为主的卷叶植物,叶在缺水时叶片会卷合,减小有效叶面积,减缓因叶面蒸腾而导致的水分亏缺,以便适应干旱缺水的环境。不同叶片类型间,总体来讲,卷叶类植物叶片的脯氨酸含量要 $<$ 肉茎类,这与 C_4 草本植物的耐旱能力要差于 C_4 木本植物的观点相吻合^[19]。

已有研究表明,同种植物脯氨酸含量与枝叶含水量呈显著负相关关系^[21,23],也就是植物在缺水状态下,枝叶含水量降低,叶片迅速累积脯氨酸。本研究不同植物脯氨酸含量与枝叶含水量之间没有相关性,表明植物在干旱胁迫下,叶片含水量指示了植物的水分亏缺程度,但是叶片累积脯氨酸的能力还与

植物本身的形态、生理特性及外界环境等有关。

植物抗旱能力越强,其体内的脯氨酸含量就越高^[24],较高的脯氨酸含量有助于其对干旱缺水的调节和适应。但植物抗旱能力受形态结构、光合生长、生理生化、生境等多种因素的综合作用,是一个复杂的生理调整机制,单从一个指标很难比较植物抗旱能力的大小^[18,25],因此仅从本研究中植物叶绿素、脯氨酸含量的高低不能确定植物抗旱能力的大小,需在今后的工作中采用隶属函数法、主成分分析法等筛选影响植物抗旱性的主要指标,综合评定植物的抗旱能力。

参考文献:

- [1] MCDOWELL N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality[J]. *Plant Physiology*, 2011, 155(3): 1051-1059.
- [2] 许大全,沈允钢. 光合作用的限制因素[M]//余叔之,汤章诚. 植物生理与分子生物学,北京:科学出版社,1998.
- [3] 杨升,张华新,张丽. 植物耐盐生理生化指标及耐盐植物筛选综述[J]. *西北林学院学报*, 2010, 25(3): 59-65.
YANG S, ZHANG H X, ZHANG L. Physiological and biochemical indices of salt tolerance and scanning of salt-tolerance plants: a review[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, 25(3): 59-65. (in Chinese)
- [4] 潘昕,邱权,李吉跃,等. 干旱胁迫对青藏高原 6 种植物生理指标的影响[J]. *生态学报*, 2014, 34(13): 3558-3567.
PAN X, QIU Q, LI J Y, *et al.* Physiological indexes of six plant species from the Tibetan Plateau under drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(13): 3558-3567. (in Chinese)
- [5] BOHNERT H J, JENSEN R G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants[J]. *Trends in Biotechnology*, 1996, 14(3): 89-97.
- [6] CHEN T H, MURATA N. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(3): 250-257.
- [7] 张景光,王新平,李新荣,等. 荒漠植物生活史对策研究进展与展望[J]. *中国沙漠*, 2005, 25(3): 306-314.
ZHANG J G, WANG X P, LI X R, *et al.* Advances and prospect of researches on desert plant life history strategies[J]. *Journal of Desert Research*, 2005, 25(3): 306-314. (in Chinese)
- [8] 李善家,苏培玺,张海娜,等. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系[J]. *植物生理学报*, 2013, 49(2): 153-160.
LI S J, SU P X, ZHANG H N, *et al.* Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49(2): 153-160. (in Chinese)
- [9] 蔡海霞,吴福忠,杨万勤. 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(9): 2430-2436.
CAI H X, WU F Z, YAN H W Q. Effects of drought stress on the photosynthesis of *Salix paraqpleisia* and *Hippophae rhamnoides* seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(9):

2430-2436. (in Chinese)

- [10] 周瑞莲,侯玉平,左进城,等. 不同沙地共有种沙生植物对环境的生理适应机理[J]. *生态学报*, 2015, 35(2): 340-349.
ZHOU R L, HOU Y P, ZUO J C, *et al.* The physiological adaptation mechanisms of four common mechanisms of four common desert species in response to desert environments[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(2): 340-349. (in Chinese)
- [11] 赵哈林. 沙漠生态学[M]. 北京:科学出版社,2012.
- [12] 王勋陵,王静. 植物形态结构与环境[M]. 兰州:兰州大学出版社,1989.
- [13] 黄振英,吴鸿,胡正海,等. 30 种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(6): 521-530.
HUANG Z Y, WU H, HU Z H, *et al.* The structures of 30 species of psammophytes and the adaptation to the sandy desert environment in Xinjiang[J]. *Acta Phytocological Sinica*, 1997, 21(6): 521-530. (in Chinese)
- [14] 赵红洋,李玉霖,王新源,等. 科尔沁沙地 52 种植物叶片性状变异特征研究[J]. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1292-1298.
ZHAO H Y, LI Y L, WANG X Y, *et al.* Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin sand land[J]. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(6): 1292-1298. (in Chinese)
- [15] 李爱平,王晓江,杨小玉,等. 库布齐沙漠几种沙生灌木叶解剖结构耐旱特征研究[J]. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1405-1410.
LI A P, WANG X J, YANG X Y, *et al.* Evaluation of drought resistance capacity of desert shrubs in Hobq Desert based on characteristics of leaf anatomical structure[J]. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(6): 1292-1298. (in Chinese)
- [16] 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,2000:261-263.
- [17] 张刚,魏典典,邹佳宝,等. 干旱胁迫下不同种源文冠果幼苗的生理反应及其抗旱性分析[J]. *西北林学院学报*, 2014, 29(1): 1-7.
ZHANG G, WEI D D, WU J B, *et al.* Effects of drought stress on physiological characteristics of *Xanthoceras sorbifolia* from different provenances and analysis on drought-resistance in seedling stage[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2014, 29(1): 1-7. (in Chinese)
- [18] 任磊,赵夏陆,许靖,等. 4 种茶菊对干旱胁迫的形态和生理响应[J]. *生态学报*, 2015, 35(15): 5131-5139.
REN L, ZHAO X L, XU Q, *et al.* Varied morphological and physiological responses to drought stress among four tea *Chrysanthemum cultivars*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(15): 5131-5139. (in Chinese)
- [19] 苏培玺,解婷婷,周紫韵. 我国荒漠植被中的 C4 植物种类分布及其与气候的关系[J]. *中国沙漠*, 2011, 31(2): 267-276.
SU P X, XIE T T, ZHOU Z J. Geographical distribution of C4 plant species in desert regions of China and its relation with climate factors[J]. *Journal of Desert Research*, 2011, 31(2): 267-276. (in Chinese)
- [20] 王耀芝,王勋陵,李蔚. 荒漠化草原常见植物叶内部结构的观察[J]. *兰州大学学报:自然科学版*, 1983, 19(3): 87-96.
WAN H Y Z, WANG X L, LI Y. Observation on leaf structure of some species in desert steppe[J]. *Journal of Lanzhou University: Natural Sciences*, 1983, 19(3): 87-96. (in Chinese)

(下转第 73 页)

- na[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Edition, 2012, 36(4): 7-12. (in Chinese)
- [16] 符利勇, 孙华. 基于混合效应模型的杉木单木冠幅预测模型[J]. 林业科学, 2013, 49(8): 65-74.
FU L Y, SUN H. Individual crown diameter prediction for *Cunninghamia lanceolata* forests based on mixed effects models[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2013, 49(8): 65-74. (in Chinese)
- [17] 卢军, 李凤日, 张会儒, 等. 帽儿山天然次生林主要树种冠长率模型[J]. 林业科学, 2011, 47(6): 70-76.
LU J, LI F R, ZHANG H R, et al. A crown ratio model for dominant species in secondary forests in Mao'er Mountain[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2011, 47(6): 70-76. (in Chinese)
- [18] 刘奉觉, 郑世错, 臧道群. 杨树叶面积与生长指标的关系分析[J]. 林业科学, 1989, 25(4): 370-374.
LIU F J, ZHENG S K, ZANG D Q. An analysis of relationship between leaf area of crown and growth indices in a *Populus* plantation[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1989, 25(4): 370-374. (in Chinese)
- [19] 李火根, 潘惠新, 严相进, 等. 杨树树冠分维数与生长的相关关系[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2005, 29(2): 43-46.
LI H G, PAN H X, YAN X J, et al. The relationship between growth and fractal dimension of crown in poplar[J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition, 2005, 29(2): 43-46. (in Chinese)
- [20] 乔德奎, 唐德瑞, 何佳林, 等. 陕西主要叶用银杏生长特性指标与内酯相关性分析[J]. 西北林学院学报, 2009, 24(3): 49-53.
[H8]
- QIAO D K, TANG D R, HE J L, et al. Correlation analysis between growth indices and contents of Ginkgolides in the leaves of *Ginkgo biloba* in Shaanxi[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(3): 49-53. (in Chinese)
- [21] 张颖, 孙向阳, 吴京科, 等. 三倍体毛白杨幼龄林生长与叶片养分含量的相关性[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(1): 15-19.
ZHANG Y, SUN X Y, WU J K, et al. Correlations between foliar nutrient contents and growth in a young triploid *Populus tomentosa* plantation[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2010, 25(1): 15-19. (in Chinese)
- [22] 欧光龙, 肖义发, 王俊峰, 等. 思茅松天然林树冠结构模型[J]. 生态学报, 2014, 34(7): 1663-1671.
OU G L, XIAO Y F, WANG J F, et al. Modeling tree crown structure of Simao pine (*Pinus kesiya* var. *langbianensis*) natural forest[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(7): 1663-1671. (in Chinese)
- [23] 郭艳荣, 吴保国, 郑小贤, 等. 杉木不同龄组树冠形态模拟模型研究[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 40-47.
GUO Y R, WU B G, ZHENG X X, et al. Simulation model of crown profile for Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) in different age groups[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(2): 40-47. (in Chinese)
- [24] 宋仁波. 落叶松人工林树冠的三维图形模拟[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2003.
- [25] 张成程. 落叶松人工林空间结构优化经营及可视化模拟的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.

(上接第 32 页)

- [21] 马剑英, 周邦才, 夏敦胜. 荒漠植物红砂叶绿素和脯氨酸累积与环境因子的相关分析[J]. 西北植物学报, 2007, 27(4): 0769-0775.
MA J Y, ZHOU B C, XIA D S. Relationships between environmental factors and chlorophyll, proline cumulation in desert plant *Reaumuria songorica*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(4): 0769-0775. (in Chinese)
- [22] 李文娆, 张岁岐, 丁圣彦, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系[J]. 生态学报, 2010, 30(19): 5140-5150.
LI W R, ZHANG S Q, DING S Y, et al. Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(19): 5140-5150. (in Chinese)
- [23] 黄自琛, 沈渭寿. 干旱区植物的水分关系与耐旱性[M]. 北京: 中国环境出版社, 2000.
- [24] LI B, JIA X F, BAI Q W, et al. Effect of drought stress on proline accumulation of *alfalfa*[J]. Bulletin of Botanical Research, 2003, 23(2): 189-191.
- [25] SUN J K, ZHANG W H, LU Z H, et al. Effects of drought stress on gas exchange characteristics and protective enzyme activities in *Elaeagnus angustifolia* and *Grewia biloba* G. Don var. *parviflora* seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1330-1340.