

DOI:10.11686/cyxb2024339

http://cyxb.magtech.com.cn

李慧玲, 朱永兴, 陈檬, 等. 干旱胁迫与复水对菊芋幼苗的生长及生理特性的影响. 草业学报, 2025, 34(7): 171—184.

LI Hui-ling, ZHU Yong-xing, CHEN Meng, *et al.* Effects of drought stress and re-watering on the growth and physiological characteristics of *Helianthus tuberosus* seedlings. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(7): 171—184.

干旱胁迫与复水对菊芋幼苗的生长及生理特性的影响

李慧玲¹, 朱永兴¹, 陈檬², 刘姝³, 王娇¹, 刘奕清¹, 张雪梅^{1*}, 马慧慧^{1*}

(1. 长江大学香辛园艺植物种质创新与利用湖北省重点实验室, 园艺园林学院, 湖北 荆州 434025; 2. 湖北雪印农业科技有限公司, 湖北 荆州 434000; 3. 宜昌市夷陵区农业技术服务中心, 湖北 宜昌 443100)

摘要: 为了明确菊芋幼苗对于干旱胁迫和复水的响应机制, 探究干旱胁迫及恢复浇水处理后对菊芋幼苗生长、生理特性的影响。本研究以‘青芋’菊芋幼苗为材料, 在盆栽试验条件下, 设置对照处理(CK)、干旱胁迫处理(DS)、复水期间对照处理(RCK)、复水处理(RW), 测定干旱胁迫7、14、21、28 d以及复水7、14 d菊芋幼苗的生长形态(总根长、根系投影面积、根系表面积、根系平均直径、根尖数)和生理指标(光合作用参数、光合色素含量、叶绿素荧光参数、水分含量、渗透调节物质、抗氧化酶活性、糖类物质含量、脯氨酸代谢酶活性)。结果表明, 干旱胁迫显著抑制菊芋的生长, 复水管理能恢复菊芋的正常生长。与干旱胁迫相比, RW处理根系总长度、根系表面积、根系投影面积、平均直径和根尖数显著增加了18.18%、54.36%、30.35%、34.51%和83.29%, 叶绿素a(Chl a)和叶绿素a+b(Chl a+Chl b)含量分别显著提高19.51%和19.42%, 实际光量子效率(Φ_{PSII})和光化学淬灭系数(q_P)显著上升了13.64%和2.99%; 自由水含量和相对含水量显著增加1250.00%和1.34%, 束缚水含量和总含水量上升12.84%和8.99%。复水处理后菊芋幼苗的吸水能力得到恢复, 保证植株正常生长; 与RCK处理相比, RW处理气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间CO₂浓度(C_i)显著提高了90.27%、52.24%和44.75%, 在第7天时过氧化物酶(POD)活性、蔗糖、果糖和葡萄糖含量上升, 超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、脯氨酸、可溶性蛋白含量降低, 而脯氨酸合成途径的 Δ^1 -吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)活性和脯氨酸脱氢酶(PDH)活性提高, 促进脯氨酸分解, 使得菊芋幼苗体内达到渗透平衡, 维持细胞的正常膨压。该研究结果可为推广菊芋节水栽培技术的实践应用提供理论依据和参考。

关键词: 菊芋; 干旱胁迫; 复水

Effects of drought stress and re-watering on the growth and physiological characteristics of *Helianthus tuberosus* seedlings

LI Hui-ling¹, ZHU Yong-xing¹, CHEN Meng², LIU Shu³, WANG Jiao¹, LIU Yi-qing¹, ZHANG Xue-mei^{1*}, MA Hui-hui^{1*}

1. Hubei Key Laboratory of Spices & Horticultural Plant Germplasm Innovation & Utilization, College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434025, China; 2. Hubei Xueyin Agricultural Science & Technology Co., Ltd., Jingzhou 434000, China; 3. Yiling District Agricultural Technology Service Center of Yichang City, Yichang 443100, China

Abstract: The aim of this work was to clarify the response mechanism of *Helianthus tuberosus* seedlings to drought stress and re-watering. A pot experiment was conducted in which seedlings of *H. tuberosus* ‘Qingyu’ were subjected to a drought stress treatment (DS), a control treatment during rewatering (RCK), and a re-watering treatment

收稿日期: 2024-09-02; 改回日期: 2024-10-21

基金项目: 湖北省国际科技合作计划项目(2024EHA011)和湖北省重点研发计划项目(2022BBA0061)资助。

作者简介: 李慧玲(2001—), 女, 湖北恩施人, 在读硕士。E-mail: 18171567693@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: echozhang@yangtzeu.edu.cn; 1664456670@qq.com

(RW). Seedlings in the control group (CK) were grown under normal (non-drought) conditions. The growth and physiological characteristics of the seedlings in the CK and treatment groups were measured. The growth morphology (total root length, root projected area, root surface area, average root diameter, number of root tips) and physiological parameters (photosynthesis parameters, chlorophyll fluorescence parameters, contents of photosynthetic pigments, water, saccharides, and osmoregulators, antioxidant enzyme activities, proline-metabolizing enzyme activities) of *H. tuberosus* seedlings were determined at 7, 14, 21, 28 days of drought stress and at 7 and 14 days of rewatering. The results showed that drought stress significantly inhibited the growth of *H. tuberosus*, but normal growth was restored by re-watering. Compared with plants in the DS group, those in the RW group showed significantly increased total root length, root surface area, root projected area, average diameter, and root tip number (by 18.18%, 54.36%, 30.35%, 34.51%, and 83.29%, respectively), and higher chlorophyll a and chlorophyll a+b contents (increased by 19.51% and 19.42%, respectively). Comparing the RW group with the DS group, the actual optical quantum efficiency and photochemical quenching coefficient were increased by 13.64% and 2.99% respectively, the free water content and relative water content were increased by 1250.00% and 1.34%, respectively, and the bound water content and total water content were increased by 12.84% and 8.99%, respectively. After the re-watering treatment, the water-absorbing ability of *H. tuberosus* seedlings was restored, allowing for normal growth to resume. Compared with the plants in the RCK group, significantly higher stomatal conductance, transpiration rate, and intercellular CO₂ concentration (increased by 90.27%, 52.24% and 44.75%, respectively) in the RW group; those in the RW group showed higher peroxidase activity and sucrose, fructose, and glucose contents on the 7th day, lower superoxide dismutase activity, catalase activity, proline and soluble protein contents, and higher activities of two enzymes in the proline synthesis pathway; Δ^1 -pyrroline-5-carboxylic acid synthase and proline dehydrogenase. This promoted proline decomposition, contributing to the regulation of osmotic balance in *H. tuberosus* seedlings and the maintenance of normal cell turgor pressure. The results of this study provide a theoretical basis and reference for the practical application of water-saving cultivation techniques for *H. tuberosus*.

Key words: *Helianthus tuberosus*; drought stress; re-watering

菊芋(*Helianthus tuberosus*)亦称洋姜、鬼子姜或番姜,为菊科向日葵属多年生草本宿根植物,18世纪自欧洲传入我国后被广泛种植,具有较强的抗病能力和适应性^[1]。菊芋的地下块茎富含淀粉、菊糖等,具有较高的食用与经济价值^[2],被联合国粮农组织称为“21世纪人畜共用作物”,具有广阔的应用前景。

近年来,伴随着全球气候变化,干旱现象频繁发生,已成为植物生长发育过程中的主要非生物胁迫之一,也是严重影响各国农业生产的重要因素,并且由水分亏缺引起的作物减产超过了其他非生物胁迫造成的作物减产总和^[3]。干旱不仅影响植物不同阶段的形态构造、生理性状和代谢功能,还会造成植物失水、抗氧化酶系统损伤,抑制生长发育^[4]。植物长时间处于干旱环境下时,其体内水分协调失衡,对植物生长产生一定程度的负面影响,如株高、根系生长、光合系统、生物量积累等减缓。此外,干旱胁迫下植物体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)过度积累,导致细胞膜脂过氧化,造成氧化损伤,影响植株生长,严重时导致植株死亡^[5]。为了减轻干旱胁迫造成的氧化损伤,植物通过提高过氧化物酶(peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)等抗氧化酶活性和体内的渗透调节物质(如脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖)含量清除过量的ROS,减低细胞内的渗透势,以维持植物细胞结构与功能完整性,保证植物在干旱胁迫下能够获取正常生长所需水分,增加植物的抗旱性^[6]。

在实际生产中,植物的生长通常是干旱和复水连续交替的过程,因此植物对干旱环境的适应性不仅体现在对干旱胁迫的适应过程中,还表现在胁迫解除后复水处理下其形态、生理等方面恢复正常的能力^[7-8]。研究表明,干旱胁迫解除后复水过程中产生的生长补偿是植株适应干旱环境的重要调节机制之一,也是评估植物适应干旱环

境的重要指标^[9]。通常,干旱胁迫后复水条件下植物的恢复能力与植物的种类、干旱强度和干旱发生阶段密切相关^[10]。此外,植物通过调节自身形态结构、生理生化等多方面,便于更好地适应干旱及复水快速变化的环境^[11]。例如,夏玉米(*Zea mays*)经过中度干旱胁迫后复水,增强了其光合补偿效应和代谢能力,如POD、SOD活性回升,丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量下降等^[12]。干旱胁迫导致油松(*Pinus tabulaeformis*)细胞膜损害程度增加,水力功能减弱,进行复水处理后,缓解了干旱胁迫造成的损伤,促进水力能力恢复^[13]。另有研究表明,评估植物适应干旱的重要生理指标是抗氧化系统、渗透调节物质^[14]。研究表明,干旱胁迫下的小麦(*Triticum aestivum*)旗叶SOD、CAT、POD活性与对照相比明显提升,复水后抗氧化酶活性恢复至正常水平^[15]。植物体内渗透调节物质的积累是响应干旱胁迫的反应之一^[12],是植物适应干旱胁迫的关键过程。在干旱胁迫下,可溶性糖和脯氨酸是两种主要的渗透调节物质^[16]。研究表明,可溶性糖是植物渗透保护剂,可调节渗透压,保护质膜,清除有毒活性氧,保障植物酶/蛋白质的稳定性;脯氨酸具有很强的亲水性,维持植物体内原生质胶体和生理代谢过程,是酶的保护剂、自由基清除剂和抗氧化剂^[17]。随着干旱胁迫时间的延长,‘波叶金桂’(*Osmanthus fragrans* ‘Boyejingtui’)体内的可溶性糖、甜菜碱合成受到抑制,游离脯氨酸大量积累,而复水后,‘波叶金桂’体内渗透调节物质转向正常水平,可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量降低,表现出较强的旱后修复能力,植株恢复正常生长^[18]。研究表明,植物在适度干旱胁迫下形成的损伤会在复水后产生积极的补偿效应;但也有研究表明,干旱胁迫后复水不能补偿干旱对植物造成的负面影响^[19]。崔兆韵等^[20]研究表明,冬小麦SOD、POD、CAT活性和MDA含量在一定程度干旱胁迫下有所提升,光合速率和水分利用效率下降,而复水后产生了有限的补偿效应,随着重度干旱胁迫的延长,植物抗氧化能力下降,补偿效应下降甚至形成负面效应。

目前,菊芋对于干旱胁迫及复水处理响应和适应机制尚不清楚。因此本研究在菊芋苗期进行不同时长和程度的干旱处理,对干旱胁迫后复水条件下的菊芋生理代谢变化进行深入研究,以期进一步阐明菊芋在苗期干旱—复水环境下的生理调控机制,探讨作物在干旱胁迫下光合、渗透调节以及抗氧化酶系统的动态变化过程,同时也为推广菊芋节水栽培技术的实践应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验所采用的菊芋品种为地方特色品种‘青芋’,由长江大学香辛作物研究院提供。育苗基质采用泥炭土和珍珠岩比例为2:1。泥炭土育苗基质购于丹麦品氏托普公司。

1.2 试验方法

试验于2023年4月中下旬在长江大学园艺园林学院玻璃温室进行(温度为25~30℃、光照强度约为10000 lx、湿度为66%~78%)。挑选健壮、大小均一且无病害的菊芋种进行消毒、晒干,并于25℃黑暗条件下催芽7 d,种芽长至1 cm左右时直接播种于花盆(底部有孔,上径、底径、高分别为26.6、20.0和28.0 cm)中,每盆1株,做好栽培管理。待植物长出7~8片真叶时,选取长势一致的菊芋幼苗进行试验。

本试验共设置4个处理,分别为:1)对照处理(CK),正常水分管理(土壤相对持水量为70%~75%);2)干旱胁迫处理(DS),土壤相对持水量为40%~45%;3)复水期间对照处理(RCK),复水期间正常水分管理,为胁迫后复水处理的对照;4)复水处理(RW),干旱胁迫后进行恢复正常水分管理;采用盆栽称量控制土壤含水量,每天19:00通过称重补水的方式使各处理土壤含水量符合设置要求。每个处理35株菊芋幼苗,5次生物学重复。在干旱胁迫28 d后进行为期14 d的复水处理,在干旱处理第7、14、21、28天和复水处理第7、14天时对不同处理菊芋幼苗叶片取样,洗净擦干后用液氮进行冷冻并放置于-80℃超低温冰箱妥善保存,以进行后续相关生理生化指标的测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 植株生长指标测定 在干旱胁迫处理第28天和复水处理第14天时,随机选取不同处理的菊芋幼苗,对植株形态拍照记录;并将不同处理菊芋幼苗的根系清洗干净,随后放置到样品池中,整理根系减少根系重叠后盖上样品池盖使用根系扫描分析仪(万深LA-S植物根系扫描仪,杭州万深检测科技有限公司)扫描得到根系图片,

然后利用植物根系分析系统(万深LA-S植物根系分析仪系统,杭州万深检测科技有限公司)分析菊芋幼苗的总根长、根系表面积、根系投影面积、根系平均直径及根尖数。

1.3.2 光合数据测定 随机选取不同处理菊芋幼苗相同叶位的叶片(从上往下数第5片完全展开的功能叶),于天气良好的上午9:00—11:00采用Yaxin-1102便携式光合作用仪(北京雅欣理仪科技有限公司)对叶片净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)和胞间二氧化碳浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)进行测定。

1.3.3 叶绿素荧光测定 叶绿素荧光参数采用FluorCam 800 MF封闭式叶绿素荧光成像仪(PS公司,捷克)测定。随机选取不同处理菊芋幼苗相同叶位的叶片(从上往下数第4片完全展开的功能叶)经过充分暗适应(15 min)后,得到不同处理下菊芋幼苗的最大光化学效率(maximum photochemical efficiency of PSII, F_v/F_m)、光化学淬灭系数(photochemical quenching coefficient, q_p)、实际光量子效率(PSII actual photochemical quantum yield, Φ_{PSII})和非光化学淬灭系数(non-photochemical quenching coefficient, NPQ)。

1.3.4 光合色素测定 从各个处理中选取从上往下数第5片菊芋幼苗叶片,去掉中脉剪碎称取0.2 g放入50 mL离心管中,再加入96%的乙醇,采用乙醇避光浸提法^[21]测定叶绿素a(chlorophyll a, Chl a)、叶绿素b(chlorophyll b, Chl b)、Chl a+Chl b和类胡萝卜素(carotenoid, Car)含量,随后在 A_{665} 、 A_{649} 和 A_{470} 波长下测定吸光值,并计算Chl a、Chl b、Chl a+Chl b和Car含量。计算公式如下:

$$\text{Chl a} = 13.95A_{665} - 6.88A_{649}$$

$$\text{Chl b} = 24.96A_{649} - 7.32A_{665}$$

$$\text{Chl a} + \text{Chl b} = 18.16A_{649} + 6.63A_{665}$$

$$\text{Car} = (1000A_{470} - 2.05\text{Chl a} - 111.48\text{Chl b})/248$$

1.3.5 叶片含水量测定 菊芋叶片含水量测定参考秦曼丽等^[22]的方法进行。干旱胁迫处理第28天和复水处理第14天时取不同处理菊芋幼苗从上往下数第4片叶片,立即用天平准确称重。所得数据标记为 G_1 ;然后迅速小心地将叶片放在预冷的4℃蒸馏水中。使用真空设备确保蒸馏水完全覆盖叶片,并将叶片置于弱光下4~6 h。取出叶片后,用干净的纸迅速擦干叶片表面的水分后进行称重,并将其记为 G_2 。然后将叶片转移到含有65%蔗糖溶液的容器中,确保叶片完全浸没在溶液中,并在弱光条件下保持4~6 h。之后将叶片取出,用蒸馏水仔细冲洗,每片叶片重复冲洗5次,每次持续5~6 s。冲洗完毕后,用纸巾轻轻擦干叶片表面水分,并立即进行称重,此次数据标记为 G_3 。最后,将叶片分装,并放入80℃的烘箱中干燥,直到叶片均达到恒重状态。取出叶片,进行最后的称重,数据记录为 G_4 。根据上述数据,可以精确计算出叶片的相对含水量。按照以下公式计算叶片的相关含水量:

$$\text{自由水含量}(\text{free water content, FWC}) = (G_1 - G_3)/G_4$$

$$\text{总含水量}(\text{total water content, TWC}) = (G_1 - G_4)/G_4$$

$$\text{束缚水含量}(\text{bound water content, BWC}) = \text{总含水量} - \text{自由水含量}$$

$$\text{相对含水量}(\text{relative water content, RWC}) = (G_1 - G_4)/(G_2 - G_4) \times 100$$

1.3.6 植株叶片抗氧化酶活性测定 抗氧化酶POD、SOD和CAT活性测定参考Yin等^[23]的方法进行;POD活性测定采用愈创木酚法,SOD活性测定采用氮蓝四唑(nitro-blue tetrazolium, NBT)法,CAT活性采用紫外吸收法测定。

1.3.7 植株叶片渗透调节物质测定 脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等渗透调节物质含量参考Chen等^[24]的方法测定。将存储的样品使用液氮充分研磨后,收集并放置于离心管中用于渗透调节物质的测定。脯氨酸采用茚三酮法测定,可溶性蛋白采用考马斯亮蓝G-250法测定,可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定。

1.3.8 糖类物质含量测定 取每个处理新鲜叶片,液氮研磨成粉,置于-80℃保存。葡萄糖含量采用HK酶法试剂盒(G0542F,江苏苏州格锐思生物科技有限公司)测定;果糖含量采用间苯二酚比色法试剂盒(G0505F,江苏苏州格锐思生物科技有限公司)测定;蔗糖含量采用蒽酮比色法试剂盒(G0506F,江苏苏州格锐思生物科技有

限公司)测定;具体操作参考相应试剂盒说明书。

1.3.9 脯氨酸代谢酶活性测定 取每个处理新鲜叶片,液氮研磨成粉,置于 -80°C 保存。 Δ^1 -吡咯啉-5-羧酸合成酶(Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase, P5CS)使用试剂盒(G1104F,江苏苏州格锐思生物科技有限公司)测定;脯氨酸脱氢酶(proline dehydrogenase, PDH)使用试剂盒(G1101F,江苏苏州格锐思生物科技有限公司)测定;鸟氨酸转氨酶(ornithine aminotransferase, OAT)使用试剂盒(G1107F,江苏苏州格锐思生物科技有限公司)测定。具体操作过程参考试剂盒相应说明书。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 进行数据预处理,SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析比较组间差异,利用 Origin 2022 制图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫和复水对菊芋幼苗生长的影响

如图 1 所示,干旱胁迫处理 28 d 时,CK 处理的菊芋幼苗生长正常,与 CK 相比,DS 处理的菊芋幼苗植株生长矮小,叶片边缘出现黄化、叶尖边缘出现焦枯,根系生长量也明显减少;复水处理第 14 天时,与 DS 处理相比,RW 处理后菊芋幼苗叶片展开,可以在一定程度上恢复干旱胁迫下菊芋幼苗的生长。

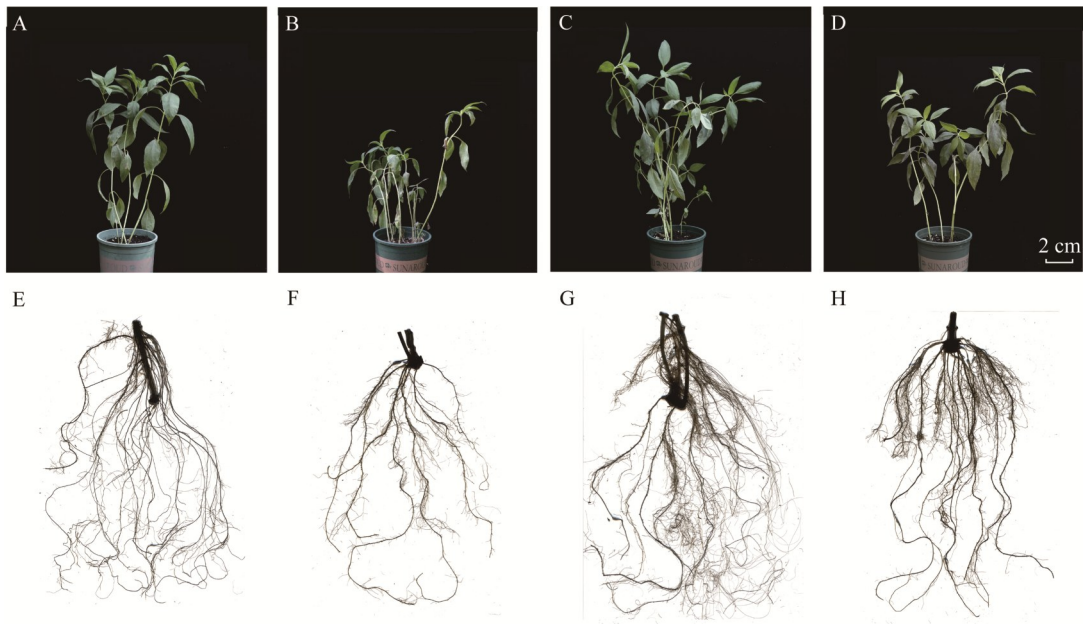


图 1 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗植株和根系表型

Fig. 1 Plant and root phenotypes of *H. tuberosus* seedlings under drought stress and re-watering

A, E: CK 处理下的植株和根系 Plants and roots under CK treatment; B, F: DS 处理下的植株和根系 Plants and roots under DS treatment; C, G: RW 处理下的植株和根系 Plants and roots under RW treatment; D, H: DS 处理下的植株和根系 Plants and roots under DS treatment.

由表 1 可知,干旱胁迫处理期间,与 CK 相比,DS 处理对菊芋幼苗的根系生长具有一定的抑制作用,菊芋幼苗的总根长、根系投影面积、根系表面积、平均直径和根尖数分别显著下降了 36.22%、25.24%、25.85%、20.98% 以及 37.12%。与 DS 相比,RW 处理后菊芋幼苗的总根长、根系投影面积、根系表面积、平均直径和根尖数分别显著提高了 18.18%、30.35%、54.36%、34.51% 和 83.29%。

2.2 干旱胁迫和复水对菊芋光合特性的影响

2.2.1 干旱胁迫与复水对菊芋幼苗叶片光合作用参数的影响 由表 2 可知,干旱胁迫处理过程中,与 CK 相比,DS 处理后菊芋幼苗的 P_n 、 T_r 和 G_s 显著下降,分别显著下降了 55.04%、9.17% 和 22.69%。与 DS 相比,RW 处

理下 P_n 提高了 14.45%, T_r 、 G_s 和 C_i 分别下降了 52.11%、49.78% 和 3.35%。复水处理期间,与 RCK 相比,RW 处理显著提高了 T_r 、 G_s 和 C_i ,其增长幅度分别为 52.24%、90.27% 和 44.75%。

表 1 干旱胁迫和复水对菊芋幼苗根系生长的影响

Table 1 Effects of drought stress and re-watering on the root growth of *H. tuberosus* seedlings

处理	总根长	根系投影面积	根系表面积	平均直径	根尖数
Treatments	Total root length (cm)	Root projection area (cm ²)	Root surface area (cm ²)	Average diameter of root (mm)	Number of root tips
CK	712.43±32.93a	74.00±4.27b	234.39±12.46b	1.43±0.19b	330.00±20.05b
DS	454.37±24.82c	55.32±3.16c	173.79±9.94c	1.13±0.05c	207.50±22.91c
RCK	757.44±25.42a	100.44±1.36a	318.15±5.02a	1.76±0.02a	540.00±30.82a
RW	536.98±16.42b	72.11±1.60b	268.26±24.59b	1.52±0.03b	380.33±12.66b

注: 同列不同字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。
Note: Different letters in the same column indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$). The same below.

表 2 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗叶片光合参数

Table 2 Photosynthetic parameters of *H. tuberosus* seedling leaves under drought stress and re-watering

处理	净光合速率	气孔导度	蒸腾速率	胞间 CO ₂ 浓度
Treatment	Net photosynthetic rate (P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Stomatal conductance (G_s , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Transpiration rate (T_r , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Intercellular CO ₂ concentration (C_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
CK	7.54±0.08a	253.37±9.40a	4.69±1.07a	366.67±8.99a
DS	3.39±0.15c	195.87±4.48b	4.26±0.17b	328.00±1.41a
RCK	7.60±0.19a	51.70±4.81d	1.34±0.17c	219.00±35.22b
RW	3.88±0.02b	98.37±0.78c	2.04±0.28b	317.00±27.94a

2.2.2 干旱胁迫与复水对菊芋幼苗叶片叶绿素含量的影响 由表 3 可知,在干旱胁迫期间,与 CK 相比,DS 处理菊芋幼苗的 Chl a、Chl b 和 Chl a+Chl b 含量分别显著下降了 25.96%、33.50% 和 26.08%;Car 含量下降了 18.06%。与 DS 处理相比,RW 处理菊芋幼苗的 Chl a 和 Chl a+b 含量分别显著上升了 19.51% 和 19.42%;Chl b 和 Car 含量上升了 10.95% 和 20.34%。

表 3 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗光合色素含量

Table 3 Photosynthetic pigment content of *H. tuberosus* seedlings under drought stress and re-watering (mg·g⁻¹ FW)

处理	叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素 a+b	类胡萝卜素
Treatments	Chlorophyll a (Chl a)	Chlorophyll b (Chl b)	Chlorophyll (a+b) (Chl a+b)	Carotenoid (Car)
CK	4.43±0.17a	2.06±0.15a	6.48±0.26a	0.72±0.08a
DS	3.28±0.16c	1.37±0.13c	4.79±0.27c	0.59±0.04a
RCK	4.70±0.25a	1.85±0.10ab	6.51±0.12a	0.79±0.16a
RW	3.92±0.05b	1.52±0.26bc	5.72±0.31b	0.71±0.03a

FW: 叶片鲜重 Leaf fresh weight.

由表 4 可知,在干旱胁迫期间,与 CK 相比,DS 处理菊芋幼苗的 Φ_{PSII} 和 q_P 分别显著下降了 16.98% 和 10.67%, F_v/F_m 下降了 3.70%;NPQ 上升了 29.87%。与 DS 处理相比,RW 处理后菊芋幼苗的 Φ_{PSII} 和 q_P 分别显著上升了 13.64% 和 2.99%, F_v/F_m 上升了 2.56%;NPQ 下降了 35.00%。

表 4 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗叶片叶绿素荧光参数

Table 4 Chlorophyll fluorescence parameters of *H. tuberosus* seedlings leaves under drought stress and re-watering

处理 Treatment	实际光量子效率 PSII actual photochemical quantum yield (Φ_{PSII} , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient (q_p , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient (NPQ, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
CK	0.53±0.01a	0.81±0.00a	0.75±0.01a	0.77±0.09b
DS	0.44±0.02c	0.78±0.00a	0.67±0.00c	1.00±0.08a
RCK	0.54±0.01a	0.81±0.01a	0.75±0.01a	0.73±0.00bc
RW	0.50±0.01b	0.80±0.01a	0.69±0.00b	0.65±0.00c

2.3 干旱胁迫和复水对菊芋幼苗叶片含水量的影响

由表 5 可知,干旱胁迫期间,与 CK 相比,DS 处理菊芋幼苗的自由水含量、束缚水含量、总含水量和相对含水量分别显著下降了 55.56%、31.84%、31.78% 和 6.20%。复水处理期间,与 DS 相比,RW 处理后菊芋幼苗叶片的自由水含量和相对含水量分别显著上升了 1250.00% 和 1.34%,束缚水含量和总含水量上升了 12.84% 和 8.99%;同时,与 RCK 相比,RW 处理后自由水含量显著上升了 200.00%。

表 5 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗叶片含水量

Table 5 Leaf water content of *H. tuberosus* seedlings under drought stress and re-watering

处理 Treatment	自由水含量 Free water content ($\text{mg H}_2\text{O}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$)	束缚水含量 Bound water content ($\text{g H}_2\text{O}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$)	总含水量 Total water content ($\text{g H}_2\text{O}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$)	相对含水量 Relative water content (%)
CK	0.09±0.00c	5.37±0.26a	5.38±0.32a	95.52±0.54a
DS	0.04±0.00d	3.66±0.18b	3.67±0.19b	89.60±0.39c
RCK	0.18±0.00b	5.34±0.40a	5.45±0.40a	95.71±0.46a
RW	0.54±0.00a	4.13±0.19b	4.00±0.27b	90.80±0.71b

2.4 干旱胁迫和复水对菊芋幼苗抗氧化酶活性的影响

由图 2A 可知,干旱胁迫期间,与 CK 相比,DS 处理显著提升了菊芋幼苗叶片的 CAT 活性,并随着干旱胁迫时间的延长呈先上升后下降的趋势,在处理第 21 天时达到最大值;与 CK 相比,DS 处理的 CAT 活性显著升高了 7.20 倍。在复水处理期间,与 DS 相比,RW 处理降低了菊芋幼苗叶片的 CAT 活性,并随着复水时间的延长呈逐渐下降的趋势,在处理第 14 天时,与 RCK 相比,RW 处理菊芋幼苗叶片的 CAT 活性显著下降了 50%。

由图 2B 可知,干旱胁迫期间,DS 处理菊芋幼苗的 POD 活性较 CK 相比显著提升,在处理第 21 天时 POD 活性达到最高值;与 CK 相比,DS 处理在第 7、21、28 天时,POD 活性分别显著提高了 1.04、2.34 和 1.76 倍。在复水处理期间,与 DS 相比,RW 处理降低了菊芋幼苗叶片的 POD 活性,随着复水时间的延长 POD 活性呈逐渐下降的趋势;与 RCK 相比,在处理第 14 天时 RW 处理的菊芋幼苗叶片 POD 活性显著下降了 37.86%。

由图 2C 可知,干旱胁迫期间,与 CK 相比,DS 处理后菊芋幼苗叶片的 SOD 活性显著提升,并随着干旱胁迫时间的延长呈先上升后下降的趋势,在处理第 14 天时达到最高值,DS 处理较 CK 相比显著提高了 93.30%。在复水处理期间,与 DS 相比,RW 处理降低了菊芋幼苗叶片的 SOD 活性;在处理第 14 天时,与 RCK 相比,RW 处理菊芋幼苗叶片的 SOD 活性显著下降了 63.57%。

2.5 干旱胁迫和复水对菊芋幼苗渗透调节物质的影响

由图 3A 可知,干旱胁迫期间,与 CK 相比,DS 处理提升了菊芋幼苗叶片的可溶性蛋白含量,并随着干旱胁迫时间的延长呈先上升后下降的趋势;在处理第 14 和 28 天时,分别显著提高了 4.86% 和 5.02%。在复水处理期间,RW 处理后可溶性蛋白含量呈下降趋势,与 RCK 相比,在 RW 处理第 7 和 14 天时显著下降了 34.00% 和 6.35%。

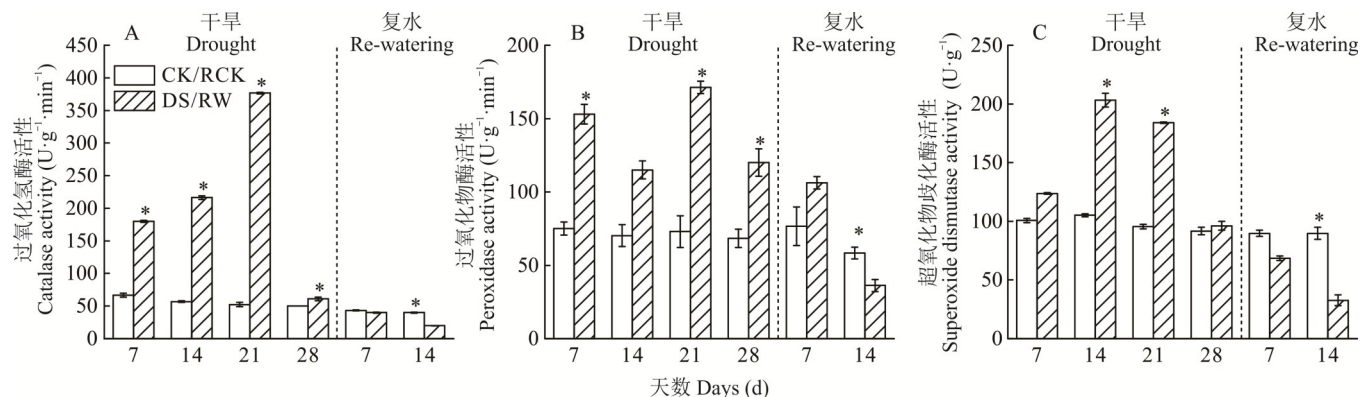


图2 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗叶片抗氧化酶活性

Fig. 2 Antioxidant enzyme activity in leaves of *H. tuberosus* seedlings under drought stress and re-watering

表示相同处理天数不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。虚线表示不同干旱胁迫处理和复水处理时间分界线。下同。 represents significant differences between different treatments at the same treatment day ($P < 0.05$). The dotted line represents the time boundary between different drought stress treatments and re-watering treatments. The same below.

由图3B可知,干旱胁迫期间,与CK相比,DS处理显著提升了可溶性糖含量,DS处理菊芋幼苗叶片的可溶性糖含量在干旱胁迫期间提升了1.29、0.90、3.22和1.44倍,并随着干旱时间的延长呈先上升后下降的趋势,在处理第21天时达到了最大值。在复水第7天时,RW处理降低了菊芋幼苗的可溶性糖含量,并逐渐趋近于CK水平;在复水处理第14天时,与RCK相比,RW处理后菊芋幼苗的可溶性糖含量显著降低了44.42%。

由图3C可知,干旱胁迫期间,与CK相比,DS处理后菊芋幼苗的脯氨酸含量分别显著提高了0.98、3.10、2.81和1.73倍。在复水处理期间,RW处理降低了菊芋幼苗叶片的脯氨酸含量,且在处理第14天时与RCK的水平基本持平。

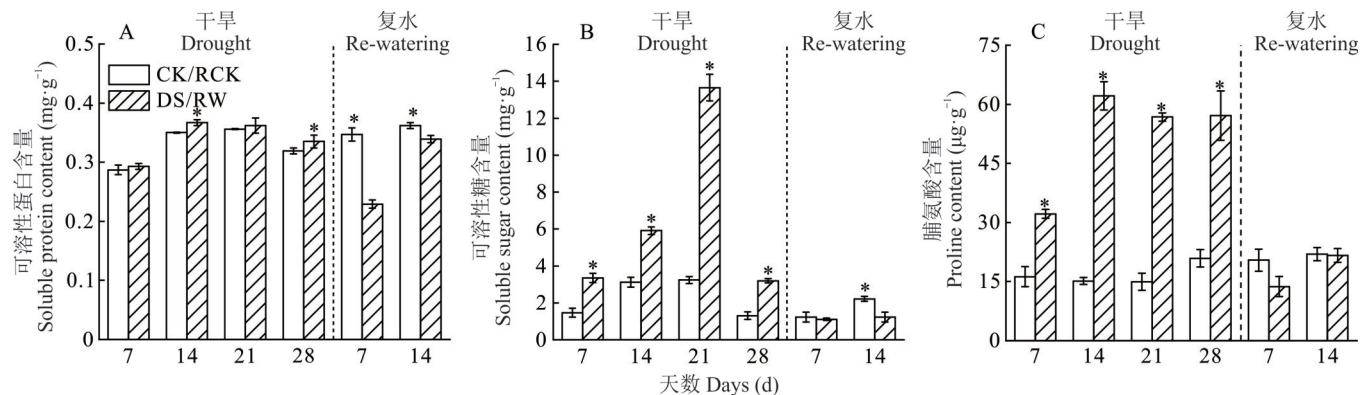


图3 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗叶片渗透调节物质含量

Fig. 3 Content of osmoregulatory substances in leaves of *H. tuberosus* seedlings under drought stress and re-watering

2.6 干旱胁迫和复水对菊芋幼苗糖类物质含量的影响

由图4A可知,干旱胁迫期间,与CK相比,DS处理提升了菊芋幼苗叶片的葡萄糖含量,在处理第14天开始具有显著差异,分别提升了2.12、1.45和0.56倍。在复水期间,RW处理后菊芋幼苗叶片的葡萄糖含量高于RCK,但与干旱胁迫期间相比呈逐渐下降趋势。

由图4B可知,在干旱胁迫期间,与CK相比,DS处理菊芋幼苗叶片的果糖含量升高,并随着干旱胁迫时间的延长而逐渐升高,在处理第14天开始具有显著差异,分别上升了34.67%、42.21%和63.05%。在复水处理期间,RW处理菊芋幼苗叶片的果糖含量高于RCK处理,但呈下降趋势。

由图4C可知,干旱胁迫期间,DS处理菊芋幼苗叶片的蔗糖含量呈先下降后上升的趋势,与CK相比,DS处理菊芋幼苗叶片的蔗糖含量在第21和28天时分别上升了1.70和2.10倍,并在第28天时达到最高水平。在复水期间,RW处理后菊芋幼苗叶片的蔗糖含量呈下降趋势,与RCK相比,RW处理菊芋幼苗叶片的蔗糖含量在第14天时显著下降了62.71%。

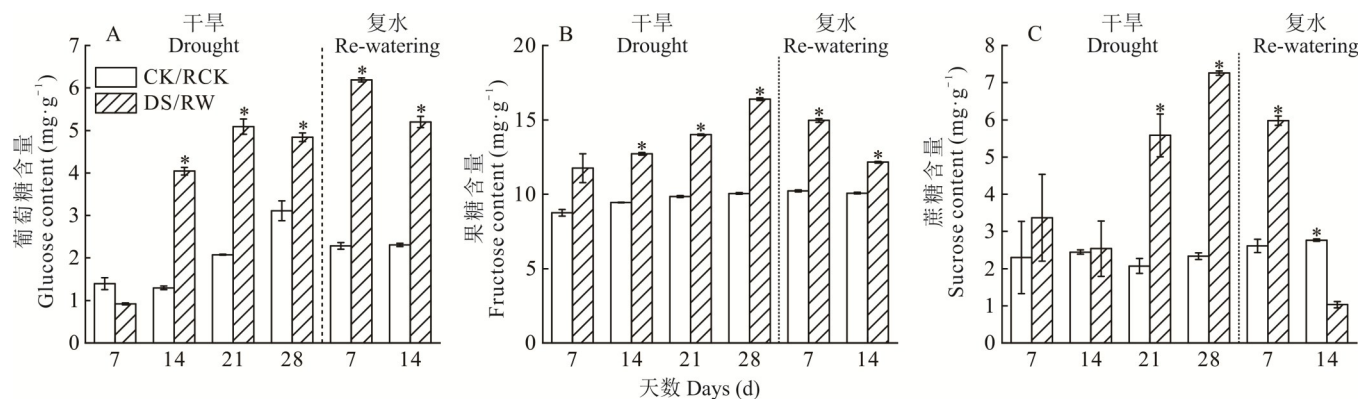


图4 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗叶片糖类物质含量

Fig. 4 Leaf saccharides content in the leaves of *H. tuberosus* seedlings under drought stress and re-watering

2.7 干旱胁迫和复水对菊芋幼苗脯氨酸代谢酶活性的影响

由图5A可知,DS处理的P5CS活性随着干旱胁迫时间的延长而呈先上升后下降的趋势,在DS处理的第21和28天时较CK处理分别显著上升了121%和50%。在复水处理期间,RW处理的P5CS活性呈下降趋势,虽高于RCK处理,但低于DS处理时期的P5CS活性。

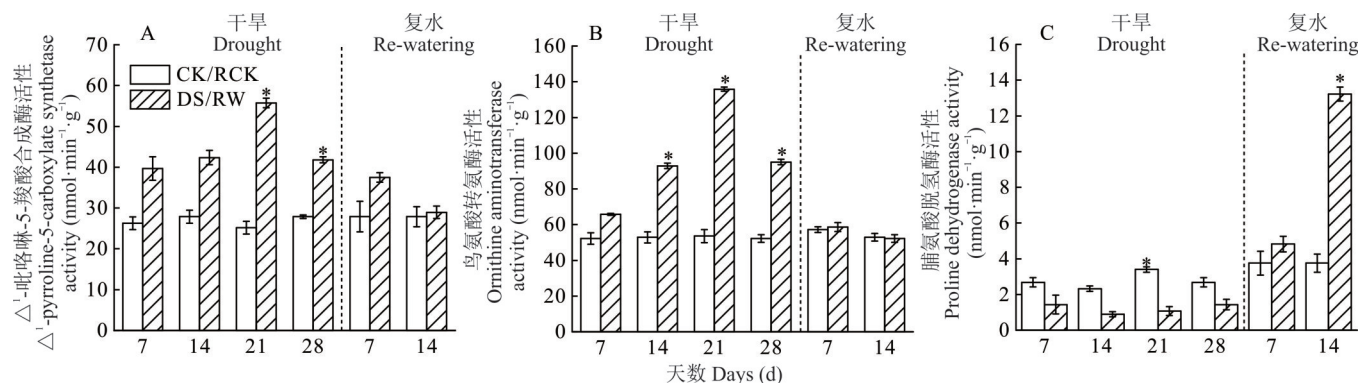


图5 干旱胁迫和复水后菊芋幼苗脯氨酸代谢酶活性

Fig. 5 Proline metabolism enzyme activities in *H. tuberosus* seedlings under drought stress and re-watering

由图5B可知,在干旱胁迫期间,与CK相比,DS处理提升了菊芋幼苗叶片的OAT活性,并随着干旱胁迫时间的延长呈先上升后下降的趋势,在处理第14、21和28天时分别显著提高了75.68%、135.00%和82.19%。在复水处理期间,RW处理后菊芋幼苗的OAT活性呈下降趋势,与RCK相比,在RW处理第14天时OAT活性下降了1.35%。

由图5C可知,在干旱胁迫期间,与CK相比,DS处理后菊芋幼苗叶片的PDH活性呈下降趋势,第21天时,DS处理的PDH活性显著下降了68.42%。在复水处理期间,PDH活性随着复水时间的延长而逐渐上升;在RW处理第14天时,与RCK相比,PDH活性显著上升了2.52倍。

3 讨论

干旱胁迫能抑制植物生长,造成植株矮小,根系生长减缓^[4]。赵英等^[25]的研究结果显示,与干旱胁迫相比,复水后红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)株高、单叶面积和生物量均有所增长,且与对照无显著差异。庄晔等^[26]研究发现烤烟(*Nicotiana tabacum*)在干旱胁迫后复水处理其地上部分生长得以恢复。秦岭等^[7]的研究结果显示干旱胁迫下谷子(*Setaria italica*)的根长、根表面积、根尖数等指标呈下降趋势,复水后根系的生长有补偿性增加。这与干旱胁迫后复水处理下苜蓿(*Medicago sativa*)根系的补偿效应相似^[27]。本试验中,干旱胁迫下菊芋幼苗叶片萎蔫、植株变矮,总根长、根系表面积、根系投影面积、根尖数和平均直径均减少;与干旱胁迫相比,复水后上述指标均有恢复,且具有显著差异,但仍低于复水期间对照水平。这可能是由于在干旱胁迫解除后,菊芋幼苗根系生长得到恢复能够自主在土壤中吸取水分来调节自身恢复生长,但可能由于复水时间短,幼苗的生长并没有完全恢复,达到对照水平。

光合作用是植物生长发育的基础,是植物对于干旱胁迫最敏感的生理反应之一。叶绿素在光合作用中负责光能的吸收、运输、转化^[28]。新疆大叶苜蓿(*M. sativa* cv. Xinjiangdaye)叶绿素含量随干旱胁迫加剧逐渐降低,复水后新疆大叶苜蓿的叶绿素含量恢复并存在显著补偿效应^[29]。萱草(*Heimerocallis fulva*)在干旱胁迫下叶绿素含量呈下降趋势,在复水7 d后能够恢复到正常供水水平^[30]。武瑞瑞等^[31]的研究结果显示干旱胁迫导致咖啡(*Coffea arabica*)的叶绿素含量减少;与干旱胁迫相比,复水后叶绿素含量均有所增加。本研究中,干旱胁迫下Chl a、Chl b、Chl a+Chl b和Car含量均减少;与干旱胁迫相比,复水后Chl a、Chl b、Chl a+Chl b和Car含量得到恢复,但仍低于对照水平。这是由于在复水处理后菊芋根系开始恢复正常生长,菊芋能够正常地从土壤中吸取水分,缓解了叶绿素含量的降解。但可能是受到复水时间的影响,叶绿素合成还受到前期干旱胁迫造成的影响未恢复到对照水平。

干旱胁迫主要影响植物的 P_n ,从而影响植物光合作用的正常进行^[9]。施钦等^[32]的研究结果显示在干旱胁迫下海滨木槿(*Hibiscus hamabo*)的 P_n 显著下降,复水处理后出现了补偿效应。在黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗中,干旱胁迫下 P_n 、 T_r 、 G_s 和 C_i 逐渐降低,复水后能恢复到接近正常水平^[33],说明光合反应中心得到了修复。在青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)幼苗中,随着干旱胁迫程度的加剧 P_n 和 G_s 呈显著下降趋势,在复水处理后可提高青冈栎幼苗的光合参数^[9]。本试验中,干旱胁迫导致 P_n 、 T_r 和 G_s 显著下降;复水处理后各指标均恢复,且 T_r 、 G_s 和 C_i 皆高于复水期间对照水平。这说明干旱胁迫并没有使菊芋的光合作用机制受到破坏,并在复水后能自我修复且 T_r 、 G_s 和 C_i 高于正常供水水平。这可能是由于干旱胁迫解除恢复正常供水后,幼苗根系的生长得到恢复,菊芋幼苗的吸水能力提高,体内的水分状况得到改善,叶绿素合成能力得到提升,光合作用能够迅速恢复,保证了幼苗生长发育所需的能量和营养物质的供应。

干旱胁迫对植物光合系统、电子传递及反应中心复合体可产生明显的抑制作用,进而影响到植物的光合作用和叶绿素荧光反应^[29]。在咖啡中,随着干旱胁迫时间的延长, F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 下降程度增大,复水处理后 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 开始升高并恢复到对照水平^[31]。在海滨木槿和楸叶泡桐(*Paulownia catalpifolia*)中,干旱胁迫下 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p 呈显著下降趋势,而NPQ显著上升;复水处理后荧光参数迅速恢复到对照水平^[32,34]。本研究中,干旱胁迫导致菊芋幼苗的 F_v/F_m 、 q_p 和 Φ_{PSII} 下降,NPQ上升;复水后 F_v/F_m 、 q_p 和 Φ_{PSII} 上升,NPQ有所下降。这可能是在干旱胁迫下减缓了光合电子传递速率,降低光化学反应速率,导致吸收的光能过多,在这种情况下菊芋幼苗需要增加NPQ来消耗过多的光能,最终保护光合系统不受伤害;在复水处理后菊芋幼苗的生长逐渐恢复正常,表明菊芋幼苗的光化学反应中心恢复正常,从而使得各项指标逐渐恢复正常。

渗透调节物质包括可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸等,它们主要是通过增加细胞溶质,降低细胞渗透势和水势,以维持细胞正常膨压和植物在逆境环境下的正常生长^[35]。在5种一年生草本植物幼苗中,干旱胁迫下叶片可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质积累增加;在复水处理后,可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量均恢复到正常水平^[8]。乌日娜等^[36]研究发现干旱胁迫下直立型扁蓿豆(*Medicago ruthenica* cv. Zhilixing)的可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量呈上升趋势,在复水处理后都能恢复到对照水平。与上述研究结果不同,干旱胁迫下

红背山麻杆的可溶性糖和可溶性蛋白含量均呈上升趋势,复水处理后可溶性蛋白和可溶性糖含量均减少,但仍显著高于对照水平^[25]。王洋等^[30]研究发现干旱胁迫条件下萱草的脯氨酸和可溶性糖含量显著增加,复水处理后两者皆下降但仍显著高于对照水平。这可能是由复水时间的长短和不同植物耐旱性不同所造成的。本试验中,在干旱环境下,菊芋幼苗的可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量总体呈上升的趋势,在复水处理后菊芋幼苗的可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量呈下降趋势,能恢复到对照水平。这是由于在干旱胁迫下菊芋幼苗通过提高自身内部的渗透调节物质含量,如脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖等来调控叶片渗透势和水势,旨在保障菊芋幼苗能够从土壤中获取所需水分以维持其细胞体内的水分平衡,减轻干旱胁迫对细胞造成的伤害;在复水后渗透调节物质含量逐渐降低,这可能是由于干旱胁迫解除后菊芋幼苗能够重新从土壤中获得足够的水分,无需再通过调节体内的渗透调节物质来维持细胞内的水分平衡,因此体内的渗透物质含量降低。

干旱胁迫导致植物体内 ROS 大量积累,为了防止过量 ROS 对植物造成伤害,植物体内的抗氧化系统被激活,从而提高了抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性来达到清除过量 ROS 的目的^[6]。赵英等^[37]的研究结果显示在干旱胁迫下蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)的 SOD、POD 和 CAT 活性增高,复水处理后蟛蜞菊的 SOD、POD 和 CAT 活性均下降到对照水平。同样地,在海滨木槿中,干旱胁迫下的 SOD、POD 和 CAT 活性显著升高,有效清除细胞中的 ROS;并在复水后能够恢复到对照水平^[32]。在干旱胁迫与复水处理下杜仲(*Eucommia ulmoides*)扦插苗^[38]的研究中也得到了类似结果。本试验中,干旱胁迫下菊芋幼苗的 SOD、POD 和 CAT 活性呈先上升后下降的趋势,在复水处理后 SOD、POD 和 CAT 活性逐渐恢复到对照水平。这是由于干旱胁迫下菊芋幼苗的 SOD、POD 和 CAT 活性升高,以此来维持干旱胁迫下植物正常生长;在复水后菊芋幼苗的生长恢复正常,无需通过提升抗氧化酶活性来维持幼苗生长,且复水后抗氧化酶活性恢复到正常对照水平。

葡萄糖、果糖和蔗糖作为植物体内积累的主要储存能量物质,其组成的可溶性糖在植物体内发挥着重要的渗透调节作用,确保植物能够进行正常生理代谢活动^[39]。干旱胁迫使藜麦(*Chenopodium quinoa*)种子的葡萄糖、蔗糖含量显著增加,以此来提高其抗旱性^[40]。王雲霞等^[39]研究发现随着干旱胁迫时间增加,红砂(*Reaumuria soongorica*)幼苗根、茎、叶的蔗糖、果糖和葡萄糖含量均显著增加,其中葡萄糖增幅最大。本试验中,干旱胁迫下菊芋幼苗的蔗糖、果糖和葡萄糖含量显著增加,复水后,蔗糖、果糖和葡萄糖含量呈下降趋势。这可能是由于干旱状态下菊芋幼苗积累蔗糖、果糖和葡萄糖来增加可溶性糖含量维持细胞渗透调节平衡,保持细胞中水分平衡;确保细胞能够维持正常的生理活动;也保障了菊芋幼苗应对干旱胁迫下对能源物质的需求,缓解干旱胁迫造成的不利影响;复水后菊芋幼苗能够正常吸水,幼苗体内的水分代谢和渗透调节恢复平衡,因此葡萄糖、蔗糖和果糖的含量均呈下降趋势,表明菊芋幼苗能够恢复正常生长。

脯氨酸作为渗透调节物质,在逆境下对细胞渗透调节平衡发挥着重要作用,植物体内的脯氨酸积累主要受到 OAT、P5CS 和 PDH 等相关酶的调控;其中 OAT 和 P5CS 是脯氨酸代谢途径中的合成酶,PDH 是脯氨酸降解酶,它们共同维持着脯氨酸代谢平衡^[41]。干旱胁迫下藜麦幼苗的 P5CS 活性显著增加,而 PDH 活性显著降低,使得藜麦幼苗体内的脯氨酸含量显著增高^[42]。姜淑欣等^[43]的研究结果显示,干旱胁迫下‘普冰 143’小麦的 OAT 和 P5CS 活性显著增加,PDH 活性显著降低,使得小麦的脯氨酸含量增加,而复水处理后 PDH 活性显著增加,从而降低了小麦中的脯氨酸含量。在本试验中,干旱胁迫下菊芋幼苗的 OAT 和 P5CS 活性显著上升,PDH 活性呈下降趋势,使得脯氨酸含量显著上升;复水后 OAT 和 P5CS 活性逐渐降低,PDH 活性显著升高,使脯氨酸含量明显下降。这可能是在干旱胁迫下通过提高 OAT 和 P5CS 活性,降低 PDH 活性来增加脯氨酸的积累,通过增加脯氨酸含量来维持幼苗体内的渗透平衡,使菊芋幼苗正常生长;复水处理后菊芋幼苗能够自主吸水维持体内的渗透平衡,因此随着 OAT 和 P5CS 活性降低以及 PDH 活性升高来降低菊芋体内积累的脯氨酸含量,使菊芋恢复正常生长。

4 结论

试验结果显示,干旱胁迫条件抑制了菊芋幼苗的生长,降低了叶绿素含量,使光合作用受阻;并且通过提升抗氧化酶活性与渗透调节物质含量来达到增强菊芋幼苗抗旱性的目的。复水后,菊芋幼苗的生长得到恢复,幼苗光

合作用和叶绿素荧光趋于正常对照水平,叶片含水量逐渐上升;菊芋幼苗通过降低 OAT 和 P5CS 活性以及提高 PDH 活性来减少脯氨酸含量,同时菊芋幼苗的蔗糖、葡萄糖和果糖含量的降低使得可溶性糖的含量趋于对照水平,另外可溶性蛋白含量、SOD、POD 与 CAT 活性也逐渐恢复到对照水平。综上,菊芋幼苗在干旱胁迫后复水处理,其生长和生理生化方面能够逐渐恢复,为推动菊芋节水栽培技术的实践应用提供了理论依据。

参考文献 References:

- [1] Zhong Q W, Li L, Zhao M L, *et al.* Research on jerusalem artichoke. Beijing: Science Press, 2023: 1—2.
钟启文, 李莉, 赵孟良, 等. 菊芋研究. 北京: 科学出版社, 2023: 1—2.
- [2] Kosaric N, Cosentino G P, Wiczorek A, *et al.* The jerusalem artichoke as an agricultural crop. *Biomass*, 1984, 5(1): 1—36.
- [3] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, *et al.* Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable Agriculture*, 2009, 29(1): 153—188.
- [4] Seleiman M F, Al-Suhaibani N, Ali N, *et al.* Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 2021, 10(2): 259.
- [5] Liu Y, Zhang L N, Liu X H, *et al.* Research progress from individual plant physiological response to ecological model prediction under drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(24): 10042—10053.
刘燕, 张凌楠, 刘晓宏, 等. 干旱胁迫植物个体生理响应及其生态模型预测研究进展. *生态学报*, 2023, 43(24): 10042—10053.
- [6] Bandurska H. Drought stress responses: coping strategy and resistance. *Plants*, 2022, 11(7): 922.
- [7] Qin L, Chen E Y, Yang Y B, *et al.* Effect of drought stress and rewatering on root morphological characteristics and leaf anatomical structure of foxtail millet. *Shandong Agricultural Sciences*, 2024, 56(1): 50—57.
秦岭, 陈二影, 杨延兵, 等. 干旱及复水对谷子苗期根系形态特征及叶片解剖结构的影响. *山东农业科学*, 2024, 56(1): 50—57.
- [8] Zeng L J, Wang G H. Effects of drought stress and rehydration on the growth and physiological characteristics of annual herbaceous plants from a desert-oasis ecotone. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(5): 41—57.
曾露婧, 王国华. 干旱及复水对荒漠绿洲过渡带一年生草本植物生长及生理特性的影响. *草业学报*, 2024, 33(5): 41—57.
- [9] Deng P, Wu M, Lin D, *et al.* Effects of drought-rehydration on photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and microstructure of *Cyclobalanopsis glauca* seedling leaves in Karst Area of Northwest Guangxi. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(1): 63—76.
邓平, 吴敏, 林丁, 等. 干旱—复水对桂西北喀斯特地区青冈栎幼苗叶片光合能力、叶绿素荧光和显微结构的影响. *西北植物学报*, 2024, 44(1): 63—76.
- [10] Feng S L, Zhou T, Wang J L. Responses characteristics of leaf water potential in different growth stages of *Lespedeza bicolor* seedlings to drought stress and rewatering. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(7): 2077—2085.
冯树林, 周婷, 王军利. 胡枝子幼苗不同生长阶段叶水势对干旱—复水的响应特征. *草地学报*, 2023, 31(7): 2077—2085.
- [11] Chen J F, Wu X, Yang J R, *et al.* Effect of drought and rewatering on plant and soil microorganisms under climate change: review and perspectives. *Chinese Journal of Ecology*, 2023, 42(12): 3038—3049.
陈俊芳, 吴宪, 杨佳绒, 等. 全球气候变化下干旱及复水对植物和土壤微生物的影响: 进展与展望. *生态学杂志*, 2023, 42(12): 3038—3049.
- [12] Xiao G, Cai H J, Mu Q, *et al.* Physiological response mechanism of summer maize seedlings to drought-rewatering of different durations. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020, 38(5): 57—63.
肖钢, 蔡焕杰, 沐青, 等. 夏玉米苗期对不同时长干旱—复水的生理响应机制. *干旱地区农业研究*, 2020, 38(5): 57—63.
- [13] Mao J R, Zeng Y, Xu X Y, *et al.* Effects of drought and re-irrigation on osmotic regulator and hydraulic function of *Pinus tabulaeformis*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(11): 2959—2965.
冒吉荣, 曾岩, 徐馨好, 等. 干旱胁迫及复水对油松渗透调节物质及水力功能的影响. *应用生态学报*, 2024, 35(11): 2959—2965.
- [14] Wang R R, Chen T P, Yin H J, *et al.* Response and drip irrigation re-watering compensation effect of spring wheat roots to drought stress with different drought tolerance varieties. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(24): 4826—4841.
王荣荣, 陈天鹏, 尹豪杰, 等. 不同抗旱性春小麦根系生长对干旱胁迫的响应及滴灌复水补偿效应. *中国农业科学*, 2023, 56(24): 4826—4841.
- [15] Zheng X B, Bai X C, Wang W W, *et al.* Identification and evaluation of two wheat varieties under drought stress. *Acta*

- Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2024, 33(4): 573—584.
- 郑祥博, 白昕晨, 王伟伟, 等. 两个小麦品种的抗旱性鉴定与评价. 西北农业学报, 2024, 33(4): 573—584.
- [16] Bayat H, Moghadam A N. Drought effects on growth, water status, proline content and antioxidant system in three *Salvia nemorosa* L. cultivars. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2019, 41(9): 149.
- [17] Huang H X, Cao Y, Xin K J, *et al.* Morphological and physiological changes in *Artemisia selengensis* under drought and after rehydration recovery. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 851942.
- [18] Zhou H H, Fu L C, Ma L, *et al.* Physiological characteristics of *Osmanthus fragrans* 'Boyejingui' with drought stress and rewatering. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2019, 36(4): 687—696.
- 周欢欢, 傅卢成, 马玲, 等. 干旱胁迫及复水对'波叶金桂'生理特性的影响. 浙江农林大学学报, 2019, 36(4): 687—696.
- [19] Shi M J, Li B, Yi L T, *et al.* Sexual divergence of *Populus deltoides* seedlings growth and ecophysiological response to drought and rewatering. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(8): 1159—1170.
- 施梦娇, 李斌, 伊力塔, 等. 美洲黑杨幼苗生长和生理生态指标对干旱—复水响应的性别差异. 植物生态学报, 2023, 47(8): 1159—1170.
- [20] Cui Z Y, Xu Y, Zou J L, *et al.* Effects of drought and rewatering on physiological indexes and photosynthetic characteristics of winter wheat leaves. *Water Saving Irrigation*, 2023(10): 36—42.
- 崔兆韵, 徐伟, 邹俊丽, 等. 干旱及复水对冬小麦叶片生理指标和光合特性的影响. 节水灌溉, 2023(10): 36—42.
- [21] Feng Z M, Zhang L, Yang C Y, *et al.* EF8 is involved in photoperiodic flowering pathway and chlorophyll biogenesis in rice. *Plant Cell Reports*, 2014, 33(12): 2003—2014.
- [22] Qin M L, Zhu Y X, Liu X L, *et al.* Exogenous chitosan affects photosynthetic characteristics and water metabolism of ginger seedling under drought stress. *China Cucurbits and Vegetables*, 2022, 35(9): 48—56.
- 秦曼丽, 朱永兴, 刘续立, 等. 外源壳聚糖对干旱胁迫下生姜幼苗光合特性及水分代谢的影响. 中国瓜菜, 2022, 35(9): 48—56.
- [23] Yin J L, Jia J H, Lian Z Y, *et al.* Silicon enhances the salt tolerance of cucumber through increasing polyamine accumulation and decreasing oxidative damage. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 169: 8—17.
- [24] Chen L, Liu L, Lu B, *et al.* Exogenous melatonin promotes seed germination and osmotic regulation under salt stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *PLoS One*, 2020, 15(1): e0228241.
- [25] Zhao Y, Wu M, Ye X X, *et al.* Growth and chlorophyll fluorescence kinetics parameters of *Alchornea trewoides* under drought and re-watering in Karst Areas. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(9): 1537—1546.
- 赵英, 吴敏, 叶晓霞, 等. 干旱与复水对喀斯特地区红背山麻杆生长及叶绿素荧光动力学参数的影响. 西北植物学报, 2023, 43(9): 1537—1546.
- [26] Zhuang Y, Ge J X, Wang X G, *et al.* Effect of rehydration after drought stress on the growth and physiological characteristics of flue-cured tobacco. *Acta Tabacaria Sinica*, 2022, 28(4): 48—58.
- 庄晔, 葛嘉雪, 汪孝国, 等. 干旱胁迫后复水对烤烟生长及其生理特性的影响. 中国烟草学报, 2022, 28(4): 48—58.
- [27] Li Z S, Wan L Q, Li S, *et al.* Response of alfalfa root architecture and physiological characteristics to drought and rehydration. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(1): 189—196.
- 李振松, 万里强, 李硕, 等. 苜蓿根系构型及生理特性对干旱复水的响应. 草业学报, 2021, 30(1): 189—196.
- [28] Xie F P, Wang N, Gao J, *et al.* Effects of drought and re-watering cycle on photosynthetic carbon assimilation function and photochemical activity of *Rheum officinale* Baill. leaves at seedling stage. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(11): 1872—1887.
- 谢丰璞, 王楠, 高静, 等. 干旱及复水循环对苗期药用大黄叶片光合碳同化功能和光化学活性的影响. 西北植物学报, 2023, 43(11): 1872—1887.
- [29] Nan S R, Luo Y Z, Yu S M, *et al.* Effects of rewatering after drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Medicago sativa* cv. Xingjiangdaye seedlings. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(5): 1141—1149.
- 南思睿, 罗永忠, 于思敏, 等. 干旱胁迫后复水对新疆大叶苜蓿幼苗光合和叶绿素荧光的影响. 草地学报, 2022, 30(5): 1141—1149.
- [30] Wang Y, Yu S M, Wang J Y, *et al.* Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Hemerocallis fulva*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2023, 39(19): 58—64.
- 王洋, 于森森, 王旌扬, 等. 干旱胁迫和复水对萱草的生理特性的影响. 中国农学通报, 2023, 39(19): 58—64.
- [31] Wu R R, Huang J X, Yang Y, *et al.* Effect of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence parameters and SPAD of leaves of four catimor cultivars of *Coffea arabica*. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2019, 39(10): 66—74.

- 武瑞瑞, 黄家雄, 杨阳, 等. 干旱和复水对4种咖啡叶片叶绿素荧光特性和SPAD的影响. 热带农业科学, 2019, 39(10): 66—74.
- [32] Shi Q, Bao X W, Hua J F, *et al.* Effects of drought stress and recovery on photosynthesis and physiological characteristics of *Hibiscus hamabo*. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(8): 2600—2606.
施钦, 包学文, 华建峰, 等. 干旱胁迫及复水对海滨木槿光合作用和生理特性的影响. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2600—2606.
- [33] Xiao F, Jiang J L, Duan M. Growth and physiological-biochemical responses of *Cucumis sativus* L. seedlings under drought and re-watering conditions. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(10): 2241—2248.
肖凡, 蒋景龙, 段敏. 干旱和复水条件下黄瓜幼苗生长和生理生化响应. 南方农业学报, 2019, 50(10): 2241—2248.
- [34] Feng Y Z, Zhao Y, Wang B P, *et al.* Effects of drought and rewating on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Paulownia catalpifolia* seedlings. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2020, 40(4): 1—8.
冯延芝, 赵阳, 王保平, 等. 干旱复水对楸叶泡桐幼苗光合和叶绿素荧光的影响. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(4): 1—8.
- [35] Dong Q Q, Ai X, Zhang Y Z, *et al.* Effect of drought stress on physiological characteristics and yield in different tolerant peanut. Journal of Shenyang Agricultural University, 2020, 51(1): 18—26.
董奇琦, 艾鑫, 张艳正, 等. 干旱胁迫对不同耐性花生品种生理特性及产量的影响. 沈阳农业大学学报, 2020, 51(1): 18—26.
- [36] Wu R N, Shi F L, Xu B. *Medicago ruthenica* (L.) Sojak. cv. Zhilixing response and adaptation strategy to drought stress and rehydration. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(12): 1901—1912.
乌日娜, 石凤翎, 徐舶. 直立型扁蓿豆对干旱胁迫和复水的响应及适应策略. 中国生态农业学报, 2020, 28(12): 1901—1912.
- [37] Zhao Y, Wu M, Deng P, *et al.* Effects of drought and rewating on growth and physiology characteristics of *Wedelia chinensis* and *Wedelia trilobata*. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2021, 49(4): 113—122.
赵英, 吴敏, 邓平, 等. 干旱与复水对2种蟛蜞菊生长及生理生化特性的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(4): 113—122.
- [38] He F, Liu P F, Wang L, *et al.* Effect of drought stress and rewating on physiological characteristics of *Eucommia ulmoides* seedling. Plant Physiology Journal, 2021, 57(3): 661—671.
何凤, 刘攀峰, 王璐, 等. 干旱胁迫及复水对杜仲苗生理特性的影响. 植物生理学报, 2021, 57(3): 661—671.
- [39] Wang Y X, Shan L S, Xie T T, *et al.* The effects of drought-rehydration on non-structural carbohydrates in *Reaumuria soongorica* seedlings. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(2): 383—394.
王云霞, 单立山, 解婷婷, 等. 干旱—复水对红砂幼苗各器官非结构性碳水化合物化合物的影响. 生态学杂志, 2024, 43(2): 383—394.
- [40] Wang C M, Wang M, Wang H X, *et al.* Transcriptomics of glucose metabolism in quinoa seeds under drought stress treatment. Journal of Plant Genetic Resources, 2024, 25(8): 1370—1384.
王春妹, 王梅, 王红霞, 等. 干旱胁迫下藜麦种子糖代谢转录组学研究. 植物遗传资源学报, 2024, 25(8): 1370—1384.
- [41] Jiang Y, Zhang M, Tang J, *et al.* Effects of cold shock combined with salicylic acid treatment on chilling injury, energy and proline metabolism of postharvest cucumber fruit. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(1): 128—137.
姜玉, 张苗, 汤静, 等. 冷激结合水杨酸处理对黄瓜果实冷害及能量和脯氨酸代谢的影响. 核农学报, 2021, 35(1): 128—137.
- [42] Zhao H M, Deng S F, Yang Y J, *et al.* Effect of drought stress on anatomical structure and physiological characteristics of quinoa seedlings. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(6): 1476—1483.
赵红梅, 邓素芳, 杨艳君, 等. 干旱胁迫对藜麦幼苗组织解剖结构和生理特性的影响. 核农学报, 2021, 35(6): 1476—1483.
- [43] Jiang S X, Liu D X, Pang H X, *et al.* Effects of PEG stress and recovery on activities of key enzymes involved in proline metabolism in wheat cultivars with difference in drought tolerance. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(8): 1581—1587.
姜淑欣, 刘党校, 庞红喜, 等. PEG胁迫及复水对不同抗旱性小麦幼苗脯氨酸代谢关键酶活性的影响. 西北植物学报, 2014, 34(8): 1581—1587.