

喀斯特地区植物对干旱胁迫的生态适应策略研究进展



田玲, 金兆麟, 牟凤娟*

西南林业大学林学院, 云南昆明 650224

摘要: 喀斯特地区复杂多样的地质结构和极高的岩溶发育程度, 导致土壤侵蚀严重、生态环境脆弱, 植物常常面临严重的干旱胁迫。本文从植物的根、茎、叶等形态特征, 光合特性、代谢和激素调控等生理生态特征分析其对喀斯特干旱环境的适应机制。发现干旱胁迫下该地区植物常表现出根系发达、茎肉质化、叶片厚等形态特征; 此外, 该地区植物还可通过调节气孔开度、代谢路径和调控激素浓度来维持植物的正常生长。在此提出通过良种选育、优化土壤环境、化学和微生物调控等措施来提高喀斯特地区植物的抗旱性, 讨论了当前研究中的问题并提出未来的研究展望, 深化对喀斯特地区干旱胁迫下植物生态适应机制的理解, 以期为该地区植被生态恢复和耐旱、抗旱植物的选育提供科学依据。

关键词: 喀斯特地区; 干旱胁迫; 生态适应策略; 植物抗旱性

DOI: [10.57237/j.res.2023.02.006](https://doi.org/10.57237/j.res.2023.02.006)

Advances in Ecological Adaptation of Plants to Drought Stress in Karst Regions

Tian Ling, Jin Zhaolin, Mou Feng-juan*

Faculty of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: The complex and diverse geological structure and extremely high degree of karst development in karst areas have led to severe soil erosion and fragile ecological environment, and plants are often exposed to severe drought stress. In this paper, we analyse the adaptation mechanisms of plants to the karst drought environment in terms of their morphological characteristics such as roots, stems and leaves, photosynthetic characteristics, metabolism and hormone regulation. It is found that plants in this region often exhibit morphological characteristics such as well-developed roots, fleshy stems and thick leaves under drought stress; in addition, plants in this region can maintain normal plant growth by regulating stomata opening, metabolic pathways and regulating hormone concentrations. Here we propose to improve the drought resistance of plants in karst regions through the selection and breeding of good seeds, optimization of soil environment, chemical and microbial regulation, etc. We discuss the problems in the current research and propose future research prospects to deepen the understanding of the ecological adaptation mechanisms of plants under drought stress in karst regions, with a view to providing scientific basis for the ecological restoration of vegetation and the selection and breeding of drought-tolerant and drought-resistant plants in the region.

基金项目: 国家自然科学基金地区基金项目《广义九里香属的分类修订及系统学研究》(31400181).

*通信作者: 牟凤娟, moufengjuanx@126.com

收稿日期: 2023-05-31; 接受日期: 2023-07-14; 在线出版日期: 2023-07-24

<http://www.resenvsci.org>

Keywords: Karst Areas; Drought Stress; Ecological Adaptation Strategies; Plant Drought Resistance

1 引言

喀斯特 (Karst) 原是一个石灰岩高原地名, 处于南斯拉夫西北部伊斯特拉半岛, 意为岩石裸露的地方 [1]。广义上的喀斯特指在化学溶蚀和机械侵蚀共同作用下可溶性岩石所形成的溶洞和岩溶山地等现象。喀斯特地貌广泛分布在世界各地, 在中国主要分布于云南、贵州、广西和四川西南部等地区 [2]。石漠化 (Stony desertification) 的本质是敏感脆弱的生态系统在人类活动影响下, 土地生产力下降而出现类似荒漠的景观 [3, 4], 已成为中国喀斯特地区重要生态问题。在碳酸盐岩溶蚀作用下, 该地区易形成地上和地下二元地质结构 [5], 导致水土流失及其严重, 常常出现临时性干旱 [6]。

喀斯特地区土壤存在不同程度的缺水, 植物常面临严重的干旱压力 [7]。近年来, 许多学者针对植物对喀斯特地区干旱胁迫的适应策略展开研究, 包括植物形态结构如叶解剖结构 [8]、器官形态可塑性 [9]、树干液流 [10], 以及生理生态如光合特性 [11]、分子生理 [12]、遗传变异 [13] 等多方面, 但主要偏向于对某种植物或仅从植物的形态或生理特征等方面展开研究。本文通过大量文献研究, 从整体上对喀斯特地区植物在形态结构及生理生态特性方面对干旱环境的适应性进行总结, 并提出了促进该地区植物耐旱及抗旱能力的措施, 为喀斯特地区植物保护和植被生态恢复等提供科学依据。

2 喀斯特地区干旱胁迫对植物的影响

干旱是喀斯特地区的典型特点之一, 也是限制该地区植物生长的主要因素 [14]。牛素贞等 [15] 对贵州喀斯特地区 4 种野生茶树 (*Camellia sinensis*) 进行研究发现干旱胁迫对植物生物量和生长量的增加有一定限制作用; 赵英等 [16] 研究发现喀斯特地区干旱胁迫会严重影响红背山麻杆 (*Alchornea trewioides*) 的生长及生理特性; 此外, 干旱胁迫还会通过抑制植物代谢影响形态结构和生理特性的变化 [17, 18]。干旱胁迫通过影响植物对水分的吸收导致植物形态结构的变化, 从而影响植物的生长发育 [11, 15], 包括根系生长的异化 [5]、芽发育的停滞 [19]、以及叶凋谢等。因此掌握喀斯特地

区干旱胁迫对植物的影响及植物对该生境的适应机制具有重要意义, 对于维护该地区生态平衡和促进经济发展具有重要的参考价值。

3 喀斯特地区植物适应干旱胁迫的形态结构特征

3.1 植物根适应喀斯特干旱胁迫的特征

根系是植物的主要功能器官, 其形态结构的改变与生境含水量直接相关 [13], 但根系生长是如何响应干旱胁迫还存在争议。部分研究结果认为植物根系会通过增加生长量以适应干旱胁迫, 如顶坛花椒 (*Zanthoxylum armatum*) [20]、构树 (*Broussonetia papyrifera*) [21] 可通过增加根系分布、延长细根连接长度来适应喀斯特干旱环境; 而另一部分研究则认为干旱胁迫会抑制植物根系的生长 [22], 如抑制岩溶地区野生茶树的根系生长 [15], 可在严重干旱胁迫时减轻根系伤害。这种差异可能是由于适量的根系更有利于植物适应喀斯特地区干旱环境所导致的。菊芋 (*Helianthus tuberosus*) 在结构上会减小根部表皮、皮层厚度, 增加内皮层、韧皮部来响应干旱胁迫 [23]。长期生长于喀斯特地区的植物, 根系常具有根系发达、扎根深、根冠比大等特征, 有利于水分、养分的获取和提高抗旱性 (表 1)。

3.2 植物茎适应喀斯特干旱胁迫的特征

茎是植物的主要营养器官之一, 在运输水分和营养物质上发挥重要作用 [24]。在喀斯特干旱条件下, 乌桕 (*Sapium sebiferum*)、小叶榕 (*Ficus microcarpa*) 茎的木质部明显加强 [25]; 喀斯特地区常见的三叶草 (*Trifolium pratense*) 茎具有较厚的角质层及发达的髓, 这有利于其保水和抗旱 [26]; 此外, 喀斯特地区植物还具有肉质茎、较厚的茎表皮和皮层以及茎的强烈木质化 [27, 28] 等特征。植物茎的木质化、肉质化发育和茎毛等形态特征可以降低蒸腾作用, 有利于植物合理运输和储存水分以提高抗旱性 (表 1)。

表 1 喀斯特植物对干旱生境的适应形态特征表现

Table 1 Morphological characteristics of karst plant adapting to arid habitats

器官 Organ	特征 Feature	作用 Effect	代表植物 Representative plants	参考文献 References
根	根系发达, 扎根深	深入裂隙吸收水分和营养	顶坛花椒、枸树	[20, 21]
	根部皮层薄而韧皮部厚	利于水分的吸收和储存	菊芋	[23]
茎	茎木质化	固定植物, 利于水分运输	乌柏、小叶榕	[25]
	具发达的含水髓	保水、抗旱	三叶草	[26]
	茎肉质化	降低蒸腾, 储存水分	长叶庭荠 (<i>Alyssum nezaketiae</i>)	[28]
叶	叶片加厚、变硬、面积减小	降低蒸腾、减少水分流失	安顺润楠 (<i>Machilus cavaleriei</i>)	[31]
	叶脉发达、维管束密集	增强水分传导能力	长柄扁桃 (<i>Amygdalus pedunculata</i>)	[34]

3.3 植物叶适应喀斯特干旱胁迫的特征

叶片是植物与环境进行水气交换的重要器官, 叶片形态结构的变化是植物适应喀斯特干旱环境而形成的生存策略[29]。植物适应干旱胁迫最直接的方式是降低蒸腾保持水分, 具体可通过增加叶片硬度[30, 31]、降低叶片数量、减少叶面积和高密度的绒毛、上下表皮的增厚来实现[32]。此外, 喀斯特地区植物常常具有发达的网状叶脉[33]、密集的维管束[34], 这些特征可增强其水分传导能力, 说明发达的叶脉也是植物抗旱能力强的标志之一。气孔在植物气体代谢中具有重要意义, 植物可通过调节气孔开度来提高对水分的利用效率[35]。气孔密度高、气孔明显下沉、气孔室较大等也是植物适应干旱环境的重要表现[36] (表 1)。

总之, 植物的旱生结构与环境密切相关, 喀斯特地区植物发达的根系、肉质茎和茎毛的发育、叶的物理特性及叶刺等特征都是其适应干旱胁迫的生存策略 (表 1)。

4 喀斯特地区植物适应干旱胁迫的生理生化特性

4.1 光合特性

光合作用是植物制造有机物质、实现碳同化的关键途径, 也是维持植物生长的能量来源。干旱胁迫下喀斯特地区植物会将更多的光合产物利用于构建叶片的防御器官[37], 如拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 通过关闭气孔或减小气孔导度减少蒸腾来保持水分[38]。吴俊文等[39]、欧芷阳等[40]、Liang 等[41]研究指出: 随着干旱胁迫程度增加, 喀斯特地区的浙江润楠

(*Machilus leptophylla*)、肥牛树 (*Cephalomappa sinensis*)、杨树 (*Populus*) 等植物的气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、净光合速率 (P_n) 会逐渐下降, 而胞间 CO_2 浓度 (C_i) 则会先下降后上升。在干旱胁迫初期, 轻度或中度胁迫会使植物首先关闭气孔减少蒸腾, 气孔导度变小使胞间 CO_2 浓度下降导致光合速率下降[42], 此时气孔限制因素为影响光合速率的主要因子; 随着干旱胁迫程度增加, 植物内部代谢出现紊乱, 胞间 CO_2 浓度上升[43], 说明此时非气孔限制因素变为主要影响因子[44]。

因此气孔限制因素、非气孔限制因素可能同时影响植物的光合特性, 并在适度干旱胁迫时以气孔限制因素占优, 在重度干旱胁迫时以非气孔限制因素占优。而喀斯特地区植物的抗旱性在光合特性方面表现为高水分利用率、低蒸腾速率和低光合速率[39-44] (表 2)。

4.2 调控代谢和激素

干旱胁迫下植物会调整代谢路径以维持其生命活动。喀斯特地区的植物在受到干旱胁迫时, 会发生蛋白质[45, 46]和碳代谢[47, 48]的变化。在干旱胁迫下, 植物细胞会逐渐失去水分, 使细胞质膜的可溶性蛋白分解、完整性被破坏而死亡, 植物常通过抑制蛋白质合成来减轻膜蛋白降解。干旱胁迫下铁皮石斛 (*Dendrobium nobile*) 可溶性蛋白含量呈先升后降的趋势, 并随着复水恢复, 这可能有利于加强铁皮石斛在干旱环境下的生存能力[46]; 卢思等[49]通过对闽楠 (*Phoebe bournei*) 叶片研究发现, 能量和糖代谢的降低是其不耐旱的重要原因, 说明植物也可通过调控代谢增加抗旱性。植物的碳代谢及光合活性受到干旱胁迫的影响, 为了解决碳代谢问题, 植物调节自身代谢途径, 通过促进碳代谢维持植物的正常生长发育[47]。

祁伟亮等[48]对干旱胁迫处理后的桑树 (*Morus alba*) 幼苗进行研究发现差异显著基因 (DEGs) 主要富集在碳代谢等通路中, 这些研究均表明植物对干旱的耐性和抗性与其调节渗透物质的合成能力密切相关。

激素可以调节植物的生长发育, 其中植物生长素和赤霉素通过不同的机制发挥着重要作用, 植物生长素不仅可以调节植物水分平衡, 还可以通过增强植物根系生长等方式提高植物抗旱能力。研究指出干旱胁迫下外源性生长素对植物的萌芽和生长具有促进作用

[50], 拟南芥通过生长素和 ABA 信号的稳态来调节侧根的生长以适应干旱环境[51], 向日葵 (*Helianthus annuus*) 生长素的合成也可抑制根部的细胞扩张[52]。通过生长素含量调节生长速度, 可以使植物减少耗水量, 而赤霉素可以提高植物体内原百华醇的浓度[53], 从而促进植物对干旱胁迫的适应能力, 同时赤霉素也可以通过调节植物光合作用和植物保护性机制等方式使植物更好地适应干旱环境 (表 2)。

表 2 喀斯特植物对干旱生境的适应生理特征表现

Table 2 Physiological characteristics of karst plants adapting to arid habitats

类型 Type	特征 Feature	作用 Effect	代表植物 Representative plants	参考文献 References
光合特性	干旱胁迫下植物气孔导度、蒸腾速率、净光合速率下降, 胞间 CO ₂ 浓度先降后升	光合作用降低, 通过减少蒸腾保持水分	拟南芥、浙江润楠	[38-41]
代谢调控	干旱胁迫下植物可溶性蛋白分解	通过抑制蛋白质合成来减轻膜蛋白降解, 防止使细胞质膜受损影响植物生长	铁皮石斛	[46]
	碳代谢加强	通过调控碳代谢增加植物抗旱性	桑树	[48]
激素调控	植物体内生长素和赤霉素含量增加	通过调节生长速度和光合作用维持植物水分平衡, 提高增加植物的抗旱能力	拟南芥、向日葵	[51, 52]

5 总结与展望

5.1 提高植物抗旱性的途径

针对喀斯特地区面临的干旱胁迫问题, 根据总结相关文献和实践经验, 提出提高植物抗旱性的几项措施: (1)选育良种: 选取具有遗传稳定性的优良抗旱基因材料, 在喀斯特干旱条件下进行良种培育, 并通过繁殖和检验从中筛选出具有良好抗旱性状的植株; (2)优化土壤环境: 改良灌溉水源, 改善土壤理化性质, 提高土壤保水能力和肥力, 通过改善植物根系的发育和吸收能力提高植物抗旱力; (3)化学和微生物调控[54]: 多胺类化合物、吡啶乙酸类物质、脱落酸等化学药剂可以作为一种辅助手段来提高植物的抗旱性; 此外固氮细菌 (Nitrogen fixing bacteria)、黄单胞杆菌 (*Xanthomonas campestris*)、丛枝菌根真菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 等微生物与植物根系共生可以促进植物根系吸收水分和营养、提高植物抗旱性。

5.2 研究展望

干旱胁迫在地方和区域尺度上对喀斯特地区的植

物种群数量和生态产生了极大影响, 严重阻碍了中国西南地区的经济发展。本文通过整理相关文献资料, 针对目前研究中存在的问题及未来的研究方向进行展望: (1)当前的大部分研究尚停留在室内控制阶段, 应加强实验室研究与野外实验相结合; (2)加强对植物与微生物相互作用机制的研究, 为改善植物抗旱能力提供更加有效的方法; (3)近年来人工智能技术在生态学领域得到广泛应用, 可以引入人工智能预测不同干旱条件下植物的适应能力及其他相关研究当中。

参考文献

- [1] MO J, CHEN Y, MO W, et al. Realization and prediction of ecological restoration potential of vegetation in karst areas [J]. Sustainability, 2022, 14 (19): 12525.
- [2] 袁道先. 现代岩溶学在中国的发展 [J]. 地质论评, 2006, 52 (6): 733-736.
- [3] JIANG Z, LIAN Y, QIN X. Rocky desertification in Southwest China: Impacts, causes, and restoration [J]. Earth-Science Reviews, 2014, 132 (1): 1-12.
- [4] 王世杰. 喀斯特石漠化概念演绎及其科学内涵的探讨 [J]. 中国岩溶, 2002, 21 (2): 31-35.

- [5] 郭旭曼, 王佳敏, 杜浩瀚, 等. 桢楠幼苗通过改变生物量分配及根系分布适应喀斯特岩溶裂隙生境及降雨时间格局[J/OL]. 生态学报, 2023 (1): 1-9 [2023-04-18].
- [6] 杜雪莲, 王世杰. 喀斯特高原区土壤水分的时空变异分析——以贵州清镇王家寨小流域为例 [J]. 地球与环境, 2008, 36 (3): 193-201.
- [7] 莫熙礼, 赵同贵, 武华文, 等. 喀斯特石漠化地区 4 种牧草抗旱性评价 [J]. 江苏农业科学, 2016, 44 (7): 290-292.
- [8] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 等. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38 (2): 721-732.
- [9] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 等. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应 [J]. 生态学报, 2018, 38 (5): 1581-1589.
- [10] 刘延惠, 丁访军, 舒德远, 等. 茂兰喀斯特原生林细叶青冈树干液流环境响应特征 [J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2017, 41 (3): 77-85.
- [11] 董燕平, 王斌, 韦玉莲, 等. 喀斯特季节性雨林优势树种叶片微形态与光合生理特征及其生态适应性 [J]. 广西植物, 2023, 43 (3): 415-428.
- [12] FENG Y, LIANG C, LI B, et al. Differential expression profiles and pathways of genes in drought resistant tree species *Prunus mahaleb* roots and leaves in response to drought stress [J]. Scientia Horticulturae, 2017, 226: 75-84.
- [13] 何跃军, 钟章成. 喀斯特地区植被恢复过程中适生植物的生理生态学研究进展 [J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18 (5): 586-592.
- [14] ANJUM S A, ASHRAF U, ZOHAIB A, et al. Growth and developmental responses of crop plants under water deficit: a review [J]. Zemdirbyste-Agriculture, 2017, 104 (3): 267-276.
- [15] 牛素贞, 宋勤飞, 樊卫国, 等. 干旱胁迫对喀斯特地区野生茶树幼苗生理特性及根系生长的影响 [J]. 生态学报, 2017, 37 (21): 7333-7341.
- [16] 赵英, 赵凯丽, 朱宇林, 等. 干旱胁迫与复水对喀斯特地区红背山麻杆生长及生理特性的影响[J/OL]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2023 (8): 1-10 [2023-05-17].
- [17] 于思敏, 罗永忠, 康芳明, 等. 干旱胁迫对紫花苜蓿生长和叶绿素荧光特性的影响 [J/OL]. 草地学报: 1-14 [2023-05-17].
- [18] 陈模芳, 郭钰, 刘婷. 干旱胁迫对南天竹幼苗生长及生理特性的影响 [J]. 贵州农业科学, 2023, 51 (5): 1-7.
- [19] 赵建文. 受激素和干旱调控的PhePEBP家族基因与毛竹笋芽萌发相关 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2019.
- [20] 容丽, 熊康宁. 花江喀斯特峡谷适生植物的抗旱特征 I: 顶坛花椒根系与土壤环境 [J]. 贵州师范大学学报 (自然科学版), 2007, 25 (4): 1-7, 34.
- [21] 吴静, 盛茂银, 肖海龙, 等. 西南喀斯特石漠化环境适生植物细根构型及其与细根和根际土壤养分计量特征的相关性 [J]. 生态学报, 2022, 42 (2): 677-687.
- [22] FATHI A, TARID B. Effect of drought stress and its mechanism in plants [J]. International Journal of Life Sciences, 2016, 10 (1): 1-6.
- [23] 刘新雨, 田洁, 杨世鹏, 等. 菊芋营养器官解剖结构及其与抗旱性的关系 [J]. 分子植物育种, 2020, 18 (10): 3402-3409.
- [24] 李正理. 旱生植物的形态和结构 [J]. 生物学通报, 1981 (4): 9-12.
- [25] 谢义林, 周琼, 黎桦. 桂西南石灰岩小叶榕和乌桕的茎、叶生态结构比较 [J]. 广西农业生物科学, 2006 (1): 65-70.
- [26] 陈阳, 陈雅君, 周阳, 等. 三叶草不同品种茎结构特征与抗旱性的关系 [J]. 草地学报, 2012, 20 (4): 686-691.
- [27] 孙爽. 马尾松 WRKY、MYB 和 AP2/ERF 基因家族鉴定及干旱胁迫下表达模式研究 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2022.
- [28] KAYABAS A. Micromorphological considerations on *Alyssum nezaketiae* Aytac & H. Duman (Brassicaceae), endemic to gypsum habitats from Turkey: An electron microscopic study [J]. Microscopy Research and Technique, 2021, 84 (10): 2462-2471.
- [29] LIU W, ZHENG L, QI D. Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes [J]. Ecology and Evolution, 2020, 10 (15): 8166-8175.
- [30] 钟巧连, 刘立斌, 许鑫, 等. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略 [J]. 植物生态学报, 2018, 42 (5): 562-572.
- [31] NIINEMETS L. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs [J]. Ecology, 2001, 82 (2): 453-469.
- [32] BACELAR E A, CORREIA C M, MOUTINHO J M, et al. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions [J]. Tree physiology, 2004, 24 (2): 233-239.
- [33] CASTRO P, PUYRAVAUD J P, CORNELISSEN J H C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types [J]. Oecologia, 2000, 124 (4): 476-486.
- [34] 刘球, 吴际友, 李志辉. 干旱胁迫对植物叶片解剖结构影响研究进展 [J]. 湖南林业科技, 2015, 42 (3): 101-104.

- [35] LIN Q, WANG S, DAO Y, et al. *Arabidopsis thaliana* trehalose-6-phosphate phosphatase gene TPPI enhances drought tolerance by regulating stomatal apertures [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71 (14): 4285-4297.
- [36] 程娟, 丁访军, 谭正洪, 等. 贵州茂兰喀斯特森林两树种叶片气孔形态特征及其对蒸腾的影响 [J]. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2021, 45 (5): 125-132.
- [37] 吴陶红, 龙翠玲, 熊玲, 等. 喀斯特森林不同生长型植物叶片功能性状变异及其适应特征 [J/OL]. *应用与环境生物学报*: 1-10 [2023-05-19].
- [38] WANG Z, HE F, MU Y, et al. Identification and functional characterization of a cystathionine β -lyase (CBL) enzyme for H₂S production in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 182: 76-89.
- [39] 吴俊文, 刘珊, 李吉跃, 等. 干旱胁迫下广东石漠化地区造林树种光合和耗水特性 [J]. *生态学报*, 2016, 36 (11): 3429-3440.
- [40] 欧芷阳, 庞世龙, 谭长强, 等. 干旱胁迫对桂西南石漠化地区主要造林树种光合与耗水特性的影响 [J]. *生态学杂志*, 2020, 39 (10): 3237-3246.
- [41] LIANG G, BU J, ZHANG S, et al. Effects of drought stress on the photosynthetic physiological parameters of *Populus × euramericana* “Neva” [J]. *Journal of Forestry Research*, 2019, 30 (2): 409-416.
- [42] FLEXAS J, MEDRANO H. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited [J]. *Annals of botany*, 2002, 89 (2): 183-189.
- [43] VARONE L, RIBAS M, CARDONA C, et al. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in nurseries: Different response to water stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 75: 235-247.
- [44] 高冠龙, 冯起, 张小由, 等. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述 [J]. *干旱区研究*, 2018, 35 (4): 929-937.
- [45] 朱学艺, 张承烈. 植物响应水分胁迫的主要功能蛋白 [J]. *西北植物学报*, 2003, 23 (3): 503-508.
- [46] 吕朝燕, 高智席, 刘文蝶, 等. 两种石斛对干旱胁迫及复水的生理响应 [J/OL]. *中药材*, 2023 (5): 1075-1082 [2023-05-26].
- [47] WASEEM M, AHMAD F. The phosphoenolpyruvate carboxylase gene family identification and expression analysis under abiotic and phytohormone stresses in *Solanum lycopersicum* L. [J]. *Gene*, 2019, 690: 11-20.
- [48] 祁伟亮, 任迎虹, 杨财容, 等. 干旱胁迫下桑树活性氧信号传导及转录组分析 [J]. *干旱地区农业研究*, 2023, 41 (2): 50-60.
- [49] 卢思, 张哲, 刘丹, 等. 闽楠叶片响应干旱胁迫的蛋白质组分析 [J]. *西北植物学报*, 2019, 39 (2): 258-267.
- [50] 李光菊, 王倩, 李璇, 等. 赤霉素和 Vc 浸种对干旱胁迫下大麻种子萌发初期幼苗生理的影响 [J]. *种子*, 2018, 37 (6): 67-71.
- [51] DING Z J, YAN J Y, LI C X, et al. Transcription factor WRKY 46 modulates the development of *Arabidopsis* lateral roots in osmotic/salt stress conditions via regulation of ABA signaling and auxin homeostasis [J]. *The Plant Journal*, 2015, 84 (1): 56-69.
- [52] Escalante M, Vigliocco A, Moschen S, et al. Transcriptomic analysis reveals a differential gene expression profile between two sunflower inbred lines with different ability to tolerate water stress [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2020, 38: 222-237.
- [53] 何盈, 雷云生, 张劲, 等. 杜鹃 bHLH 转录因子 RsMYC2 的克隆及在非生物胁迫下的表达分析 [J]. *分子植物育种*, 2023, 21 (4): 1103-1110.
- [54] 闵小莹, 熊康宁, 申小云, 等. 喀斯特石漠化地区植物对干旱胁迫的适应性研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2020, 33 (3): 7-12.