广西植物 Guihaia Apr. 2022, 42(4): 700-713 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202004006

李丹丹, 李晓花, 张乐华. 杜鹃花属植物干旱胁迫研究进展[J]. 广西植物, 2022, 42(4): 700-713.

LI DD, LI XH, ZHANG LH. Research progress of drought stress on *Rhododendron*[J]. Guihaia, 2022, 42(4): 700-713.

杜鹃花属植物干旱胁迫研究进展

李丹丹[1,2], 李晓花[1,2], 张乐华[1,2*]

(1. 江西省中国科学院庐山植物园, 江西 庐山 332900; 2. 江西省植物迁地保护与利用重点实验室, 江西 九江 332015)

摘 要: 杜鹃花为世界三大高山花卉和中国十大传统名花之一, 具有极高的观赏价值和广阔的园林应用前景。但是,杜鹃花大多自然分布于高海拔山地, 受遗传机制制约, 性喜冷凉湿润气候, 干旱是制约其迁地保育和园林应用的关键因子。杜鹃花种类繁多、分布地域较广、生态类型多样, 不同物种(品种)对干旱胁迫的响应机制存在差异。该文从种子发芽、形态与解剖特征、生理与生化指标、基因表达等方面综述了杜鹃花对干旱胁迫的响应机制以及外源物质提高杜鹃花抗旱性的国内外研究进展, 分析了当前该研究领域存在的不足, 提出了今后工作中应加强不同生态类型及不同抗旱性杜鹃的水分利用策略和抗旱机制, 以及菌根真菌提高杜鹃花抗旱性的基因调控机制与优良菌株筛选等研究,为我国杜鹃花多样性保育、抗旱性资源发掘及园林应用等提供参考依据。

关键词: 杜鹃花, 干旱胁迫, 响应机制, 外源物质, 抗旱性

中图分类号: Q945.78 **文献标识码**: A **文章编号**: 1000-3142(2022)04-0700-14

Research progress of drought stress on *Rhododendron*

LI Dandan[1,2], LI Xiaohua[1,2], ZHANG Lehua[1,2*]

(1. *Lushan Botanical Garden, Jiangxi Province and Chinese Academy of Sciences*, Lushan 332900, Jiangxi, China; 2. *Provincial Key Laboratory of Plant Ex Situ Conservation and Utilization*, Jiujiang 332015, Jiangxi, China)

Abstract: As one of the three alpine flowers in the world and one of the ten traditional famous flowers in China, *Rhododendron* has high ornamental value and broad landscape applications. However, most of them are naturally distributed in high-altitude mountains, and they prefer cool and humid climate for the restriction of genetic mechanism. Drought is the key factor to restrict their *ex-situ* conservation and landscape application. As *Rhododendron* have many different species, cultivars and ecological types, distributed in a wide area, the mechanisms of different species or cultivars responses to drought stress are different. In this paper, how *Rhododendron* responses to drought stress and the effects of exogenous substances on improving the drought resistance of *Rhododendron* in China and abroad were reviewed from the aspects of seed germination, morphological and anatomical characteristics, physiological and biochemical parameters, gene expression, etc. In addition, the deficiency of current research and the future research directions were also discussed. It is proposed that the water use strategy and drought resistance mechanism of different

收稿日期: 2020-08-16

基金项目: 国家国际科技合作项目(2014DFA31720); 国家科技基础性工作专项(2015 FY210100-7); 中国科学院科技服务网络计划(STS 计划)区域重点项目(KFJ-STS-QYZD-178)[Supported by the International S & T Cooperation Project of China (2014DFA31720); Ministry of Science and Technology of China (2015 FY210100-7); Regional Key Projects of the Science and Technology Service Network Initiative (STS plan) of the Chinese Academy of Sciences(KFJ-STS-QYZD-178)]。

第一作者: 李丹丹(1990-), 硕士, 助理研究员, 主要从事植物生理生化研究, (E-mail)1561936418@qq.com。

*通信作者: 张乐华, 研究员, 主要从事杜鹃花属植物的引种驯化及保育研究, (E-mail)lehua07@163.com。

ecological types and different drought resistances of *Rhododendron* should be future studied, as well as the gene regulation mechanism of mycorrhizal fungi for improving the drought resistance and the screening of excellent strains. This study provides the basis for the diversity conservation, the exploitation of drought resistance resources and the landscape applications of *Rhododendron* in China.

Key words: *Rhododendron*, drought stress, response mechanism, exogenous substances, drought resistance

杜鹃花泛指杜鹃花科(Ericaceae)杜鹃花属(*Rhododendron*)植物，其株形优美、花色艳丽、色泽丰富，素有“木本花卉之王”美誉，被列为世界三大高山花卉和中国十大传统名花之一。杜鹃花是提取芳香油、杀虫剂、鞣质等的极佳材料，也是优良的山地水土保护植物。虽然杜鹃花垂直分布范围较广，但大部分种分布在海拔 1 000~3 800 m 的亚热带山地森林中，受全球气候变暖、干旱频发、森林破碎化及人类干扰等因素的影响，其原产地保护现状堪忧。据报道，全球有野生杜鹃 1 157 种(含亚种、变种)，其中易危以上等级的物种为 27.48%，无危种为 41.75%，且濒危趋势逐年加剧(Gibbs et al., 2011)，有必要实施就地保护与迁地保育相结合的保护策略。同时，杜鹃花作为观赏价值极高的观赏植物，市场需求量大，园林应用前景广阔。

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)评估报告指出，全球气候正在加速变暖，而全球水循环响应气候变暖的变化是不均匀的，气温的小幅度升高可显著增加极端干旱气候事件的发生幅度和频率(IPCC, 2014)；特别是进入 21 世纪之后，我国杜鹃花主要分布区(西南、华南、华中、华东地区)的干旱范围明显扩大，强度加重，持续时间增长，频次增多(马鹏里等, 2019)。杜鹃花为高山植物，受其生态习性(性喜多雨、多雾、高湿环境)及生长特性(浅根系植物)等遗传机制制约，抗旱性较差(Cordero & Nilsen, 2002; Mayr et al., 2010; 党宏忠等, 2015)。早在 1985 年，Larcher & Siegwolf 就发现早春冻融事件易造成玫瑰杜鹃(*R. ferrugineum*)植株快速脱水、水势降低，引发导管空穴化和栓塞化的干旱伤害(Larcher & Siegwolf, 1985)；而国内干旱胁迫研究始见于 2002 年不同控水条件对 6 种杜鹃形态特征影响的报道(张长芹等, 2002)；在众多的非生物胁迫因子中，干旱是制约杜鹃花迁地保育与园林应用的关键因子(王华等, 2018)，且不同物种甚至同一物种不同产地间抗旱性与抗旱机制存在差异(黄承玲等, 2011; Nuzhyna & Kondratiuk-Stoyan, 2017)，Mayr 等(2010)进一步将其抗旱性弱归因于水力安全系数低，对干旱诱导的栓塞敏感。为了探讨杜鹃花对干旱胁迫的响应机制，近年来国内外学者分别从外部形态与解剖结构的适应(张长芹等, 2002; Nilsen et al., 2014)、光合作用与抗氧化系统及渗透调节的响应(黄承玲等, 2011; Zhou et al., 2017; Cai et al., 2019)、内源激素代谢(李畅等, 2016; 陈荣建等, 2018)及差异表达基因(Zhou et al., 2017; 王华等, 2018; Cai et al., 2019)等方面开展了研究，并探讨了杜鹃花类菌根(陈荣建等, 2017, 2018)及外源化学物质(Sharp et al., 2009; 高晓宁等, 2017)对干旱引发的生理伤害的调节作用。但是，目前的研究多集中在单一干旱因子对杜鹃花品种的形态与生理的影响，菌根真菌对杜鹃花干旱伤害的保护与调节作用则多集中在杜鹃花类菌根(ericoid myconhiza, ERM)少数菌株对桃叶杜鹃(*R. annae*)幼苗的生长、解剖结构及生理生化的影响，而干旱胁迫下杜鹃花基因调控机制与抗旱性基因定位以及菌根真菌提高杜鹃花抗旱性的分子机制等研究严重不足，且耐旱机制的综述迄今未见报道。为加快我国杜鹃花属植物多样性保育及抗旱性种质资源发掘与利用的进程，本文从种子发芽、形态与解剖特征、生理与生化指标、基因表达等方面系统综述了杜鹃花对干旱胁迫的响应机制以及外源物质对提高其抗旱性的影响，同时归纳分析了当前研究之不足，为今后的相关研究指出了方向。

1　干旱胁迫对杜鹃花的影响

1.1 干旱胁迫对杜鹃花种子发芽的影响

杜鹃花种子极小、糠秕状，种子发芽对干旱胁迫最为敏感。有研究采用聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱胁迫实验分析了干旱对杜鹃花种子发芽

的影响，发现干旱胁迫会推迟鹿角杜鹃（*R. latoucheas*）（李畅等，2015a）、繁花杜鹃（*R. floribundum*）（王书珍等，2016）的种子发芽启动时间，延长发芽持续时间；随着干旱胁迫的加重，杜鹃花的发芽率（GR）、发芽势（GE）、发芽指数（GI）和活力指数（VI）显著降低，胚芽变短，根芽比（R/P）增大，幼苗生物量下降，推测这与种子发芽过程中关键酶活性降低有关。边才苗等（2006）研究发现，轻度干旱虽可提高云锦杜鹃（*R. fortunei*）种子的累计吸水率和种子萌发率，促进幼苗生长，但重度干旱胁迫却减缓种子吸水和幼苗生长速度，降低发芽率、种子活力，并认为其种子不适合在过于湿润的土壤环境中萌发；经 PEG 浸种后移入蒸馏水中，可明显提高云锦杜鹃发芽率，暗示其种子可能存在不同程度的休眠，而一定浓度 PEG 浸种可使休眠种子活化，提高种子繁育效率。李畅等（2015b）在马银花（*R. ovatum*）种子发芽实验中也发现轻度干旱可提高发芽率，但随着 PEG 浓度增加，种子发芽受到抑制。由此可见，杜鹃花种子萌发对环境湿度敏感，干旱显著影响其种子发芽速度和发芽率，而环境过湿则易造成水涝胁迫，不利于其种子发芽。

1.2 干旱胁迫对杜鹃花形态及解剖特征的影响

1.2.1 *形态特征* 逆境条件下，植物能通过形态学的自我调整来适应或抵御逆境的伤害。叶片形态对干旱胁迫最为敏感，能直观地反映杜鹃花种间耐旱性强弱，而根长、须根数量及其分布的变化则是不同种对干旱的适应结果（张长芹等，2002）。大量研究表明，在干旱胁迫下杜鹃花通常表现为新叶反卷、下垂、萎蔫，叶尖叶缘发黄、焦枯，老叶黄化、褐化、脱落，新梢萎蔫、下垂，植株生长量下降，且随着干旱胁迫加重而受害加剧，甚至全株死亡（黄承玲等，2011；高晓宁等，2017；胡肖肖等，2017；郑颖和陈清西，2019）。熊贤荣等（2018a）研究发现，轻度胁迫对桃叶杜鹃根系生长指标无显著影响，但随着胁迫加重，根系总根长、表面积、体积、根尖数量及苗高、叶面积、生物量、根冠比均显著减小。李畅等（2019a）采用盆栽控水试验，以植株萎蔫程度、叶片形态及叶色变化为指标，对 65 个映山红类杜鹃品种进行了耐旱性评价，发现不同品种间耐旱性差异较大，其中毛杜鹃类品种抗旱性较弱。

干旱胁迫不仅引起杜鹃花外形变化，而且影响其生长发育进程，降低植株大小、高度、开花率及总芽苞数（张长芹等，2002；Morimoto et al.，2011）；Sharp 等（2009）通过调亏灌溉（RDI）试验研究发现，虽然干旱会减小杜鹃品种的植株重量和茎干长度，抑制花芽分化，减少单株花芽数量，但可增加花芽中的花朵数，特别是显著提早花期，并认为这是植物种群应对恶劣环境的生存策略。

1.2.2 *解剖特征* 杜鹃花为典型的异面叶，气孔仅分布于叶背，叶片厚度、气孔大小与密度、表皮附属物类型等特征不仅是分类依据，而且与抗旱性密切相关（石登红和陈训，2005）；干燥环境中生长的杜鹃往往有发达的机械组织，而阴湿环境生长的杜鹃则有发达的海绵组织。周媛等（2018）观察了 3 个杜鹃品种在干旱胁迫过程中叶片解剖结构的变化发现，随着胁迫时间的延长，其叶片厚度、叶片上下表皮的角质层厚度及细胞厚度、海绵组织厚度均逐渐减小，而栅栏组织厚度及栅栏组织/海绵组织厚度比则增大；气孔周围结晶颗粒逐渐增多，而抗旱性强的品种栅栏组织/海绵组织比大于抗旱性弱的品种；高晓宁等（2017）也发现杜鹃花抗旱性强弱与叶片栅栏组织厚度、栅栏组织/海绵组织厚度比及叶片组织结构紧密度密切相关；Nilsen 等（2014）观察了原产于东南亚地区的越桔杜鹃组（*Schstanthe*）17 种附生类杜鹃的解剖学结构发现，该组杜鹃叶片中有异形细胞，异形细胞的中央液泡储存有大量水分，在受到干旱胁迫时，异形细胞储存的水分能有效缓冲叶片组织的水势变化，且异形细胞表达越高、叶片厚度越薄的杜鹃抗旱性越强，推测异形细胞是热带附生类杜鹃适应干旱环境的进化产物。叶绿体是植物光合作用细胞器，在正常水分条件下，马缨杜鹃（*R. delavayi*）叶绿体呈椭圆形，分布于细胞膜附近，叶绿体片层排列有序，嗜锇颗粒和淀粉粒随机分布于叶绿体中，随着干旱胁迫时间的延长，叶肉细胞出现质壁分离和空泡化，叶绿体逐渐肿胀呈圆形或近球形并不再附着于质膜，基粒和类囊体片层弯曲、排列疏松紊乱，推测是干旱胁迫诱导了活性氧（ROS）的积累，破坏了叶绿体的超微结构（蔡艳飞，2018；Cai et al.，2019）。

植物茎干木质部结构与水分传导密切相关，是干旱引发栓塞的关键部位。Mayr 等（2010）研

究发现，干旱胁迫下导水率损失 50% 时水势（Ψ_{50}）与导管直径（d）呈极显著正相关，与导管壁厚/跨度比 $[(t/b)h^2]$ 呈极显著负相关，导管直径越大、壁增厚越小的杜鹃抵御干旱诱导的栓塞脆弱性越弱；Lipp & Nilsen（1997）研究也发现水力脆弱性与茎干木质部结构密切相关，强光环境中生长的极大杜鹃（*R. maximum*）茎干导管直径、长度、体积大于弱光环境，其蒸腾作用及水分损失更快，对干旱诱导的栓塞更为敏感；而 Cordero & Nilsen（2002）则得到相反的结果，研究发现产自干旱环境、抗干旱引发空泡和栓塞能力较强的海滨杜鹃（*R. macrophyllum*）导管直径大于抗旱性弱的卡托巴杜鹃（*R. catawbiense*）、极大杜鹃，并发现开阔环境生长的海滨杜鹃导管直径大于生长在阴凉环境的，且抗旱性更强，并认为杜鹃花总体抗旱性较弱与其多自然生长于水势较高的环境有关。

本研究笔者观察发现，庐山地区杜鹃花干旱多发生于秋季，原产于中高海拔林下的大叶常绿类杜鹃如云锦杜鹃耐旱性较弱，而原产于中低海拔林缘、路旁的小叶落叶或半常绿类杜鹃如映山红（*R. simsii*）抗旱性较强。可见，杜鹃花抗旱性不仅与其形态及解剖特征密切相关，而且受其产地、生态类型及系统位置等影响；干旱胁迫会诱导体内活性氧的积累，破坏叶绿体、线粒体等细胞器的超微结构，进而引发形态学伤害，而不同生态类型的杜鹃在漫长的进化过程中能形成一套复杂的抗旱机制来抵御干旱的伤害，如形态及解剖学的适应。

1.3 干旱胁迫对杜鹃花生理指标的影响

1.3.1 水分参数　干旱胁迫下植物可通过气孔调节来减少水分蒸发和水势降低，与潮湿地带生长的杜鹃相比，干旱环境中生长的密毛高山杜鹃（*R. hirsutum*）叶片导水率（ks）更小，气孔关闭时的水势（Ψ_{sc}）更高，导水率损失 50% 时的水势（Ψ_{50}）更低，水分安全系数（$\Psi_{sc}-\Psi_{50}$）更大、可塑性更强（Mayr et al.，2010）。Taneda 等（2016）研究了不同海拔的 5 种杜鹃叶片导水率的垂直变化，发现导水率与海拔梯度呈正相关，低海拔分布的杜鹃维管束细胞壁木质化程度更高、导水率更小，有利于阻止水分沿着非原生体途径传导，减少水分损失。Cordero & Nilsen（2002）也发现，夏季干旱频发地区生长的抗旱性较强的海滨杜鹃的脆弱性曲线 Ψ_{50} 值显著低于高寒地区生长的不耐旱的卡托巴杜鹃、极大杜鹃，其抗干旱栓塞能力更强。党宏忠等（2015）研究了祁连山水源区 10 种植物的水分参数发现，4 种高山杜鹃的体内束缚水/自由水（Va/Vo）值相对较低，并认为杜鹃花抗旱性较差与其长期处于水分较优越的环境且体内渗透调节物质相对缺乏有关，而抗旱性较强的千里香杜鹃（*R. thymifolium*）的渗透水相对含量和细胞最大体积弹性模量（ε_{max}）均较低。这说明抗旱性强的杜鹃具有更好的细胞弹性和延迟脱水能力，其细胞渗透调节和膨压维持能力更强。随着干旱胁迫加重或时间延长，叶片相对水含量（RWC）及水分利用效率（WUE）下降，水分饱和亏缺（WSD）上升（Cai et al.，2015；Nuzhyna & Kondratiuk-Stoyan，2017），叶片水势（Ψ_{leaf}）和茎干水势（Ψ_{stem}）下降（Sharp et al.，2009）；同一胁迫水平下，抗旱性强的品种叶片 RWC 更高、WSD 更小，更有利于维持细胞膜的稳定性（胡肖肖等，2017）；而高晓宁等（2017）研究发现相反的结果，即随着干旱胁迫加重，4 个杜鹃品种的总含水量均显著增加，RWC、Va 和 Vo 含量也呈增加趋势，暗示干旱胁迫能提高杜鹃花对土壤水分的吸收。同时，Larcher & Siegwolf（1985）、Lipp & Nilsen（1997）及 Neuner 等（1999）研究发现，高寒地区生长的杜鹃易受冻融事件和干旱胁迫的双重影响，随着早春气温回升和积雪融化，叶片光合作用和气孔导度被激活，此时土壤未解冻使根部无法吸水，易引发植株快速脱水和渗透调节与膨压维持能力下降，进而导致导管空穴化和气泡的形成，特别是在冻融循环较为频繁的高海拔、强光环境中生长的杜鹃更易遭受冻融诱导的干旱栓塞伤害。Nilsen 等（2014）研究发现异形细胞表达与叶片电容（C_{leaf}）、气孔孔隙指数（SPI）呈负相关，而叶片肉质程度则与 C_{leaf}、SPI 呈正相关，异形细胞表达高、叶片薄的杜鹃能有效缓冲叶水势的变化，增加抗旱性。由此说明，干旱胁迫下植物失水与叶片导水性及气孔导度密切相关，抗旱性强的杜鹃导水率更小、气孔关闭更早，从而有效地减少水分蒸发，提高水分安全性，抵御干旱诱导的栓塞伤害。

1.3.2 质膜透性　大量研究表明，干旱胁迫会引发杜鹃花叶片活性氧（ROS）、丙二醛（MDA）积累及

膜脂过氧化作用，进而导致细胞质膜相对透性（RPP）、相对电导率（REC）增加和细胞膜结构与功能受损（柯世省和杨敏文，2007a；李畅等，2015a,b），复水后 MDA 含量下降（陈荣建等，2017b；Cai et al.，2019）；而同一干旱水平下抗旱性强的杜鹃品种 MDA、RPP、REC 增幅小于抗旱性弱的品种（黄承玲等，2011；李畅等，2019b）。李小玲等（2019）研究发现，在同一干旱水平下，高温可显著增加高山杜鹃（*R. lapponicum*）叶片 REC 和 MDA 含量。可见，干旱会引发杜鹃花 ROS、MDA 积累，导致质膜受损和透性增大，而高温则加剧其膜脂过氧化伤害。自然界中干旱与高温往往同步发生，高温与干旱复合胁迫是今后杜鹃花非生物胁迫的重要研究方向。

1.3.3 光合特征　光合色素参与光合作用的光能吸收与传递，但不同研究中光合色素对干旱胁迫的响应存在差异。高晓宁等（2017）研究发现，干旱胁迫下 4 个杜鹃品种的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均随着胁迫加重而显著降低，并认为干旱胁迫会抑制叶绿素的合成，加快其分解，使光合产量下降。何丽斯等（2011）、郑颖和陈清西（2019）研究发现，随着干旱胁迫加重，杜鹃品种叶绿素 a、b、总叶绿素、胡萝卜素含量及叶绿素 a/b 增加。Cai 等（2019）研究也发现马缨杜鹃叶绿素 a、b 含量随着干旱胁迫时间延长而增加。本研究笔者观测发现，干旱胁迫会导致杜鹃花叶片黄化、叶绿素分解，上述部分研究中叶绿素含量增加可能与干旱导致叶片含水量降低、叶绿素浓缩有关。

叶绿素荧光参数能反映植物光合作用对光能的吸收、传递、耗散和分配情况。柯世省和杨敏文（2007b）、柯世省（2007，2008）以 5 年生云锦杜鹃盆栽苗为材料，较系统地研究了不同干旱胁迫强度对其叶片光合生理特性、日变化及光温响应的影响，结果发现随着干旱胁迫的加重，云锦杜鹃叶片净光合速率（P_n）、蒸腾速率（T_r）及气孔导度（G_s）显著下降，而气孔阻力（R_s）、胞间 CO_2 浓度（C_i）则显著升高，推测其光合能力的下降有一个从气孔限制（轻度胁迫）为主到非气孔限制（中度和重度胁迫）为主的变化过程；随着干旱胁迫加重，其光补偿点（LCP）升高，光饱和点（LSP）、表观量子效率（AQY）、最大净光合速率（P_{max}）、光系统Ⅱ（PSⅡ）最大光化学效率（F_v/F_m）下降，推测干旱胁迫破坏了光合器官反应中心的结构，导致电子传递效率下降、光抑制加剧，而高温则加重了干旱胁迫对光合作用的不利影响；同时发现重度胁迫下，云锦杜鹃 P_n 日变化曲线由双峰型（光合“午休”）变为单峰型，推测光合“午休”主要是由非气孔限制引起。Cai 等（2015，2019）、蔡艳飞（2018）在马缨杜鹃研究中也发现，随着干旱胁迫时间延长，P_n、CO_2 净同化速率（A_N）、G_s、最大羧化速率（$V_{c\,max}$）、电子传递速率（J_{flu}）、最大电子传递速率（J_{max}）、叶肉导度（G_m）、C_i、T_r、光化学猝灭系数（qP）、光系统Ⅱ的实际光化学效率（$\Phi_{PSⅡ}$）均大幅降低，而气孔限制（S_L）、叶肉传导限制（MC_L）、扩散限制（D_L）、非气孔限制（NS_L）和总限制（T_L）则大幅增加，复水后各指标快速恢复并接近对照水平。Larcher & Siegwolf（1985）、Neuner 等（1999）研究发现，玫瑰杜鹃（*R. ferrugineum*）在冻融引发的干旱过程中其 C_i 升高、叶绿体功能受损及 F_v/F_m 显著降低；而夏季干旱少雨则导致其气体交换和光化学产生下降，并减少叶片氮和磷的转运（Fernandez-Martinez et al.，2016）。同时，Sharp 等（2009）、何丽斯等（2011）在杜鹃品种的研究中也发现，随着干旱胁迫加重，叶片 P_n、G_s、T_r、F_v/F_m、实际光化学效率（F_v'/F_m'）及 qP 均下降，并认为可能是干旱损伤了叶绿体片层中捕光 Chla/b-Pro 的复合体，使光合器官受到严重破坏，并发现 P_n 的降低主要是由非气孔因素所引起。胡肖肖等（2017）和李畅等（2019b）研究比较不同抗旱性品种荧光参数对干旱胁迫的响应差异发现，随着干旱胁迫加重，所有品种的初始荧光（F_o）与非光化学猝灭系数（qN）均呈上升趋势，而 P_n、T_r、G_s、F_m、F_v/F_m、潜在光化学效率（F_v/F_o）、$\Phi_{PSⅡ}$、qP 和表观电子传递速率（ETR）均出现不同程度的下降，且抗旱性弱的品种降幅大于抗性强的品种。由此可见，干旱胁迫可导致杜鹃花光合反应中心结构受损，造成其电子传递速度、光能转化效率及开放程度降低，光化学反应受到抑制，而抗性强的品种能有效保持 PSⅡ功能的相对完整，减轻干旱所造成的光合伤害。

1.4 干旱胁迫对杜鹃花生化指标的影响

1.4.1 渗透调节物质　有机渗透调节物质具有调节细胞渗透压，维护细胞膜稳定等功能。李畅等

(2015a, b)、蔡艳飞(2018)和 Cai 等(2019)分别研究了干旱胁迫下鹿角杜鹃、马银花、马缨杜鹃幼苗叶片渗透调节物质变化，发现脯氨酸(Pro)、可溶性糖含量随着干旱胁迫加重或时间延长而增加；黄承玲等(2011)研究比较不同抗旱性的 3 种野生杜鹃渗透调节物质对干旱的响应发现，随着干旱胁迫时间的延长，耐旱性弱的大白杜鹃(*R. decorum*)的 Pro、可溶性糖、可溶性蛋白对干旱响应更早，后期维持不变或显著下降，而耐旱性较强的迷人杜鹃(*R. agastum*)、露珠杜鹃(*R. irroratum*)3 种渗透调节物质对干旱响应更晚，但后期维持在较高水平并显著高于大白杜鹃；郑颖和陈清西(2019)、李畅等(2019b)也发现，随着干旱胁迫加重，杜鹃品种的 Pro、可溶性糖、可溶性蛋白含量增加或在重度胁迫时下降，且抗性强的品种渗透调节物质增幅大于抗旱性弱的品种；李小玲等(2019)研究认为高温显著增加干旱胁迫下高山杜鹃的 Pro、可溶性蛋白含量。这说明干旱胁迫下杜鹃花会启动防御机制，如诱导体内 Pro、可溶性糖、可溶性蛋白等渗透调节物质积累，以调节细胞渗透压，维持渗透平衡及细胞结构稳定。

1.4.2 *内源激素*　逆境条件下植物体能通过调节内源激素水平来调控生理机能和生长节律以抵御和适应逆境。李畅等(2016)研究 2 种杜鹃叶片内源激素对旱涝胁迫的响应发现，干旱胁迫时促进植物生长类的激素——吲哚丁酸(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTK)含量降低，而抑制植物生长类的激素-脱落酸(ABA)含量则显著增加，IAA/ABA、GA/ABA、CTK/ABA 比值显著下降，且抗旱性较强的马银花 IAA、GA 含量及 IAA/ABA、GA/ABA、CTK/ABA 降幅更大，特别是 ABA 含量显著高于抗旱性较弱的鹿角杜鹃；陈荣建等(2018)在桃叶杜鹃研究中也发现类似结果，即干旱胁迫下 IAA、GA_3、玉米素(ZR)含量及 IAA/ABA、ZR/ABA、(IAA+GA_3+ZR)/ABA 均呈下降趋势，而 ABA 含量则大幅增加。综上所述，干旱胁迫下杜鹃花可通过降低 IAA、GA、CTK 等生长类激素含量来减缓生长，提高抗旱性，并通过增加逆境信号激素 ABA 含量及调节内源激素平衡来促进气孔关闭、降低蒸腾作用等生理活动，从而减轻干旱对植株的伤害。

1.4.3 *酶活性*　干旱胁迫会导致超氧阴离子($O_2^-\cdot$)积累，诱导超氧化物歧化酶(SOD)活性增加，由 SOD 歧化 $O_2^-\cdot$ 产生 H_2O_2，进而诱导 H_2O_2 清除酶——过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化物酶(POD)活性增强及抗氧化剂增加，从而清除体内活性氧。柯世省和杨敏文(2007a)研究发现，云锦杜鹃叶片 SOD、APX、CAT 活性在轻度干旱胁迫时上升，重度干旱时显著下降，而 POD 活性则随着干旱胁迫加重而显著升高，抗氧化剂——抗坏血酸(AsA)、还原型谷胱甘肽(GSH)含量在轻度胁迫时增加、重度胁迫时降低；李畅等(2015a, b)在鹿角杜鹃、马银花研究中也发现 SOD、CAT 在轻度和中度胁迫时升高、重度胁迫时下降或不变，POD 随着胁迫加重而增加；Zhou 等(2017)研究发现，逆境下牛皮杜鹃 SOD、CAT、APXs、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)活性大幅增强，并认为抗氧化酶活性增强是相关酶蛋白上调的结果；黄承玲等(2011)研究干旱胁迫过程中不同抗旱性野生杜鹃抗氧化酶的变化动态发现，随着干旱时间的延长，抗旱性弱的种 SOD 活性到达峰值的时间更早、活性更小，而抗旱性强的种在持续干旱 20 d 时的 SOD、POD 活性显著大于抗旱性弱的种；高晓宁等(2017)、李畅等(2019b)在不同抗旱性品种的研究中也发现，干旱胁迫下抗旱性强的品种的 SOD、POD 和 CAT 活性增幅大于抗旱性弱的品种；李小玲等(2019)高温加剧干旱胁迫对高山杜鹃的伤害，其 SOD、POD 和 CAT 活性也相应增加。由此可见，干旱可导致杜鹃花生理紊乱，活性氧积累，从而诱导相关酶基因的上调表达，增加抗氧化酶活性及抗氧化剂含量以保护细胞免受活性氧伤害；重度胁迫时 SOD、APX、CAT 活性及 AsA、GSH 含量下降，可能是有害物质产生过多，其保护物质在清除活性氧过程中因消耗而下降；而 POD 活性在重度胁迫时继续增强则可能与其保护与伤害的双重作用有关，即植物在受到逆境胁迫时，POD 可参与活性氧生成和叶绿素降解。

1.5 干旱胁迫对杜鹃花耐寒性的影响

Anisko & Lindstrom(1996b)发现干旱能诱导杜鹃花耐寒性的增强，但作用效果取决于干旱胁迫时间和强度，复水后干旱诱导的抗寒性逐渐下降；他们进一步研究发现，干旱处理可降低杜鹃花叶片相对含水量(R)和水势(Ψ_w)，而夏末和秋季干旱处理可通过优先失去质外体水(apoplastic

water, R_a)来减轻细胞质失水，并可增加其 ε_{max}、膨压丧失点的相对含水量(R_{tip})及水势(Ψ_{tip})，从而提高杜鹃抗寒性，且秋末干旱诱导抗寒性效果最佳，可使低温致死温度降低 5 ℃，并认为干旱诱导抗寒性增强与干旱导致细胞壁加厚有关，即较厚的细胞壁可产生负膨压(Ψ_p)，以抵御共质体水(symplasticwater)外流，减轻细胞失水(Anisko & Lindstrom, 1996a)。Nilsen(1991)也发现耐寒性强的杜鹃叶片细胞壁更厚、更硬，R_{tip}、Ψ_{tip}更高。这说明适度的干旱刺激可导致细胞壁增厚和 ε_{max} 增加，从而减少共质体水外流和细胞质失水，提高杜鹃花抗寒性，但干旱诱导杜鹃花耐寒性的生化(如内源激素及保护酶响应)及基因调控机制未见报道。

1.6 干旱胁迫对杜鹃花基因表达的影响

非生物胁迫会触发植物细胞程序性死亡(PCD)。Liu 等(2013)发现在逆境胁迫下，牛皮杜鹃(*R. aureum*)脂肪酸羟化酶(FAH)表达上调，有利于改善细胞存活，增强脂质筏结构稳定性，延缓其细胞程序性死亡；Zhou 等(2017)研究发现，在逆境胁迫下，牛皮杜鹃上调的蛋白涉及代谢过程、细胞过程及细胞与生物膜生理学，而与抗氧化活性相关的上调蛋白则主要分布于叶绿体、胞液和线粒体中，这些酶蛋白上调对牛皮杜鹃抵御逆境具有重要作用。蔡艳飞(2018)及 Cai 等(2019)对干旱胁迫下马缨杜鹃转录组学进行了研究，结果发现：在干旱胁迫下，参与光合作用的差异表达基因(DEGs)85.2%下调，包括光捕获叶绿素蛋白复合体、光系统Ⅱ和光系统Ⅰ反应中心的色素蛋白复合体以及光合电子传递的 DEGs 编码单元，而复水后部分 DEGs 上调；参与植物激素信号转导途径的 DEGs 有 65.0%被下调，类黄酮合成和抗氧化活性相关的 DEGs 表达也受干旱胁迫的显著影响，而油菜素内酯(BR)代谢的差异基因高度富集。王华等(2018)借助转录组测序技术研究了干旱和复水处理中锦绣杜鹃品种(*R. pulchrum* 'Baifeng 4')叶片的转录因子种类及表达规律，发现其主要通过协同调动 *ERF*、*bHLH* 和 *MYB* 基因的差异表达来响应干旱胁迫和水分刺激。其中，在干旱胁迫时，通过增加 *NAC* 的差异表达和 *WRKY*、*bZIP*、*PLATZ* 上调表达来协同响应；在水分刺激时，则特异调动 *GATA* 表达来调控，而 *NF-Y* 家族基因的差异表达在干旱胁迫和水分刺激应答中也有重要作用。综上可知，干旱胁迫可诱导杜鹃花活性氧产生和参与光合作用的基因表达下调，导致光系统反应中心结构受损和光合电子传递速度、光能效率下降；杜鹃花可通过抗氧化相关的酶蛋白及 BR 代谢基因的上调表达来清除活性氧、减轻干旱对光反应中心的损伤；*ERF*、*bHLH*、*NAC*、*WRKY* 等转录因子所形成的调控网络对响应干旱胁迫也有重要作用，但目前干旱胁迫下杜鹃花基因表达与调控机制的相关报道较少。

2 外源物质对提高杜鹃花抗旱性的作用

2.1 接种菌根真菌提高杜鹃花抗旱性

菌根真菌分为杜鹃花类菌根真菌、丛枝菌根(AM)真菌、兰科菌根(OM)真菌及暗色有隔内生(DSE)真菌等 7 种类型，其中 ERM 是杜鹃花科植物根系与特定土壤真菌形成的共生体。ERM 侵染的杜鹃花会在侧根表皮及皮层细胞内形成菌丝和特殊结构的菌丝结，并在根外形成菌丝鞘(菌套)，有利于根系养分、水分的吸收和抵御逆境伤害(欧静等, 2012；魏翔莺, 2016)。

2.1.1 对生长发育和解剖结构的影响 罗倩(2016)研究发现，接种 ERM 真菌可提高羊踯躅(*R. molle*)种子发芽率和播种苗移栽成活率，增加幼苗叶面积和株高。熊贤荣等(2018a)研究发现，随着干旱胁迫加重，桃叶杜鹃根系及地上部分生长量显著降低，而同一干旱水平下，接种 ERM 苗的根系总根长、表面积、体积、根尖数量及苗高等均显著大于不接种；陈荣建等(2017a)也发现，在干旱胁迫下，接种 ERM 桃叶杜鹃幼苗的苗高、地径和生物量显著大于不接种；孙秋玲等(2014)及魏翔莺(2016)发现，ERM 真菌可诱导硝酸还原酶基因表达上调、增强硝酸还原酶活性、提高硝态氮的同化和利用率，从而促进云锦杜鹃(尹丽娟等, 2010)、桃叶杜鹃(欧静等, 2014)幼苗对氮源吸收，增加幼苗地上、地下部分及总生物量；杨舒婷等(2020)在映山红、张春英等(2018)在 2 个映山红类品种的研究中也发现类似的结果。

熊贤荣等(2017, 2018b)研究发现，随着干旱

胁迫加重，叶肉细胞逐渐失水变形、质壁分离和空泡化，叶绿体肿胀成近球形、外膜消失并逐渐降解、空泡化，基粒和基质类囊体弯曲、排列紊乱，线粒体外膜破裂、嵴消失并逐渐降解、空泡化；根系中柱细胞也随着干旱胁迫加重而逐渐失水变形，细胞膜消失，细胞核变形、核膜降解，染色质凝聚，线粒体降解，细胞空泡化；而接种 ERM 的幼苗叶肉细胞和根系中柱细胞的细胞器受损程度轻于不接种，且接种 TY35 菌株好于接种 TY29。

2.1.2 对生理指标的影响

2.1.2.1 对水分参数的影响　干旱胁迫导致植物失水，细胞生理功能紊乱和膜脂过氧化加剧，而在同一干旱胁迫水平下接种 ERM 真菌可提高桃叶杜鹃吸水能力，显著提高其 WUE（龙海燕等，2017）和 RWC，降低 WSD；而复水时接种苗 RWC 增幅和 WSD 降幅均显著大于不接种，其中 TY35 菌株效果最好（陈荣建等，2017b）；张中峰等（2013）发现，AM 真菌可通过菌丝吸水来扩大根系吸水范围，并增强水通道蛋白基因表达，从而增加宿主植物的 WUE 和根系水力导度，通过改善植物水分状况来提高耐旱性。

2.1.2.2 对质膜透性的影响　洪文君等（2016）研究发现，毛棉杜鹃（*R. moulmainense*）幼苗叶片 REC 和 MDA 含量随着干旱胁迫加重而增加，而接种 DSE 真菌的幼苗 REC、MDA 含量显著低于不接种；陈荣建等（2017a，b）发现，随着干旱胁迫程度加重或胁迫时间延长，桃叶杜鹃叶片 MDA 含量大幅增加，而在同一干旱胁迫水平下接种 ERM 真菌的幼苗 MDA 含量显著小于不接种；罗倩（2016）研究发现，高温胁迫下接种 ERM 真菌的羊踯躅 REC、MDA 显著低于不接种；何斐（2016）在刺槐研究中发现，干旱胁迫下接种 AM 真菌能诱导体内抗氧化酶基因上调表达，增强活性氧的清除能力，显著减少其根系 $O_2^{-}\cdot$、H_2O_2和 MDA 积累。

2.1.2.3 对光合特征的影响　ERM 真菌可提高羊踯躅叶绿素含量（罗倩，2016）、桃叶杜鹃叶片光合性能和叶绿素荧光参数，增强有效光的利用（欧静等，2013）。随着干旱胁迫加重（谌端玉等，2016）或时间延长（龙海燕等，2017；陈荣建等，2017b），桃叶杜鹃幼苗叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量显著降低，叶绿素 a/b 则显著升高，但同一干旱胁迫水平中，接种 ERM 的幼苗叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量均显著高于不接种，叶绿素 a/b 则显著低于不接种，且 4 种供试的 ERM 菌株以 TY35 效果最好。洪文君等（2016）在毛棉杜鹃研究中也发现，随着干旱胁迫加重，其叶绿素 a、总叶绿素含量显著降低，而在同一胁迫水平中接种 DSE 真菌的幼苗叶绿素 a、总叶绿素含量大于不接种。在叶绿素荧光参数上，谌端玉等（2016）研究发现，在同一干旱胁迫强度上，接种 ERM 的桃叶杜鹃 F_o小于不接种，而 F_m、F_v/F_m、F_v/F_o、$\Phi_{PS\,II}$、ETR、qP、qN 均高于不接种。龙海燕等（2017）研究发现，在同一干旱胁迫时间上，桃叶杜鹃接菌苗叶片 P_n、T_r、G_s显著大于不接种苗，C_i则显著小于不接种。这说明接种菌根能减轻干旱对叶绿素合成抑制和对光反应中心的破坏，提高光能利用率和光合效率。

2.1.3 对生化指标的影响

2.1.3.1 对渗透调节物质的影响　罗倩（2016）发现，接种 ERM 真菌可显著提高羊踯躅幼苗可溶性糖、可溶性蛋白含量，且高温胁迫时接菌苗 Pro 含量显著大于不接菌；陈荣建等（2017a，b）研究发现，虽然在不同干旱程度或胁迫时间上，桃叶杜鹃叶片渗透调节物质变化存在一定差异，但在严重干旱胁迫下，接种 ERM 的幼苗 Pro、可溶性糖、可溶性蛋白含量均显著大于不接种；洪文君等（2016）也发现，在中度或重度干旱胁迫下，接种 DSE 真菌的毛棉杜鹃 Pro、可溶性蛋白含量显著高于不接种。

2.1.3.2 对内源激素的影响　李畅等（2016）研究发现，在干旱胁迫下，杜鹃花可通过抑制生长类激素（IAA、GA 等）合成，促进抑制类激素（ABA）合成以及调节激素平衡来减轻干旱对杜鹃花的伤害；陈荣建等（2018）研究发现，随着干旱胁迫时间的延长，接种 ERM 的桃叶杜鹃叶片及根系的 IAA、GA_3含量，特别是植物体内最重要的逆境信号激素-ABA 含量显著高于不接种，IAA/ABA、ZR/ABA、IAA+GA_3+ZR/ABA 则显著低于不接种；张妮娜（2018）在柑橘研究中发现，在干旱胁迫下，接种 AM 真菌能诱导幼苗叶片、根系 ABA 合成关键酶 *CsNCED*1、*CsNCED*2 基因的上调表达，增加 ABA 的积累，从而调节叶片气孔导度，减少蒸腾失水，提高植株抗旱性。

2.1.3.3 对抗氧化酶活性的影响　陈荣建等（2017a）研究发现，随着干旱胁迫程度的加重，桃

叶杜鹃叶片 CAT、POD 活性逐渐下降，SOD 活性则呈先上升后下降趋势，而在同一胁迫水平上接种 ERM 真菌的 3 种保护酶活性均显著大于不接种，且不同菌株间以 TY29 和 TY35 效果较好；不同干旱胁迫时间上，其 SOD 活性也呈先上升后下降趋势，且在同一胁迫时间上接菌苗显著大于不接种(陈荣建等，2017b)；罗倩(2016)研究发现，在高温胁迫下，接种 ERM 真菌的羊踯躅幼苗 SOD、POD 活性显著大于不接种；何斐(2016)研究发现，在干旱协迫下接种苗其根、茎、叶片 Cu/Zn-SOD、APX 和谷光甘肽还原酶(GR)基因上调表达，根、叶片 SOD、POD、CAT、APX 及 GR 酶活性大幅增强，以清除干旱胁迫时产生的活性氧。

综上所述，目前关于菌根真菌提高杜鹃花抗旱性的研究多集中在 ERM 真菌对桃叶杜鹃生长发育、解剖结构及生理生化的影响，而其分子调控机制尚未见报道。结合其他相关文献，初步推测 ERM 真菌提高杜鹃花抗旱性的机制主要有以下五点：(1)菌根苗可通过根外菌丝扩大根系与土壤的接触面积，从而增强根系吸水效率；(2)根内菌丝可诱导硝酸还原酶及水通道蛋白等基因的上调表达，增强植株对氮源吸收及水分利用率，改善杜鹃花的水分与营养状况，缓解干旱引发的细胞失水，从而减轻干旱对其生长发育及细胞结构的伤害；(3)干旱胁迫会诱导活性氧产生，菌根真菌可诱导体内抗氧化相关基因的上调表达，提高抗氧化酶活性，有利于清除活性氧，减少 MDA 积累；(4)活性氧等伤害物质的减少有利于减轻干旱对叶绿素合成的抑制和对光反应中心的破坏，从而提高叶绿素含量、荧光产量、光合速率、光捕捉效率及光能利用；(5)菌根真菌可诱导 ABA 合成的关键基因上调表达，增加 ABA 含量并调节内源激素平衡，有利于在干旱胁迫下调节气孔运动，减少水分蒸发，从而增强杜鹃花的抗旱能力。

2.2 外源化学物质提高杜鹃花抗旱性

2.2.1 外源水杨酸对抗旱性的影响　水杨酸(SA)是植物体内一种酚类物质，被认为是一种内源信号分子，可调节多种生理代谢来响应各种非生物胁迫，改善植物的抗逆性。干旱胁迫下，外源 SA 处理能降低紫御谷幼苗的 REC 和 MDA 含量，保护其叶绿体膜结构，增加叶片 P_n、G_s、LSP 和暗呼吸速率(R_d)，降低 LCP、CO_2饱和点、CO_2补偿点和光呼吸速率(R_p)，增加叶片 F_v/F_m和 $\Phi_{PS\,II}$，从而有效减缓干旱胁迫对其膜脂过氧化和光合性能的影响(易小林等，2011)。高晓宁等(2017)研究发现，在干旱胁迫下，适当浓度的 SA 处理可显著提高杜鹃品种叶片总含水量、RWC、*Va* 和 *Vo* 含量，缓解干旱胁迫引起的叶片失水，并显著降低细胞膜透性及 MDA、H_2O_2含量，增加 Pro、可溶性糖、可溶性蛋白含量及 SOD、POD 的活性，从而增强清除植物体内阴离子自由基的能力，维持细胞膨压，减轻膜脂过氧化伤害；同时，可促进叶绿素合成，增加叶绿素 a、b、总叶绿素含量及叶绿素 a/b 值，缓解干旱胁迫引发的光合抑制，提高光能利用率。

2.2.2 外源钙对抗旱性的影响　外源钙能诱导与信号传导和抵御干旱胁迫相关的特异性蛋白产生。在干旱胁迫下，施加外源钙可减缓樟子松叶片含水率的下降，诱导抗氧化酶系统活性增强和脯氨酸含量升高，减少活性氧和 MDA 积累，并减轻干旱对光合作用的抑制，提高抗旱性(尹大川等，2018)。在干旱胁迫下适当浓度的外源钙(Ca^{2+})处理可提高马缨杜鹃种子发芽率，促进胚根、胚芽的生长，提高幼苗 RWC，增加可溶性糖、可溶性蛋白质含量和 SOD、POD 的活性，减少 MDA 积累，提高其幼苗抗旱性，但高浓度Ca^{2+}处理对其种子发芽及幼苗生长有毒害作用(周敏，2014)。

2.2.3 外源磷对抗旱性的影响　磷是植物生长发育必要的大量元素，可提高细胞原生质的黏度和弹性，抵抗干旱脱水。在干旱胁迫下，外源磷可提高 *P5CS* 和 *δ-OAT* 基因表达及其酶活性，增加 Pro 和叶绿素含量，增强植物抗旱性(杨善，2015)。张长芹等(2002)研究发现，氧化铝缓冲磷(Al-P)处理能通过降低气孔导度来减少杜鹃失水，减慢干旱胁迫时植株枯萎速度，并能减轻干旱对植株开花率、总芽苞数量及根系发育的影响。

2.2.4 外源脱落酸对抗旱性的影响　ABA 是一种重要的植物逆境信号激素，与植物抗干旱胁迫密切相关，如调控气孔运动及基因表达水平等。干旱胁迫下，外源 ABA 可促进小麦 *psbA* 基因转录和表达，加快新 D1 蛋白的合成，稳定 PS Ⅱ系统中重要基因的转录水平(汪月霞等，2011)；可增加甘蔗内源 ABA 合成水平，防止叶绿素降解，增强抗氧化防护系统(李长宁等，2010)，从而减少水

分损失，提高植物抗旱性。干旱胁迫下杜鹃花可通过诱导 ABA 含量的增加来调节生理活动，减轻干旱伤害（李畅等，2016；陈荣建等，2018），Sharp 等（2009）研究发现，干旱胁迫时 ABA 应用可抑制杜鹃花花芽分化，降低茎干长度和气孔导度，提高其抗旱性。

综上所述，一些外源物质（如 SA、钙、磷及 ABA）可改善杜鹃花生理活动，调节气孔导度，缓解干旱胁迫引起的植株失水；可诱导与抗旱相关的特异性蛋白及渗透调节物质产生，增强抗氧化酶活性，以清除活性氧，维持细胞膨压，减轻膜脂过氧化伤害；同时，可减轻干旱引发的光合抑制，提高光能利用率。但是，目前外源物质提高杜鹃花抗旱性的报道较少，且不同外源物质的作用机制不同，有必要深入研究各自的调控机制。

3　总结与展望

近几十年来，干旱事件频发对杜鹃花自然栖息地和栽培地环境产生了不容忽视的影响。干旱胁迫会引起杜鹃花体内失水和水势降低，导致 RWC、WUE 下降，WSD 增加，进而导致细胞器降解、细胞空泡化以及形态和生长发育受害，而杜鹃花可通过调节叶片导水性及气孔导度减少水分损失，减轻干旱诱导的栓塞伤害。干旱胁迫会引发杜鹃花体内活性氧积累和膜脂过氧化作用，导致细胞液外渗和 REC 上升，加快叶绿素分解并使 PSⅡ反应中心遭到不同程度的破坏，而杜鹃花能通过相关基因上调表达和保护酶活性增强来清除活性氧，减轻膜脂过氧化作用，增加渗透调节物质积累以维持渗透平衡，保护细胞膜的稳定，有效维持 PSⅡ功能的相对完整性，从而抵御或减轻干旱胁迫的伤害。接种菌根真菌及外源化学物质应用可增加体内渗透调节物质积累和抗氧化酶活性，减轻干旱对叶绿素合成的抑制及光反应中心的破坏，进而提高杜鹃花的抗旱性。这些研究成果为我国杜鹃花多样性保育、抗旱性资源发掘与利用提供了理论论据。但是，已有的研究也存在以下不足。

（1）杜鹃花种类繁多、生态类型多样，不同种间甚至同一物种不同居群间抗旱性机制存在差异（Mayr et al.，2010；黄承玲等，2011）。目前，已有的杜鹃花抗旱机制研究多集中在园艺品种，涉及的原生种不足 20 种，而光合机制对干旱胁迫响应则仅集中在云锦杜鹃（柯世省和杨敏文，2007b；柯世省，2008），有必要拓展原生种的研究范围，特别是深入研究不同生态类型及不同抗旱性物种的水分利用策略及其抗旱机理，为杜鹃花园林应用提供支撑；同时，开展濒危杜鹃的抗旱机制研究，为其多样性保育提供科学依据。

（2）接种 ERM 真菌能增加根系吸水能力，提高杜鹃花对多种非生物胁迫的抗性。但是，杜鹃花菌根真菌多样性丰富、种类繁多（Tian et al，2011；唐燕等，2019），不同菌根类型、不同菌株对提高杜鹃花抗旱性效果存在显著差异（谌端玉等，2016；洪文君等，2016；龙海燕等，2017）。目前，菌根真菌提高杜鹃花抗旱性研究多集中在 ERM 真菌的少数菌株对桃叶杜鹃影响（陈荣建等，2017a，b），AM、OM 等菌根真菌能否提高杜鹃花抗旱性，不同杜鹃种间对不同菌根类型或菌株的抗旱响应是否存在差异，特别是菌根真菌提高杜鹃花抗旱性的水分阈值、分子机制等未见报道，尚有许多深层的科学问题亟待深入探讨。

（3）抗逆性是植物长期适应环境及系统发育与进化的结果。有研究表明热锻炼可提高杜鹃花耐热性，水分锻炼或控水处理能否提高杜鹃花抗旱性，还有待探索。

（4）中高海拔分布的杜鹃在冬季及早春易受冻融事件影响而引发干旱伤害（Lipp & Nilsen，1997），而低海拔城市环境中栽培的杜鹃则易受多种非生物胁迫的复合影响，如高温、强光不仅直接对杜鹃花造成伤害，而且会降低环境湿度，加剧干旱对植物的伤害。目前，已有研究多局限于干旱胁迫的单因子试验，有必要模拟城市环境开展多因子的复合胁迫研究，深入探讨制约高山杜鹃城市化栽培的关键限制因子或因子组合，服务于我国杜鹃花产业化及园林应用。

（5）近年来，随着分子生物技术的快速发展，干旱胁迫下杜鹃花基因表达与蛋白组学研究已取得初步进展（Zhou et al.，2017；Cai et al.，2019），有必要开展抗旱性基因定位及其调控机制等研究，为分子标记辅助育种和抗旱性转基因新品种发掘提供支撑。

参考文献：

ANISKO T, LINDSTROM OM, 1996a. Cold hardiness and water relations parameters in *Rhododendron* cv. Catawbiense Boursault subjected to drought episodes [J]. Physiol Plant, 98(1): 147-155.

ANISKO T, LINDSTROM OM, 1996b. Seasonal changes in cold hardiness of *Rhododendron* L. 'Catawbiense Boursault' grown under continuous and periodic water stress [J]. J Amer Soc Hort Sci, 121(2): 301-306.

BIAN CM, JIN ZX, ZHANG JH, et al., 2006. Response of seed germination of *Rhododendron fortunei* to drought stress [J]. Bull Bot Res, 26(6): 718-721. [边才苗, 金则新, 张俊会, 等, 2006. 云锦杜鹃种子萌发及对干旱胁迫的响应 [J]. 植物研究, 26(6): 718-721.]

CAI YF, 2018. Physiological response and gene express to drought stress of *Rhododendron delavayi* Franch [D]. Kunming: Yunnan University. [蔡艳飞, 2018. 干旱胁迫下马缨杜鹃的生理生态响应及基因表达分析 [D]. 昆明: 云南大学.]

CAI YF, WANG JH, LI SF, et al., 2015. Photosynthetic response of an alpine plant, *Rhododendron delavayi* Franch, to water stress and recovery: the role of mesophyll conductance [J]. Front Plant Sci, 6: 1-10.

CAI YF, WANG JH, ZHANG L, et al., 2019. Physiological and transcriptomic analysis highlight key metabolic pathways in relation to drought tolerance in *Rhododendron delavayi* [J]. Physiol Mol Biol Plants, 25(4): 991-1008.

CHEN DY, OU J, WANG LJ, et al., 2016. Effects of drought stress on chlorophyll content and fluorescence parameters of *Rhododendron annae* Franch. seedlings inoculated with ERM fungi [J]. J S Agric, 47(7): 1164-1170. [谌端玉, 欧静, 王丽娟, 等, 2016. 干旱胁迫对接种 ERM 真菌桃叶杜鹃幼苗叶绿素含量及荧光参数的影响 [J]. 南方农业学报, 47(7): 1164-1170.]

CHEN RJ, OU J, WANG LJ, et al., 2017a. Effects of inoculated different *Ericoid mycorrhizas* strains on physiological characteristics of *Rhododendron annae* under water stress [J]. J Centr S Univ For Technol, 37(9): 43-48. [陈荣建, 欧静, 王丽娟, 等, 2017a. 水分胁迫下接种不同 ERM 菌株对桃叶杜鹃幼苗生理特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 37(9): 43-48.]

CHEN RJ, OU J, WANG LJ, et al., 2017b. Physiological responses of mycorrhizal *Rhododendron annae* seedlings to drought stress [J]. J Hunan Agric Univ (Nat Sci Ed), 43(6): 635-639. [陈荣建, 欧静, 王丽娟, 等, 2017b. 桃叶杜鹃菌根苗对干旱胁迫的生理响应 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 43(6): 635-639.]

CHEN RJ, XIONG D, OU J, et al., 2018. Influences of ERM strain on endogenous hormone of *Rhododendron annae* Franch in continuous drought [J]. J SW Univ (Nat Sci Ed), 40(3): 26-33. [陈荣建, 熊丹, 欧静, 等, 2018. 持续干旱下杜鹃花类菌根真菌对桃叶杜鹃内源激素的影响 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 40(3): 26-33.]

CORDERO RA, NILSEN ET, 2002. Effects of summer drought and winter freezing on stem hydraulic conductivity of *Rhododendron* species from contrasting climates [J]. Tree Physiol, 22(13): 919-929.

DANG HZ, ZHOU ZF, ZHAO YS, 2005. Drought resistibility of main tree species in water conservation forest of Qilian Moutains [J]. Chin J Appl Ecol, 16(12): 2241-2247. [党宏忠, 周泽福, 赵雨森, 2005. 祁连山水源区主要树种耐旱性研究 [J]. 应用生态学报, 16(12): 2241-2247.]

FERNANDEZ-MARTINEZ J, FRANSI MA, FLECK I, 2016. Ecophysiological responses of *Betula pendula*, *Pinus uncinata* and *Rhododendron ferrugineum* in the Catalan Pyrenees to low summer rainfall [J]. Tree Physiol, 36(12): 1520-1535.

GAO XN, LIANG W, ZHAO B, 2001. Effects of exogenous salicylic acid on drought-resistance of two *Rhododendron* cultivars [J]. J NW For Univ, 33(3): 131-136. [高晓宁, 梁雯, 赵冰, 等, 2018. 外源水杨酸对 2 个杜鹃花品种抗旱性的影响 [J]. 西北林学院学报, 33(3): 131-136.]

GAO XN, ZHAO B, LIU XM, et al., 2017. Physiological response to drought stress and drought resistance evaluation of four *Rhododendron* cultivars [J]. J Zhejiang A & F Univ, 34(4): 597-607. [高晓宁, 赵冰, 刘旭梅, 等, 2017. 4 个杜鹃花品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价 [J]. 浙江农林大学学报, 34(4): 597-607.]

GIBBS D, CHAMBERLAIN D, ARGENT G, 2011.The red list of *Rhododendrons* [M]. Richmond: Botanic Gardens Conservation International: 7-8.

HE F, 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the loess plateau and mechanisms of AMF in drought resistance of *Robinia pseudoacacia* [D]. Yangling: Northwest A & F University. [何斐, 2016. 黄土高原丛枝菌根真菌(AMF)提高刺槐抗旱性机制 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学.]

HE LS, SU JL, LIU XQ, et al., 2011. The effects of drought stress on photosynthetic physiological characteristics of *Rhododendron hybrides* 'Cosmopolitan' simulated by PEG [J]. J Suzhou Univ Sci Technol (Nat Sci Ed), 28(4): 62-66. [何丽斯, 苏家乐, 刘晓青, 等, 2011. 模拟干旱胁迫对高山杜鹃光合生理特性的影响 [J]. 苏州科技学院学报(自然科学版), 28(4): 62-66.]

HONG WJ, WANG P, LIU Q, et al., 2016. Physiological responses of inoculation seedlings of *Rhododendron moulmainense* to drought stress [J]. SW Chin J Agric Sci, 29(4): 805-809. [洪文君, 王盼, 刘强, 等, 2016. 毛棉杜鹃接菌苗对干旱胁迫的生理响应研究 [J]. 西南农业学报, 29(4): 805-809.]

HU XX, TANG YL, JIA M, et al., 2017. Effects of drought stress on physiological characteristics of 13 *Rhododendron* cultivars [J]. Jiangsu Agric Sci, 45(6): 101-105. [胡肖肖, 唐宇力, 贾梅, 等, 2017. 干旱胁迫对 13 个杜鹃品种

生理特性的影响［J］. 江苏农业科学, 45(6)：101-105.］

HUANG CL, CHEN X, GAO GL, 2011. Physiological response of seedlings of three azalea species of drought stress and evaluation of drought resistance［J］. Sci Silvae Sin, 47(6)：48-55.［黄承玲, 陈训, 高贵龙, 2011. 3 种高山杜鹃对持续干旱的生理响应及抗旱性评价［J］. 林业科学, 47(6)：48-55.］

IPCC, 2014. Climate change 2014：Impacts, adaptation and vulnerability［M］. New York：Cambridge University Press.

KE SS, 2007. Stomatal behavior response of *Rhododendron fortunei* to water stress［J］. J Tianjin Nor Univ (Nat Sci Ed), 27(4)：21-25.［柯世省, 2007. 云锦杜鹃气孔行为对水分的响应［J］. 天津师范大学学报(自然科学版), 27(4)：21-25.］

KE SS, 2008. The limited types of photosynthesis of *Rhododendron fortunei* under soil drought stress［J］. J Yunnan Agric Univ, 23(3)：387-391.［柯世省, 2008. 土壤干旱下云锦杜鹃光合作用的限制形式［J］. 云南农业大学学报, 23(3)：387-391.］

KE SS, YANG MW, 2007a. Effects of water stress on antioxidant system and lipid peroxidation in leaves of *Rhododendron fortunei*［J］. Acta Hortic Sin, 34(5)：1217-1222.［柯世省, 杨敏文, 2007a. 水分胁迫对云锦杜鹃抗氧化系统和脂类过氧化的影响［J］. 园艺学报, 34(5)：1217-1222.］

KE SS, YANG MW, 2007b. Effects of water stress on photosynthetic physiological characteristics in leaves of *Rhododendron fortunei* and their response to light and temperature［J］. Acta Hortic Sin, 34(4)：959-964.［柯世省, 杨敏文, 2007b. 水分胁迫对云锦杜鹃光合生理和光温响应的影响［J］. 园艺学报, 34(4)：959-964.］

LARCHER W, SIEGWOLF R, 1985. Development of acute frost drought in *Rhododendron ferrugineum* at the alpine timberline［J］. Oecologia, 67(2)：298-300.

LI C, SU JL, LIU XQ, et al., 2015a. Effect of drought stress germination and seedling physiological characteristics of *Rhododendron latoucheae*［J］. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 35(7)：1421-1427.［李畅, 苏家乐, 刘晓青, 等, 2015a. 干旱胁迫对鹿角杜鹃种子萌发和幼苗生理特性的影响［J］. 西北植物学报, 35(7)：1421-1427.］

LI C, SU JL, LIU XQ, et al., 2015b. Physiological responses of *Rhododendron ovatum* to drought stress during its seed germination stage［J］. Acta Agric Univ Jiangxi, 37(6)：994-998.［李畅, 苏家乐, 刘晓青, 等, 2015b. 马银花种子萌发期对干旱胁迫的生理响应［J］. 江西农业大学学报, 37(6)：994-998.］

LI C, SU JL, LIU XQ, et al., 2019a. Comparison of ornamental value and drought resistance of different azalea cultivars［J］. Jiangsu Agric Sci, 47(22)：138-142.［李畅, 苏家乐, 刘晓青, 等, 2019a. 杜鹃花不同品种的观赏性和耐旱性比较［J］. 江苏农业科学, 47(22)：138-142.］

LI C, SU JL, LIU XQ, et al., 2019b. Effects of alternate flooding and drought stress on physiological characteristics in azalea［J］. Jiangsu J Agric Sci, 35(2)：412-419.［李畅, 苏家乐, 刘晓青, 等, 2019b. 旱涝交替胁迫对杜鹃花生理特性的影响［J］. 江苏农业学报, 35(2)：412-419.］

LI C, SU JL, XIAO Z, et al., 2016. Effects of alternate flooding and drought stress on leaf endogenous hormone content of *Rhododendron*［J］. Jiangsu Agric Sci, 44(7)：233-235.［李畅, 苏家乐, 肖政, 等, 2016. 旱涝交替胁迫下杜鹃花叶片内源激素含量的变化［J］. 江苏农业科学, 44(7)：233-235.］

LI CN, SRIVASTAVA MK, NONG Q, et al., 2010. Mechanism of tolerance to drought in sugarcane plant enhanced by foliage dressing of abscisic acid under water stress［J］. Acta Agron Sin, 36(5)：863-870.［李长宁, SRIVASTAVA MK, 农倩, 等, 2010. 水分胁迫下外源 ABA 提高甘蔗抗旱性的作用机制［J］. 作物学报, 36(5)：863-870.］

LI XL, HAN J, HOU Y, et al., 2019. Physiological and biochemical changes of *Rhododendron lapponicum* seedlings under drought and high temperature interaction［J］. Acta Agric Jiangxi, 31(5)：17-22.［李小玲, 韩洁, 侯瑶, 等, 2019. 干旱高温互作下高山杜鹃幼苗生理生化变化研究［J］. 江西农业学报, 31(5)：17-22.］

LIPP CC, NILSEN ET, 1997. The impact of subcanopy light environment on the hydraulic vulnerability of *Rhododendron maximum* to freeze-thaw cycles and drought［J］. Plant, Cell & Environ, 20(10)：1264-1272.

LIU YF, FAN RJ, YU PP, et al., 2013. Identification of environmental stress-inducible genes in *Rhododendron aureum* Georgi (Ericaceae) located on Changbai Mountain using mRNA differential display［J］. J Food Agric Environ, 11(1)：871-874.

LONG HY, OU J, CHEN DY, et al., 2017. The effects of inoculation with ERM fungi under drought stress on photosynthetic characteristics of *Rhododendron annae* Franch. seedings［J］. Seed, 36(6)：14-19.［龙海燕, 欧静, 谌端玉, 等, 2017. 干旱胁迫下接种 ERM 真菌对桃叶杜鹃幼苗光合特性的影响［J］. 种子, 36(6)：14-19.］

LUO Q, 2016. Study on the effect of ERM fungi on introduction and heat-resistance of *Rhododendron molle*［D］. Guangzhou：South China Agriculture University［罗倩, 2016. ERM 真菌对羊踯躅引种繁殖及耐热性的影响研究［D］. 广州：华南农业大学.］

MA PL, HAN LY, ZHANG XD, et al., 2019. Regional characteristics of drought in china under the background of climate warming［J］. J Desert Res, 39(6)：209-215.［马鹏里, 韩兰英, 张旭东, 等, 2019. 气候变暖背景下中国干旱变化的区域特征［J］. 中国沙漠, 39(6)：209-215.］

MAYR S, BEIKIRCHER B, OBKIRCHER MA, et al., 2010. Hydraulic plasticity and limitations of alpine *Rhododendron* species［J］. Oecologia, 164(2)：321-330.

MORIMOTO J, HIRABAYASHI K, MIZUMOTO E, et al., 2011. Validation of treatments for conservation of native

Rhododendrons, the symbol of Satoyama, in the dry granite region of Japan [J]. Landsc Ecol Eng, 7(2): 185-193.

NEUNER G, AMBACH D, AICHNER K, 1999. Impact of snow cover on photoinhibition and winter desiccation in evergreen *Rhododendron ferrugineum* leaves during subalpine winter [J]. Tree Physiol, 19(11): 725-732.

NILSEN ET, 1991. The relationship between freezing tolerance and thermotropic leaf movement in five *Rhododendron* species [J], Oecologia, 87(1): 63-71.

NILSEN ET, JOHNSON C, TAYLOR MK, 2014. Are idioblasts related to drought resistance in *Rhododendron* section *Schistanthe*? [J]. J Am *Rhododendron* Soc, 96: 73-79.

NUZHYNA N, KONDRATIUK-STOYAN V, 2017. Heat-and drought-resistance of some representatives of the genus *Rhododendron* L. [J]. Bull T Shevchenko Nat Univ Kyiv Ser: Biol, 73 (1): 62-66.

OU J, HE YJ, LIU RY, et al., 2013. Effects of inoculation with different ERM isolates on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameterof *Rhododendron annae* Franch. seedlings [J]. Mocrobiology, 40(8): 1423-1436. [欧静, 何跃军, 刘仁阳, 等, 2013. 杜鹃花类菌根真菌对桃叶杜鹃幼苗光合性能及叶绿素荧光参数的影响 [J]. 微生物学通报, 40(8): 1423-1436.]

OU J, LIU RY, CHEN X, 2012. Study on microstructure and infections of *Rhododendron annae* mycorrhiza [J]. J Centr S Univ For Technol, 32(11): 28-33. [欧静, 刘仁阳, 陈训, 2012. 桃叶杜鹃菌根显微结构及侵染情况 [J]. 中南林业科技大学学报, 32(11): 28-33.]

OU J, LIU RY, ZHANG RA, et al., 2014. Nitrate reductase activity and N absorption of *Rhododendron annae* seedlings with ericoid mycorrhiza inoculation [J]. J Zhejiang A & F Univ, 31(6): 926-931. [欧静, 刘仁阳, 张仁媛, 等, 2014. 杜鹃花类菌根菌株对桃叶杜鹃幼苗硝酸还原酶活性和氮的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 31(6): 926-931.]

SHARP RG, ELSE MA, CAMERON RW, et al., 2009. Water deficits promote flowering in *Rhododendron* via regulation of pre and post initiation development [J]. Sci Hortic-Amsterdam, 120(4): 511-517.

SHI DH, CHEN X, 2005. Study on the leaf blade structure of six species of *Rhododendron* [J]. Guizhou Sci, 23(3): 39-45. [石登红, 陈训, 2005. 6 种杜鹃花属(*Rhododendron*)植物叶片结构的研究 [J]. 贵州科学, 23(3): 39-45.]

SUN QL, ZHANG CY, DAI SL, 2014. Effects of different nitrogen sources on the nitrogen uptake and nitrate reductase activities of ericoid mycorrhizal fungi [J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 38(1): 175-178. [孙秋玲, 张春英, 戴思兰, 2014. 氮源对杜鹃花菌根真菌氮吸收及硝酸还原酶活性的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 38(1): 175-178.]

TANEDA H, KANDEL DR, ISHIDA A, et al., 2016. Altitudinal changes in leaf hydraulic conductance across five *Rhododendron* species in eastern Nepal [J]. Tree Physiol, 36(10): 1272-1282.

TANG Y, LI M, MA HC, et al., 2019. Mycorrhizal diversity of *Rhododendron racemosum* Franch. in Yunnan Jiaozi Mountain [J]. J Yunnan Univ (Nat Sci Ed), 41(5): 1062-1072. [唐燕, 李敏, 马焕成, 等, 2019. 云南轿子山腋花杜鹃菌根多样性研究 [J]. 云南大学学报(自然科学版), 41(5): 1062-1072.]

TIAN W, ZHANG CQ, QIAO P, et al., 2011. Diversity of culturable ericoid mycorrhizal fungi of *Rhododendron decorum* in Yunnan, China [J]. Mycologia, 103(4): 703-709.

WANG H, ZHANG SH, GONG XM, et al., 2018. Transcriptome analysis of transcription factors of *Rhododendron pulchurum* 'baifeng 4' under different water conditions [J]. J Trop Subtrop Bot, 26(5): 515-522. [王华, 张石虎, 龚雪梅, 等, 2018. 不同水分条件下杜鹃花转录因子的转录组分析 [J]. 热带亚热带植物学报, 26(5): 515-522.]

WANG SZ, JING XY, MEI YZ, et al., 2016. Research on seed germination characteristics of *Rhododendron floribundum* under water stresses [J]. Hubei Agric Sci, 55(19): 4974-4977. [王书珍, 靖鑫宇, 梅元正, 等, 2016. 水分胁迫下繁花杜鹃种子的萌发特性 [J]. 湖北农业科学, 55(19): 4974-4977.]

WANG YX, SUO B, ZHAO PF, et al., 2011. Effect of abscisic acid treatment on *psbA* gene expression in two wheat cultivars during grain filling stage under drought stress [J]. Acta Agron Sin, 37(8): 1372-1377. [汪月霞, 索标, 赵鹏飞, 等, 2011. 外源 ABA 对干旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 *psbA* 基因表达的影响 [J]. 作物学报, 37(8): 1372-1377.]

WEI XY, 2016. Differential gene expression in *Rhododendron fortunei* roots colonized by an new ericoid mycorrhizal fungal strain and increased plant growth [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [魏翔莺, 2016. 杜鹃花类菌根形成及效应表达过程中的差异基因分析 [D]. 福州: 福建农林大学.]

XIONG XR, OU J, LONG HY, et al., 2017. Effects of *Ericoid mycorrhiza* fungi on *Rhododendron annae* seedlings leaf ultrastructure under drought stress [J]. J NE For Univ, 45(12): 38-43. [熊贤荣, 欧静, 龙海燕, 等, 2017. 干旱胁迫对桃叶杜鹃菌根苗叶肉细胞超微结构的影响 [J]. 东北林业大学学报, 45(12): 38-43.]

XIONG XR, OU J, LONG HY, et al., 2018a. Effects of drought stress on the growth of *Rhododendron annae* mycorrhizal seedlings [J]. J SW For Univ, 38(1): 34-40. [熊贤荣, 欧静, 龙海燕, 等, 2018a. 干旱胁迫对桃叶杜鹃菌根苗生长的影响 [J]. 西南林业大学学报, 38(1): 34-40.]

XIONG XR, OUYANG JH, LONG HY, et al., 2018b. Effects of water stress on the ultra microstructure of root cells of *Rhododendron annae* mycorrhizal seedlings [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 40(5): 965-971. [熊贤荣, 欧阳嘉晖, 龙海

燕，等，2018b. 水分胁迫对桃叶杜鹃菌根苗根系超微结构的影响［J］. 江西农业大学学报，40(5)：965-971.］

YANG S，YE CH，MO JJ，et al.，2015. Effects of different phosphorus levels on proline biosynthesis and accumulation and key gene expression in sugarcane［J］. J S Chin Agric Univ，36(6)：68-75.［杨善，叶昌辉，莫俊杰，等，2015. 不同磷肥水平对甘蔗脯氨酸合成积累及关键基因表达的效应［J］. 华南农业大学学报，36(6)：68-75.］

YANG ST，OU J，LI LP，2020. Effects of mycorrhizal fungi and fertilization on nutrient uptake of *Rhododendron simsii* seedlings［J］. Subtrop Plant Sci，49(2)：99-106.［杨舒婷，欧静，李林盼，2020. 菌根真菌与施肥对杜鹃苗养分吸收的影响［J］. 亚热带植物科学，49(2)：99-106.］

YIN DC，QI JY，DENG X，et al.，2018. Effects of exogenous calcium on the metabolic system of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* under drought stress［J］. J Shenyang Agric Univ，49(5)：559-565.［尹大川，祁金玉，邓勋，等，2018. 施用外源钙对干旱胁迫下樟子松苗木生理特性的影响［J］. 沈阳农业大学学报，49(5)：559-565.］

YIN LJ，ZHANG CY，YANG B，2010. Characteristics of nitrogen absorbed by ericoid mycorrhizal fungi and impact on growth of *Rhododendron fortune*［J］. Sci Agric Sin，43(4)：868-872.［尹丽娟，张春英，杨兵，2010. 云锦杜鹃菌根真菌吸收氮源特性及其接种效应［J］. 中国农业科学，43(4)：868-872.］

YI XL，YANG BX，ZONG XF，et al.，2011. Signal chemical salicylic acid mitigates the negative effects of drought on photosynthesis and membrance lipid peroxidation of purple majesty［J］. Acta Ecol Sin，31(1)：67-74.［易小林，杨丙贤，宗学凤，等，2011. 信号分子水杨酸减缓干旱胁迫对紫御谷光合和膜脂过氧化的副效应［J］. 生态学报，31(1)：67-74.］

ZHANG CQ，LUO JF ，SU YF，2002. The research of drought tolerance on 6 species of *Rhododendron*［J］. Guihaia，22(2)：174-176.［张长芹，罗吉凤，苏玉芬，2002. 六种杜鹃花的耐旱适应性研究［J］. 广西植物，22(2)：174-176.］

ZHANG CY，ZHANG J，HUANG JH，et al.，2018. Inoculation effects of ericoid mycorrhizal fungi on container-grown *Rhododendron*［J］. Chin J Trop Crops，39(12)：2363-2368.［张春英，张杰，黄军华，等，2018. 菌根真菌接种对盆栽杜鹃花生长的影响［J］. 热带作物学报，39(12)：2363-2368.］

ZHANG NN，2018. Influences of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) inoculation on drought resistance mechanism of the potted citrus plantlets［D］. Chongqing：Southwest University.［张妮娜，2018. 接种丛枝菌根真菌(AMF)对盆栽柑橘幼苗抗旱性的影响［D］. 重庆：西南大学.］

ZHENG Y，CHEN QX，2019. Evaluation of drought resistance of six *Rhododendron* varieties［J］. Jiangsu Agric Sci，47(20)：163-167.［郑颖，陈清西，2019. 6 个杜鹃品种的抗旱性评价［J］. 江苏农业科学，47(20)：163-167.］

ZHANG YJ，KUHNS L，LYNCH JP，et al.，2002. Buffered phosphorus fertilizer improves growth and drought tolerance of woody landscape plants［J］. J Environ Hortic，20(4)：214-219.

ZHANG ZF，ZHANG JC，HUANG YQ，et al.，2013. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plant drought tolerance：Research progress［J］. Chin J Ecol，32(6)：1607-1612.［张中峰，张金池，黄玉清，等，2013. 丛枝菌根真菌对植物耐旱性的影响研究进展［J］. 生态学杂志，32(6)：1607-1612.］

ZHOU M，2014. Effects of exogenous Ca^{2+} on physiological characteristics of *Rhododendron delavayi* seed germination under drought stress［J］. Beijing Agric，(21)：11-12.［周敏，2014. 干旱胁迫下外源钙对马缨杜鹃种子萌发生理特性的影响［J］. 北京农业，(21)：11-12.］

ZHOU XF，CHEN SL，WU H，et al.，2017. Biochemical and proteomics analyses of antioxidant enzymes reveal the potential stress tolerance in *Rhododendron chrysanthum* Pall［J］. Biol Direct，12(1)：1-9.

ZHOU Y，FANG LC，TONG J，et al.，2018. Effect of drought stress on leaf epidermal anatomical structure of *Rhododendron*［J］. Hubei Agric Sci，57(14)：67-72.［周媛，方林川，童俊，等，2018. 干旱胁迫对杜鹃叶片表皮解剖结构的影响［J］. 湖北农业科学，57(14)：67-72.］

（责任编辑　蒋巧媛）