

文章编号: 1000-5692(2005)02-0161-05

土壤干旱胁迫下刺槐无性系生长和渗透调节能力

曹帮华¹, 张明如¹, 翟明普¹, 毛培利²

(1. 北京林业大学 资源与环境学院, 北京 100083; 2. 中国林业科学研究院 林业研究所, 北京 100091)

摘要: 研究了 4 个刺槐 *Robina pseudoacacia* 无性系在土壤干旱胁迫条件下的生长和渗透调节能力的变化。结果表明: 持续干旱胁迫明显抑制了刺槐无性系的生长, 可溶性糖和脯氨酸质量分数增加, 叶片水势降低, 同时细胞膜透性和丙二醛质量摩尔浓度增加。对 4 个刺槐无性系渗透调节能力进行比较, 发现无性系间存在差异, L_1 和 L_{78} 渗透调节能力较强, W_1 和 L_{59} 较差, 渗透调节能力的高低与刺槐无性系生长、细胞膜损伤没有必然的关系。图 5 表 3 参 20

关键词: 植物生理学; 刺槐; 无性系; 干旱胁迫; 生长; 渗透调节能力
中图分类号: S718.43 文献标识码: A

渗透调节和维持膨压能力是植物在低水势状态下抗干旱的一种重要方式。水分胁迫下, 植物细胞中主动积累溶质, 降低渗透势, 从外界水势降低的介质中继续吸水, 保持一定的膨压, 维持较正常的代谢活动, 称为渗透调节。大量证据表明, 干旱诱导的植物生长受抑是干旱胁迫所产生的最明显的生理效应, 膨压对细胞生长具有关键性作用, 而渗透调节的最重要生理功能就是全部或部分维持膨压^[1,2], 从而有利于其他生理过程的进行。因此, 植物体内所具有的保护体系、渗透调节功能及其他一些机制是某些抗旱植物在长期进化过程中所演化出的适应干旱的机制和策略, 是其能够忍耐长期干旱胁迫的重要物质基础。本文以 4 个刺槐 *Robina pseudoacacia* 无性系为试验材料, 从无性系水平对干旱胁迫下刺槐生长和渗透调节能力进行了研究。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试 4 个刺槐无性系为皖 1 号 (W_1)、鲁 1 号 (L_1)、鲁 59 号 (L_{59}) 和鲁 78 号 (L_{78})。选用当年生的根段扦插苗进行盆栽试验。2003 年 3 月初在温室下进行插根育苗, 5 月中旬选择生长一致的苗木上盆, 8 月初盆栽苗木生长稳定后进行干旱胁迫试验。

1.2 干旱胁迫试验

试验苗木在干旱处理前先充分浇水 3 d, 然后让其自然干旱。自停止浇水后的第 1 天起测定各项生理生化指标。叶水势每隔 6 d 测定 1 次, 苗高、土壤容积含水量、相对电导率、可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸、丙二醛每隔 2 d 测定 1 次。试样均取成熟叶片, 混合取样, 3 次重复。

收稿日期: 2004-08-20; 修回日期: 2004-11-16
基金项目: 国家科技部成果转化项目(02EFN216700794); 北京市重大科技攻关项目(H020720110190)
作者简介: 曹帮华, 副教授, 博士研究生, 现在山东农业大学工作, 从事树木抗逆生理研究。Email: caobh@bifu.edu.cn
©1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

1.3 指标测定方法

用时域反射仪 TDR (Trime Domain Reflectometry, TRIME-FM Germany) 连接 P3 型表层土壤水分探针于各测定日 6: 00 测定土壤容积含水量。叶水势用兰州大学产 ZIZ-5 型压力室测定。相对电导率参照龚富生、张嘉宝编的《植物生理学实验》, 以 Hi-933300 型电导仪测定^[3]。可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸、丙二醛的活性测定方法均参照李合生主编的《植物生理生化实验原理和技术》^[4]。

2 结果与分析

表 1 持续干旱下各无性系土壤含水量的变化

Table 1 The variation of soil water content under drought stress

2.1 干旱胁迫下土壤含水量的变化

由表 1 看出, 土壤含水量随着干旱时间的增加, 1~6 d 迅速下降, 干旱后期下降速度逐渐减缓。4 个无性系中, W₁ 的下降最慢, 而 L₁, L₅₉ 和 L₇₈ 变化基本接近。

干旱时间/d	各无性系土壤含水量/%			
	L ₁	L ₅₉	L ₇₈	W ₁
0	32.30	34.52	32.42	34.30
3	18.75	20.17	18.27	21.47
6	12.00	12.98	11.98	17.05
9	8.60	9.78	9.78	11.87
12	7.20	7.48	7.18	8.60

无性系间土壤含水量差异是由土壤蒸发和苗木蒸腾共同作用的结果。在土壤蒸发基本一致的前提下, 土壤含水量变化基本反应了无性系之间耗水的差异。

2.2 土壤干旱胁迫对无性系苗高的影响

生长是代谢过程在形态上的综合表现。由表 2 看出, 干旱胁迫抑制了刺槐无性系苗高的生长, 使生长速率下降甚至停止生长。

表 2 持续干旱下苗高生长的变化

Table 2 The variation of seedling height under drought stress

干旱 时间/d	L ₁		L ₅₉		L ₇₈		W ₁	
	高生长/ cm	高生长速率/ (cm·d ⁻¹)	高生长/ cm	高生长速率/ (cm·d ⁻¹)	高生长/ cm	高生长速率/ (cm·d ⁻¹)	高生长/ cm	高生长速率/ (cm·d ⁻¹)
0	102.5	—	103.9	—	100.9	—	87.3	—
3	105.5	1.00	106.7	0.92	104.8	1.30	91.5	1.42
6	107.5	0.67	107.5	0.28	104.8	0.00	93.5	0.67
9	108.2	0.23	108.7	0.39	106.5	0.56	94.8	0.44
12	108.3	0.05	109.7	0.33	107.3	0.27	96.6	0.59

在胁迫初期苗木生长较快, 随着干旱胁迫的加剧, 生长急剧降低并有明显的波动, 说明刺槐无性系有一个生理剧变的过程。对于不同的无性系, 干旱胁迫下苗高生长速率存在着差异: W₁ 在干旱胁迫后期仍还有较明显的生长, 生长速率为 0.59 cm·d⁻¹; L₅₉ 和 L₇₈ 还有少量生长, 生长速率分别是 0.33 和 0.27 cm·d⁻¹; L₁ 则基本停止了生长, 生长速率仅是 0.05 cm·d⁻¹。

2.3 土壤干旱胁迫对苗木叶水势的影响

叶水势可以准确反映叶片水分亏缺状况。由图 1 看出, 随着干旱胁迫的加剧, 刺槐无性系苗木叶水势不断下降。从胁迫开始到胁迫第 6 天, 无性系的叶水势下降不明显, 超过 6 d 叶水势迅速下降, 其中 L₁ 和 L₇₈ 下降迅速, 而 W₁ 和 L₅₉ 相对缓慢。

2.4 土壤干旱胁迫对苗木可溶性蛋白质质量分数的影响

由图 2 看出, 随着土壤干旱胁迫的加剧, 可溶性蛋白质质量分数呈明显的下降趋势 ($P < 0.05$)。W₁ 下降的最为迅速; L₁ 和 L₅₉ 变化接近, 也有较明显的下降; 而 L₇₈ 是缓慢持续的下降。可以看出, 干旱胁迫打破了植物体内的蛋白质代谢平衡, 植物对此做出生理调节, 加速了一些蛋白质的降解, 为

转移蛋白质和重新组装新的蛋白质提供原料^[5,9]。

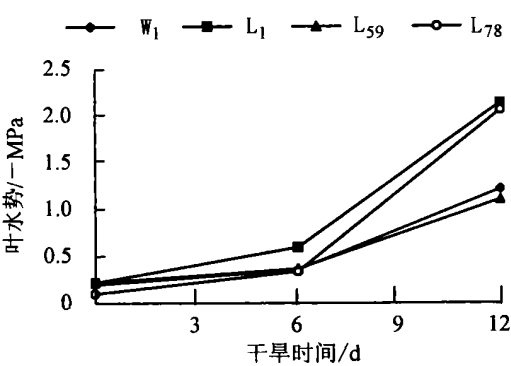


图 1 干旱胁迫下叶水势的变化

Figure 1 The variation of leaf water potential under drought stress

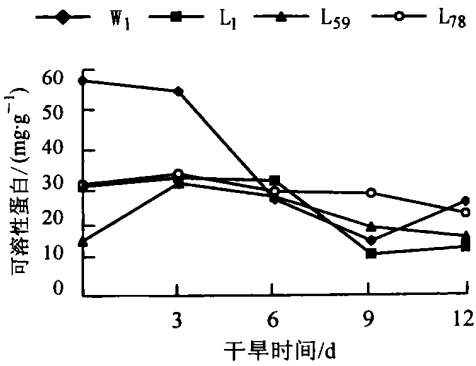


图 2 干旱胁迫下可溶性蛋白的变化

Figure 2 The variation of soluble protein content under drought stress

2 5 土壤干旱胁迫对苗木叶片脯氨酸质量分数的影响

由图 3 看出，在干旱胁迫初期，脯氨酸质量分数变化不大，但从干旱胁迫第 6 天开始，脯氨酸迅速增加，是胁迫初脯氨酸增加的临界点^[7]，但无性系之间没有显著差异 ($P>0.05$)，基本趋势一致。无性系苗木间以 L78 增加最多，其次是 L1，再次是 L59，最后是 W1。

干旱胁迫下，植物体内脯氨酸的含量往往显著增加。许多研究都建立了脯氨酸与抗逆性的关系模型，他们认为可以用脯氨酸的含量变化反应植物的抗逆性^[8]，而另一些人则认为脯氨酸的含量与抗逆性没有关系，是受害的一种表现^[9]。

2 6 土壤干旱胁迫对苗木可溶性糖质量分数的影响

植物体内的碳素营养状况常以糖含量作为重要指标。由图 4 看出，在干旱胁迫下，不同无性系可溶性糖质量分数变化规律不同。W1 的可溶性糖质量分数前 3 天迅速下降，以后维持基本不变，其他 3 个无性系都是先下降，胁迫后期持续上升。研究表明，干旱胁迫初期植物的光合产物运输受阻，往往使得可溶性糖含量很高^[10]，但又会随着呼吸速率的增加而降低。至于干旱胁迫后期的可溶性糖增加，可能与刺槐无性系为适应干旱胁迫，提高呼吸速率，加速分解累积的糖分^[11, 12]，降低细胞液的渗透势有关。

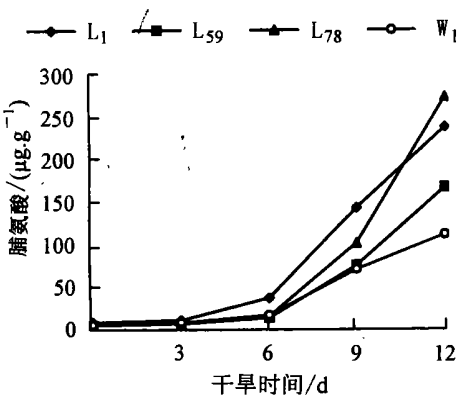


图 3 干旱胁迫下脯氨酸的变化

Figure 3 The variation of proline content under drought stress

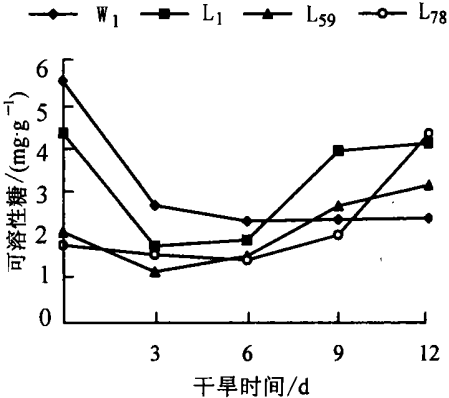


图 4 干旱胁迫下可溶性糖的变化

Figure 4 The variation of soluble sucrose content under drought stress

2 7 干旱胁迫对刺槐无性系细胞膜透性的影响

叶片电解质的外渗量反映了植物细胞的受害程度。由表 3 看出,随着土壤水分的减少,叶片的相对电导率先是略有降低,到干旱胁迫第 9 天,相对电导率急剧增加,其中 L_{78} 和 W_1 增加幅度最大,其次是 L_1 , 增加最小的是 L_{59} 。对于叶片相对电导率的降低,可能是由于刺槐具有较强维持细胞膜不受破坏的能力。而电导率的迅速增加,可能是细胞膜受害开始的表现。

2 8 干旱处理过程中不同无性系苗木丙二醛质量摩尔浓度的差异

丙二醛是膜脂氧化的主要产物之一,其积累是活性氧毒害作用的表现。图 5 显示,丙二醛质量摩尔浓度在干旱胁迫开始到第 6 天变化不大,但随着胁迫的进一步增强,丙二醛迅速增加,在胁迫第 9 天达到最大值,然后下降。从整体上看, W_1 的丙二醛质量摩尔浓度最高,依次为 L_1 , L_{59} 和 L_{78} 。对于丙二醛后期的下降,可能是刺槐无性系对干旱胁迫适应后抵抗能力提高的表现^[13]。

3 讨论

持续干旱条件下树木的抗旱能力主要表现在耐旱生产力和原生质忍耐脱水方面^[14]。生长是代谢过程在形态上的综合表现。水分胁迫与植物生长有着密切的关系,轻微的水分胁迫就会明显地抑制生长,刺槐无性系也不例外。各无性系在胁迫第 3 天还保持较高的生长速率,但胁迫到第 6 天生长速率就已经明显下降,这与杨树的研究结果一致^[15 16]。植物组织的生长取决于细胞数量的增加和体积的增大。一般来说,细胞扩展过程比细胞分裂过程对水分胁迫更为敏感,缺水对植物生长的影响主要是细胞体积变小,总细胞数量往往变化不大^[16]。但也有相反的报道,认为水分胁迫对植物生长主要是由于细胞分裂能力下降^[18]。

渗透调节对单个细胞来讲,主要生理作用是完全或部分地维持细胞膨压^[1, 2],从而有利于其他生理生化过程的进行。植物主要通过脯氨酸、甜菜碱等亲和性溶质的积累来实现其渗透调节^[19]。这些渗透调节物质的产生不仅仅降低了细胞的水势,改善了叶片的水分状况,更重要的是它们还具有一系列的保护作用,如脯氨酸在保持膜结构的完整性方面具有重要作用,它与蛋白质相互作用,可增加蛋白质的可溶性和减少可溶性蛋白的沉淀,增强蛋白质和蛋白质间的水合作用^[19]。研究发现,干旱胁迫下刺槐无性系生成了大量的脯氨酸和可溶性糖,降低了刺槐无性系的叶水势,叶片水分状况得到改善。干旱胁迫过程中,丙二醛在第 3 天才开始增加,丙二醛和膜透性在第 9 天才急剧增加,与这些渗透调节物质的保护作用是分不开的。研究还发现,严重干旱胁迫下,刺槐无性系可溶性糖含量会迅速增加,这也是渗透调节的重要形式,糖作为一类重要的脱水保护剂对保护细胞具有重要作用已得到证实^[20]。干旱胁迫下无性系之间的渗透调节能力的研究结果表明, L_{78} 和 L_1 具有较强的渗透调节能力, W_1 和 L_{59} 相对较差。但同时 L_{78} 和 L_1 的细胞膜透性也比较大。这说明叶片水分状况的改善并不能减小细胞膜受害程度,是两个相对独立的过程。

表 3 持续干旱下刺槐无性系叶片电导率的变化

Table 3 The variation of electrolyte efflux rate under drought stress

干旱天数/d	各无性系叶片电导率/%			
	L_1	L_{59}	L_{78}	W_1
0	9.21	9.86	9.88	11.13
3	8.14	8.55	8.41	10.51
6	7.11	7.36	7.68	9.31
9	8.58	6.73	9.24	7.41
12	20.35	10.84	26.12	25.41

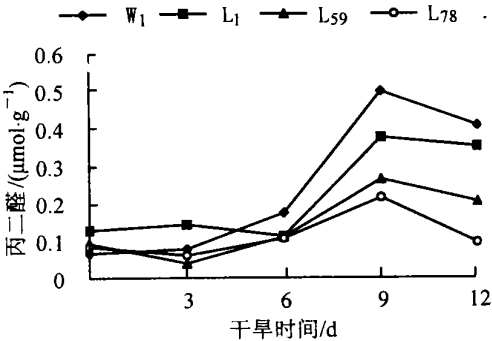


图 5 干旱胁迫下丙二醛的变化

Figure 5 The variation of MDA content under drought stress

参考文献:

- [1] Cutler J M. Influence of water deficits and osmotic adjustment on leaf elongation in rice [J]. *Crop Sci.* 1980, **20**: 314—318.
- [2] Tuner N C. Concurrent comparisons of stomatal behaviour, water status, and evaporation of maize in soil at high or low water potential [J]. *Plant Physiol.* 1975, **55**: 932—936.
- [3] 龚富生, 张嘉宝. 植物生理学实验[M]. 北京: 气象出版社, 1995.
- [4] 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.
- [5] 曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 等. 植物生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1983.
- [6] 王镜岩, 朱圣庚, 徐长法. 生物化学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [7] 宋廷茂, 张建国, 赵朝中, 等. 兴安落叶松和樟子松苗木水分关系的研究(IV) 水分胁迫对苗木叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响[J]. 北京林业大学学报, 1993, **15** (增刊1): 47—53.
- [8] Hanson A D. Interpreting the metabolic responses of plants to water stress [J]. *Tree Physiol.* 1980, **15**: 16—51.
- [9] 李昆, 曾觉民, 赵虹. 金沙江干热河谷造林树种游离脯氨酸含量与抗旱性关系[J]. 林业科学研究, 1999, **12** (1): 103—107.
- [10] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1983.
- [11] 程智慧, 孟焕文, Julie D, 等. 水分胁迫对番茄幼苗转化酶表达及糖代谢的影响[J]. 园艺学报, 2002, **29** (3): 278—279.
- [12] 陈立松, 刘星辉. 水分胁迫对荔枝叶片糖代谢的影响及其与抗旱性的关系[J]. 热带作物学报, 1999, **20** (2): 31—36.
- [13] 姚允聪, 曲泽洲, 李树仁. 不同浇水处理过程中柿幼树 SOD、CAT 和脂质过氧化作用的变化[J]. 北京农学院学报, 1994, **9** (1): 22—27.
- [14] 谢寅峰, 沈惠娟. 水分胁迫下 3 种针叶树幼苗抗旱性与硝酸还原酶和超氧化物歧化酶活性的关系[J]. 浙江林学院学报, 2000, **17** (1): 24—27.
- [15] 杨敏生, 秦安臣. 白杨双交无性系抗旱性鉴定研究[J]. 河北农业大学学报, 1997, **20** (1): 17—23.
- [16] 杨敏生, 裴宝华, 朱之梯. 水分胁迫下白杨派双交无性系主要生理过程研究[J]. 生态学报, 1999, **19** (3): 312—317.
- [17] Hsiao T C. Plant responses to water stress [J]. *Ann Rev Plant Physiol.* 1973, **24**: 519—570.
- [18] Metcalfe J C, Quigley M B C. Leaf growth of Eucalyptus seedlings under water deficit [J]. *Tree Physiol.* 1990, **6** (2): 221—227.
- [19] Bray E A. Molecular responses to water deficit [J]. *Plant Physiol.* 1993, **103**: 1035—1040.
- [20] Ingram J, Bartels D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol.* 1996, **47**: 377—403.

Growth and osmotic adjustment of *Robinia pseudoacacia* clones under drought stress

CAO Bang-hua¹, ZHANG Ming-ru¹, ZHAI Ming-pu¹, MAO Pei-li²

(1. School of Resources and Environment, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: The growth and osmotic adjustment ability of four black locust clones were studied. The results showed that drought stress inhibited the growth of *Robinia pseudoacacia* clones, increased their soluble sugar as well as membrane permeability and content of proline, and decreased their water potential. Research found that *R. pseudoacacia* had strong ability to automatically adapt to drought stress, but the four clones had different pattern of adaptation. W₁ and L₁ protected cell membrane stability by increasing their activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and peroxidase (POD), but L₅₉ and L₇₈ did so by improving their activities of SOD and CAT. W₁ and L₁ were more sensitive to drought stress than L₅₉ and L₇₈. The osmotic adjustment ability of black locust clones was almost irrelative to its growth and injury of cell membrane. [Ch, 5 fig. 3 tab. 20 ref.]

Key words: phytophysiology; *Robinia pseudoacacia*; clones; drought stress; growth; osmotic adjustment ability