

黑莓叶片对水分处理的生理反应

任冰如 李维林 吴文龙 孙 视 阎连飞

(江苏省植物研究所, 南京 210014)
中国科学院

摘要: 黑莓(*Rubus* spp.) 赫尔(Hull)品种扦插苗在土壤相对含水量分别为 85% 以上、70%~80%、50%~60%、45%~50% 和 30%~35% 的条件下处理 20 d, 以土壤相对含水量 70%~80% 的处理为对照, 测定其叶片单个复叶的鲜重、单位叶面积鲜重、叶片相对含水量、叶绿素含量及可溶性蛋白质含量的变化。结果表明, 当土壤相对含水量达 85% 以上时, 所测各项指标与对照相比均无显著差异, 黑莓生长良好, 说明黑莓是一种喜湿植物。随着土壤含水量的下降, 单个复叶的鲜重极显著下降; 叶片相对含水量在土壤相对含水量为 45%~50% 时显著下降, 在土壤相对含水量为 30%~35% 时极显著下降并达到受轻度胁迫的水平; 而单位叶面积鲜重、叶绿素含量及可溶性蛋白质含量都比对照有不同程度的增加。

关键词: 黑莓; 土壤; 相对含水量; 水分胁迫; 叶绿素; 蛋白质

中图分类号: S663.2; Q945.17 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2000)02-0018-04

Physiological reactions of blackberry leaves to water treatments REN Bing-ru, LI Wei-lin, WU Wen-long, SUN Shi, LU Lian-fei (Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014), *J. Plant Resour. & Environ.* 2000, 9(2): 18~21

Abstract: The fresh weight of leaf (a compound leaf), fresh weight per unit area, relative water content, chlorophyll content and soluble protein content were determined in leaves of blackberry grown in different soil relative water contents of >85%, 70%~80%, 50%~60%, 45%~50% and 30%~35% for 20 days respectively, in which the treatment of 70%~80% was the check experiment. The results showed that when the soil relative water content is >85%, there were no remarkable differences of all items compared with the check, the plant grew fine, so it can be considered as a water-loving character. As the soil water decreased, the fresh weight of leaf decreased remarkably, the relative water content decreased too, but until the soil relative water content decreased to 30%~35%, the blackberry was not under mild stress. The fresh weight per unit leaf area, chlorophyll content and soluble protein content all increased in different extent.

Key words: blackberry; soil; relative water content; water stress; chlorophyll; protein

黑莓(blackberry)是小果类果树, 江苏省·中国科学院植物研究所 1986 年首次从美国引进, 由于其营养丰富、风味醇美、色泽艳丽, 适宜于加工成饮料、酒类及其他各种食品, 深受群众欢迎, 目前在江苏部分地区种植, 取得了很好的经济效益。但在生产中发现, 江苏省 6~8 月降雨量过多, 黑莓常因田间排水不畅而死苗; 而在干旱地区, 黑莓却能够正常开花结果, 那么黑莓是否确实是一种耐旱而不耐湿的植物, 这一问题值得进一步研究。为了解黑莓对土壤含水量的适应范围, 以利推广种植, 以优良品种赫尔(Hull)为材料进行了盆栽试验。

1 材料与方 法

1.1 材料和处理

黑莓(*Rubus* spp.) 赫尔品种, 经扦插生根后, 选择大小、长势较一致的植株, 于 3 月中旬在防雨棚内

收稿日期: 1999-12-27

基金项目: 江苏省青年基金资助项目

作者简介: 任冰如, 女, 1964 年生, 江苏宜兴人, 硕士, 助理研究员, 主要从事植物生理生化研究。

进行盆栽,每盆装入过筛的土壤 5 kg,经测定,该土壤的田间持水量为 36.3%。5月4日将成活后的盆栽苗随机分为5组,每组设7~8个重复,生育期全程控水,使各处理的土壤含水量维持在较稳定的水平。各处理的土壤含水量以相对含水量即土壤含水量占田间持水量的百分数表示,分别为:处理1,85%以上;处理2,70%~80%;处理3,50%~60%;处理4,45%~50%;处理5,30%~35%,以处理2为对照。在5月26日~6月14日进行各项测试,所取叶片均为枝条上倒数第3或第4叶。

1.2 测定方法

1.2.1 单位面积叶片鲜重 用取孔器钻取一定面积的叶圆片,立即称取重量,计算得出。

1.2.2 叶片相对含水量(RWC) 按照华东师范大学植物生理教研组的方法进行^[1]。

1.2.3 叶绿素含量 参照朱广廉等的方法进行^[2],计算叶绿素(a+b)的含量。

1.2.4 叶片可溶性蛋白质含量 可溶性蛋白质的提取参照朱广廉等的方法^[2],用0.05mol/L, pH7.0的磷酸缓冲液(含0.1%巯基乙醇)提取,按Bradford的方法^[3]用考马斯亮蓝G-200测定,以牛血清白蛋白作标准曲线。热稳定蛋白和热不稳定蛋白的测定按曾韶西等的方法^[4]。

1.2.5 数据分析 参照文献^[5],用新复极差(SSR)法测验各处理之间的差异显著性。

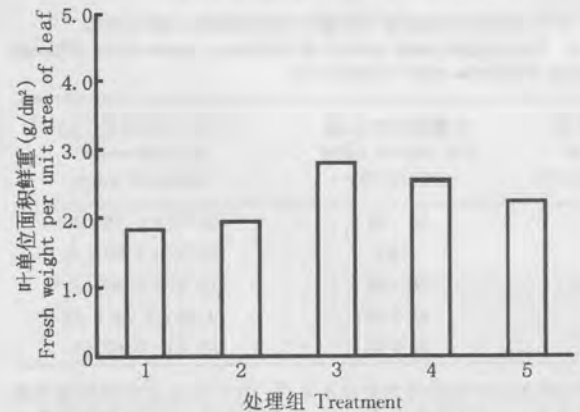
2 结果与分析

2.1 不同土壤相对含水量对叶片鲜重的影响

2.1.1 单位面积鲜重 土壤相对含水量对黑莓叶片鲜重的影响见图1。由图1可见,土壤相对含水量较高的处理1与处理2(对照)相比,单位面积鲜重差异不大,而随着土壤相对含水量的下降,单位面积鲜重增加,在处理3处形成一峰值后又逐渐下降,但处理4和处理5的单位面积鲜重仍高于对照值。

2.1.2 单个复叶的鲜重 单个复叶鲜重的变化见表1,可以看出处理2的鲜重最大,其次为处理1,但SSR法测验表明,处理1与处理2之间无显著差异,以后随着土壤相对含水量的下降,单个复叶鲜重减小,处理3与处理1、2之间存在极显著差异,处理4、5与处理3之间又存在极显著差异。根据表1与图

1的数据计算黑莓单个复叶的叶面积,从处理1至处理5各处理组的单个复叶叶面积分别为1.36, 1.27, 0.75, 0.53, 0.48 dm²。显而易见,黑莓单个复叶的叶面积也随土壤相对含水量的下降而减少。



土壤相对含水量(%) soil relative water content (%)—1: >85%; 2: 70%~80%; 3: 50%~60%; 4: 45%~50%; 5: 30%~35%

图1 不同土壤相对含水量下黑莓单位叶面积鲜重的变化
Fig. 1 Changes of fresh weight per unit area of blackberry leaves under different treatment of relative water content in soil

表1 不同土壤相对含水量处理下黑莓单个复叶的鲜重
Table 1 The fresh weight of single compound leaf of blackberry under different treatment of relative water content in soil

处理号 No. of treatment	土壤相对含水量 Soil relative water content (%)	叶鲜重 ¹⁾ Fresh weight of single compound leaf (g)
2(CK)	70~80	1.61 ± 0.22 a A
1	>85	1.52 ± 0.09 a A
3	50~60	0.96 ± 0.19 b B
4	45~50	0.66 ± 0.08 c C
5	30~35	0.59 ± 0.06 c C

¹⁾有相同标记字母的值为差异不显著,有不同标记字母的值为差异显著。大写字母表示 $P=0.01$ 显著水平,小写字母表示 $P=0.05$ 水平。Values followed by the same capital or lower-case letters within a column are not significantly different; values followed by the different letters indicate significant difference at $P=0.01$ (capital letters) or $P=0.05$ (lower-case letters).

由单个复叶的鲜重和面积的变化可见,黑莓叶片的生长量对土壤相对含水量变化的反应是相当敏感的。

2.2 不同土壤相对含水量对黑莓叶片相对含水量(RWC)的影响

不同土壤相对含水量下黑莓叶片的相对含水量见表2。经SSR法测验,处理1、2、3之间无显著差异,处理4的叶片相对含水量(RWC)显著低于处理1、2、3,处理5的RWC显著低于处理4,而极显著低于处理1、2和3。根据Hsiao^[6]划分,RWC下降量大

于20%时属于重度胁迫,下降量为10%~20%属于中度胁迫,下降量为8%~10%属于轻度胁迫,可见所有处理中,只有土壤相对含水量为30%~35%时,黑莓受到了轻度胁迫。

表2 不同土壤相对含水量下黑莓叶片的相对含水量(RWC)
Table 2 The relative water content of blackberry leaves under different treatment of relative water content soil

处理号 No. of treatment	土壤相对含水量 Soil relative water content(%)	叶片相对含水量(%) ¹⁾ Relative water content of leaves
3	50~60	80.22±1.18 a A
1	>85	79.52±2.80 a A
2(CK)	70~80	78.82±0.30 a A
4	45~50	74.63±0.80 b AB
5	30~35	69.64±0.07 c B

¹⁾有相同标记字母的值为差异不显著,有不同标记字母的值为差异显著。大写字母表示 $P = 0.01$ 显著水平,小写字母表示 $P = 0.05$ 水平。Values followed by the same capital or lower-case letters within a column are not significantly different; values followed by the different letters indicate significant difference at $P = 0.01$ (capital letters) or $P = 0.05$ (lower-case letters).

2.3 不同土壤相对含水量对黑莓叶片叶绿素含量的影响

在不同土壤相对含水量的条件下,黑莓叶片的叶绿素含量变化见表3。以叶片鲜重为单位计算含量时,处理1、3和处理2无显著差异,处理4和5显著高于处理2;但以叶面积为单位计算,各处理组间叶绿素含量均无显著差异。

表3 不同土壤相对含水量下黑莓叶片的叶绿素(a+b)含量
Table 3 The chlorophyll(a+b) content in blackberry leaves under different treatment of relative water content in soil

处理号 No. of treatment	土壤相对含水量 Soil relative water content(%)	叶绿素(a+b) Chlorophyll(a+b) ¹⁾	
		鲜重(mg/g) Fresh weight	mg/dm ²
5	30~35	4.22±0.02 a	5.21±0.22
4	45~50	4.17±0.11 a	5.07±0.06
1	>85	3.40±0.21 ab	4.25±0.67
3	50~60	3.33±0.62 ab	4.24±1.13
2(CK)	70~80	3.18±0.35 b	3.74±0.09

¹⁾有一个相同标记字母的值为差异不显著,有不同标记字母的值为差异显著。小写字母表示 $P = 0.05$ 水平。Values followed by the same letters within a column are not significantly different; values followed by the different lower-case letters indicate significant difference at $P = 0.05$.

2.4 叶片中可溶性蛋白质含量的变化

由表4可见,土壤相对含水量的下降引起了黑莓叶片可溶性蛋白质含量的增加,其中总的可溶性蛋白质含量,处理5显著高于其他处理,热稳定性蛋

白质含量也是处理5显著高于其他处理,处理1、2、3之间差异很小,而处理4较高,热不稳定性蛋白质含量虽然也随土壤相对含水量的下降而增加,但各处理间差异不显著。

根据表2和表4,分别计算总可溶性蛋白质(y_1)、热稳定性蛋白质(y_2)和热不稳定性蛋白质(y_3)与叶片RWC(x)的相关性,分别得线性相关方程为: $y_1 = 6.1717 - 0.0650x$ ($r_1 = -0.9485^*$); $y_2 = 4.7635 - 0.0520x$ ($r_2 = -0.9358^*$); $y_3 = 1.4083 - 0.0131x$ ($r_3 = -0.8677$), ($*P = 0.05$)。相关分析结果表明总可溶性蛋白质和热稳定性蛋白质与叶片相对含水量呈显著负相关,结合表2和表4可见,与对照相比,黑莓叶片相对含水量无显著差异时,热稳定性蛋白质含量差异很小;叶片相对含水量显著降低时,热稳定性蛋白质含量增加;而相对含水量极显著下降达到轻度胁迫水平时,热稳定性蛋白含量是对照的近2倍。在缺水的条件下总可溶性蛋白质含量的增加主要是由热稳定性蛋白质的增加引起的。

表4 不同土壤相对含水量下黑莓叶片的可溶性蛋白质含量
Table 4 The soluble protein content in blackberry leaves under different treatment of relative water content in soil

处理号 No. of treatment	土壤相对含水量 Soil relative water content (%)	总可溶性 蛋白质 ¹⁾ Total soluble protein (mg/dm ²)	热稳定 蛋白质 ¹⁾ Heat-stable protein (mg/dm ²)	热不稳定 蛋白质 (mg/dm ²)
5	30~50	1.72±0.32 a	1.22±0.31 a	0.50±0.07
4	45~50	1.18±0.18 ab	0.74±0.01 b	0.44±0.19
3	50~60	1.06±0.04 b	0.65±0.06 b	0.41±0.02
2(CK)	70~80	1.02±0.06 b	0.66±0.07 b	0.36±0.01
1	>85	0.98±0.21 b	0.65±0.06 b	0.33±0.14

¹⁾有一个相同标记字母的值为差异不显著,有不同标记字母的值为差异显著。小写字母表示 $P = 0.05$ 水平。Values followed by the same letters within a column are not significantly different; values followed by the different lower-case letters indicate significant difference at $P = 0.05$.

3 讨论

本试验结果表明,在土壤相对含水量大于85%的条件下处理20d以上,所测黑莓叶片各项指标与对照相比均无显著差异,说明黑莓在此条件下能够良好生长。仇建德^[7]对大麦种质资源进行耐湿性鉴定,土壤水分控制标准为田间最大持水量的85%以上。将这一控制标准用于黑莓Hull品种,说明该品

种具有较强的耐湿性。但在试验过程中发现,土壤水分过多,淹没至地面,造成地面积水,这种状态保持2周后,黑莓心叶发红、枯萎,展开叶卷曲,叶色发暗,基部叶片则提前枯萎,最后整株死亡。由此可见,黑莓虽然具有很强的耐湿性,但耐渍性较差,和绝大多数高等植物一样,不能耐受长期缺氧的环境。田间栽培过程中若遇土壤积水,应及时排水,并注意保持土壤通气性,防止渍害发生。

黑莓不但有较强的耐湿性,还具有较强的耐旱性。试验结果表明,在所有处理中,根据 Hsiao^[6]的划分,只有处理5(土壤相对含水量为30%~35%)的叶片相对含水量指标下降到受轻度胁迫的水平,处理4(土壤相对含水量为45%~50%)的叶片相对含水量虽显著低于对照,但未达到受胁迫的水平,并在各处理组中均未见叶片发生萎蔫或卷曲现象。

随着土壤相对含水量的下降,虽然只有处理5受到了轻度胁迫,但从叶片生长量来看,各处理之间差异较大。以单个复叶的鲜重为指标,处理3与处理2相比有极显著的下降,处理4、5与处理3相比又有极显著下降,同时,黑莓单个复叶的叶面积也随土壤含水量的下降而减少。由此可见,黑莓虽然在严重缺水的土壤上能够生存,但缺水明显抑制了黑莓的生长,黑莓是一喜湿植物,栽培过程中应供给较充足的水分以促进生长。

黑莓叶片中叶绿素的含量,以每克鲜重为单位计算,处理4和5显著高于处理1、2和3,这一趋势与叶片相对含水量的变化趋势相反。但以叶面积为单位计算,各处理间无显著差异。由于叶片鲜重是一较不稳定的指标,受叶片含水量的影响较大,而叶面积相对稳定,同时,众所周知,缺水时细胞的增大受到抑制而细胞分裂仍可进行,单位叶面积内细胞数量增加,因此,在缺水条件下,黑莓叶片叶绿素含量并无真正意义上的增加。

关于黑莓叶片可溶性蛋白质含量的变化,值得注意的是,在非缺水条件下,热稳定性蛋白质含量相当稳定,而在缺水时明显增加,在受干旱胁迫水平的情况下成倍增加。这一结果与陈立松^[8]在荔枝上的研究结果相反,也与曾韶西等^[4]对水稻幼苗进行不同胁迫处理后得出的结果相反,但有些植物在逆境条件下会产生逆境蛋白,如苜蓿中盐蛋白的诱导产生^[9],黑莓可能也是在干旱逆境下产生了较多的逆境蛋白,而这种逆境蛋白主要存在于可溶性蛋白质的热稳定性部分。至于这种蛋白质的组成、结构和功能如何,还有待进一步研究。

参考文献

- [1] 华东师范大学生物系植物生理教研室. 植物生理学实验指导[M]. 北京:人民教育出版社, 1980. 2~3.
- [2] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 植物生理学实验[M]. 北京:北京大学出版社, 1990. 51~54.
- [3] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Anal Biochem*, 1976, 72: 248~254.
- [4] 曾韶西, 王以柔, 李美如. 不同胁迫预处理提高水稻幼苗抗寒性期间蛋白质的变化[J]. *植物学报*, 1997, 39(2):130~136.
- [5] 南京农业大学. 田间试验和统计方法, 第二版[M]. 北京:农业出版社, 1998. 96~100.
- [6] Hsiao T C. Plant responses to water stress[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1973, 24: 519~570.
- [7] 仇建德. 4572份大麦种质资源耐湿性鉴定[J]. *上海农业学报*, 1991, 7(4): 27~32.
- [8] 陈立松, 刘星辉. 水分胁迫对荔枝叶片氮和核酸代谢的影响及其与抗旱性的关系[J]. *植物生理学报*, 1999, 25(1):49~56.
- [9] 贺志理, 王洪春. 盐胁迫下苜蓿中盐蛋白的诱导产生[J]. *植物生理学报*, 1991, 17(1):71~79.
- [10] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 II 植物对干旱的反应和适应性[J]. *植物生理学通讯*, 1983, (4): 1~7.

(责任编辑:惠 红)