

黄连木对干旱胁迫的生理响应

李在军¹, 冷平生^{2,①}, 丛者福¹

(1. 新疆农业大学林学院, 新疆 乌鲁木齐 830052; 2. 北京农学院, 北京 102206)

摘要: 研究了自然干旱条件下黄连木(*Pistacia chinensis* Bunge)的生理变化。结果表明,随土壤含水量的减少,叶绿素 b 含量、光合速率、叶片相对含水量与叶水势均下降;叶绿素 a 和可溶性糖含量、叶绿素 a 和 b 的比值及总叶绿素含量呈现上升的趋势;超氧化物歧化酶活性先升后降;丙二醛含量干旱胁迫前期升高,后期变化不明显;净光合速率、气孔导度和蒸腾速率随土壤含水量的减少逐步降低。气孔和可溶性糖含量都是影响黄连木光合速率的关键因子,干旱胁迫前 12 d 光合速率主要受气孔限制,之后为非气孔限制。干旱胁迫前期渗透调节物质以可溶性糖为主,干旱胁迫较重时脯氨酸含量急剧升高,与可溶性糖同时起渗透调节作用。

关键词: 黄连木; 干旱胁迫; 生理响应

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2006)03-0047-04

The physiological response of *Pistacia chinensis* Bunge to drought stress LI Zai-jun¹, LENG Ping-sheng^{2,①}, CONG Zhe-fu¹ (1. College of Forestry, Xinjiang Agricultural University, Urumiqi 830052, China; 2. Beijing Agricultural College, Beijing 102206, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2006, 15(3): 47-50

Abstract: The physiological change of *Pistacia chinensis* Bunge under drought stress was studied. The results showed that with the decrease of soil water content, Chlb content, photosynthesis rate, leaf relative water content and water potential declined; contents of Chla and Chl, soluble sugar content and ratio of Chla/Chlb increased; activity of SOD increased firstly then decreased; MDA content changed a little after a period of increase. Net photosynthetic rate, stomatic conductance and transpiration rate reduced gradually. Stomatic and soluble sugar content were the key elements to influence photosynthesis rate of *P. chinensis*, photosynthesis rate was influenced mainly by stomatic limitation early twelve days during drought stress, then by nonstomatic limitation. Soluble sugar was the main osmoregulatory material in early period of drought stress, proline content increased sharp under heavy drought stress, at the same time, both of proline and soluble sugar acted as osmoregulatory materials.

Key words: *Pistacia chinensis* Bunge; drought stress; physiology response

黄连木(*Pistacia chinensis* Bunge)与世界六大干果之一的阿月浑子(*Pistacia vera* L.)同为黄连木属(*Pistacia* L.)植物,具多种用途,是阿月浑子的主要砧木材料。以往对黄连木抗旱性的研究主要集中在人工模拟干旱条件下部分相关指标的日变化^[1]及不同培养基质下干旱胁迫数天相关生理指标的变化^[2]。笔者对连续自然干旱条件下黄连木的生理变化及其抗旱性进行了研究,以期对阿月浑子的引种栽培和抗性育种提供参考。

1 材料和方法

1.1 实验材料 with 处理

实验在北京农学院园林试验站内进行,室内测

定在北京市农业新技术试验室进行。黄连木种子采自甘肃,冬季沙藏,2005年3月中旬种子吐白后播种于营养钵(16 cm × 10 cm)中,营养土配比为 V(田园土):V(草炭):V(河沙):V(鸡粪) = 4:4:2:1,置于日光温室中,待苗长出后,常规水肥管理,到7月间苗,每个营养钵保留1株。8月15日选规格一致的实生苗浇透水后进行连续自然干旱胁迫处理,取5株作为对照,其余每3天测定1次土壤与植株含水量、水势和光合作用指标,同时采集植株中部叶片约

收稿日期: 2006-02-06

基金项目: 北京市科学技术委员会重大项目和市人才基金资助项目
作者简介: 李在军(1978-),男,新疆新源人,硕士,主要从事作物栽培生理的研究。

① 通讯作者 E-mail: lengpsh@tom.com

20 g 迅速放入液氮中,5 min 后放入 -80°C 冰箱保存,用于分析叶绿素、可溶性糖、脯氨酸和丙二醛(MDA)的含量以及超氧化物歧化酶(SOD)活性,每个处理 3 个重复。干旱胁迫 15 d 后,植株叶缘开始逐渐卷起,出现永久萎蔫,复水后症状消失。

1.2 测定方法

于上午 8:00 至 10:00 用 TDR300 水分速测仪选取体积含水量相对一致的苗 5~7 株,取倒数第 3~4 片充分扩展叶,用 LI-6400 便携式光合仪(设定光强为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)测定净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度等指标,然后用 Skye 植物水势仪测定叶水势,同时取营养钵中 3 cm 以下基质用烘干法测土壤含水量。可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定^[3];叶绿素含量采用分光光度计法测定^[3];丙二醛含量采用硫代巴比妥酸比色法测定^[3];脯氨酸含量采用磺基水杨酸法测定^[3];超氧化物歧化酶活性采用 NBT 显色法^[4]测定。

2 结果和分析

2.1 干旱胁迫对叶片含水量与叶水势的影响

干旱胁迫对黄连木叶片含水量和叶水势的影响见表 1。由表 1 可看出,随干旱胁迫的加剧,黄连木叶片相对含水量与叶水势也随之逐渐降低,至胁迫第 9 天,叶片含水量比对照低 15.52%;至第 15 天,供试的 70 株苗中有 60 株出现明显的叶片卷曲,即永久萎蔫,此时叶片相对含水量降到 59.83%,而同期叶水势从处理前的 -136.50 Pa 下降到第 15 天的 -249.90 Pa 。在干旱胁迫 15 d 后复水,1 d 后叶片含水量与叶水势恢复并接近正常水平,萎蔫症状消失。由表 1 还可以看出,叶片含水量、叶水势与土壤含水量的变化趋势是一致的,叶水势与土壤含水量

表 1 干旱胁迫对黄连木叶片相对含水量和叶水势的影响($\bar{X} \pm \text{SD}$)
Table 1 Effect of drought stress on leaf relative water content and leaf water potential of *Pistacia chinensis* Bunge ($\bar{X} \pm \text{SD}$)

时间/d Treatment time	叶片相对含水量/% Leaf relative water content	土壤含水量/% Soil water content	叶水势/Pa Leaf water potential
0(CK)	90.12 ± 0.13	35.5 ± 1.6	-136.50 ± 22.05
3	86.58 ± 1.11	19.2 ± 1.9	-179.55 ± 19.95
6	83.87 ± 1.43	15.5 ± 1.1	-191.10 ± 17.85
9	74.60 ± 1.72	9.9 ± 0.3	-200.55 ± 18.90
12	79.59 ± 1.38	9.1 ± 1.5	-203.70 ± 8.40
15	59.83 ± 0.61	5.4 ± 0.1	-249.90 ± 14.70
16	84.54 ± 0.56	23.5 ± 1.0	-161.70 ± 11.55

相关系数 $R=0.794$ 。

2.2 干旱胁迫对叶片中 SOD 活性的影响

干旱胁迫对黄连木叶片 SOD 活性的影响见表 2。从表 2 可以看出,SOD 活性的变化可分为 3 个阶段:干旱胁迫前期(6 d 内)对 SOD 活性的影响并不明显;第 6 天至第 12 天 SOD 活性逐渐增强,并在第 12 天达到最高值;之后随土壤含水量的进一步减少,SOD 活性逐渐降低,至叶片萎蔫时 SOD 活性降至最低点。造成上述现象的原因是随着干旱胁迫的进一步加剧,黄连木叶片细胞膜脂过氧化加强,从而导致 SOD 活性增强;随胁迫程度的增加 SOD 活性逐渐降低^[5,6],主要是由于后期含水量和气孔导度的降低导致歧化反应产生的 O_2 不能及时释放而抑制了 SOD 的活性。

表 2 干旱胁迫下黄连木叶片 SOD 活性及可溶性糖含量、脯氨酸含量和 MDA 含量的动态变化
Table 2 Changes in SOD activity, contents of soluble sugar, MDA and proline of *Pistacia chinensis* Bunge leaf under drought stress

时间/d Treatment time	SOD 活 性/ $\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$ SOD activity	脯氨酸含 量/ $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ Proline content	可溶性糖 含量/% Content of soluble sugar	丙二醛含 量/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ MDA content
0(CK)	510.1	0.015 9	1.00	0.60
3	496.5	0.019 9	1.08	0.76
6	477.9	0.027 1	1.23	0.94
9	540.0	0.028 8	1.25	1.14
12	634.2	0.015 6	1.34	0.98
15	345.0	0.031 3	1.57	0.86
16	185.4	1.474 6	1.71	1.10

2.3 干旱胁迫对叶片中脯氨酸、丙二醛和可溶性糖含量的影响

干旱胁迫对黄连木叶片中脯氨酸、可溶性糖和丙二醛含量的影响见表 2。由表 2 可以看出,干旱胁迫 12 d 脯氨酸含量变化不明显;当胁迫处理第 15 天植株发生萎蔫时,脯氨酸含量由处理前的 $0.015 9 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 增加至 $1.474 6 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,比对照增加了约 92 倍。可溶性糖含量随土壤含水量的减少而增加,从处理前的 1.00% 增加至 1.71%。干旱胁迫的前 9 天,丙二醛(MDA)含量呈现急剧增加的趋势,在第 9 天达到最大值 $1.14 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$,比对照增加了 55%;随干旱胁迫时间的延长,MDA 含量逐渐下降,至干旱胁迫 15 d 后复水时 MDA 含量再次升高。这是由于含水量的暂时升高和 SOD 对自由基的清除,减轻了自由基对膜的过氧化作用。叶片萎蔫时随

SOD活性的下降丙二醛含量再次升高,但并未达到最高值,由此说明细胞膜对水分的变化非常敏感。

2.4 干旱胁迫对叶绿素和类胡萝卜素含量的影响

干旱胁迫对黄连木幼苗总叶绿素(Chl)、叶绿素a(Chla)、叶绿素b(Chlb)和类胡萝卜素(Crn)含量及叶绿素a与b的比值(Chla/Chlb)影响显著(表3)。结果表明,Chla含量总体呈上升趋势;Chlb由处理前的 $0.81 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 增加至胁迫第9天的 $0.98 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,从第12天开始下降,至萎蔫时降至 $0.54 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,永久萎蔫时达到最小值 $0.45 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;随干旱胁迫时间的延长,Crn含量逐步上升,其中第12天比第9天增加近1倍;总叶绿素含量前期随干旱胁迫的加剧逐步升高,第9天达最高值 $2.60 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,从第12天开始下降,至永久萎蔫

表3 干旱胁迫对黄连木叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响
Table 3 Effect of drought stress on contents of chlorophyll and Carotenoid in leaf of *Pistacia chinensis* Bunge

时间/d Treatment time	含量/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ Content			Chl	Chla/Chlb
	Chla	Chlb	Crn		
0(CK)	1.34	0.81	0.16	2.15	1.66
3	1.98	0.54	0.55	2.53	3.66
6	1.45	0.95	0.15	2.41	1.51
9	1.62	0.98	0.21	2.60	1.66
12	1.82	0.63	0.42	2.45	2.91
15	1.66	0.54	0.42	2.20	3.10
16	1.76	0.45	0.51	2.21	3.90

表4 干旱胁迫下黄连木叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)和胞间CO₂浓度(Ci)的变化($\bar{X} \pm SD$)
Table 4 Changes of net photosynthetic rate (Pn), stomatic conductance (Gs), transpiration rate (Tr) and intercellular CO₂ concentration (Ci) of *Pistacia chinensis* Bunge leaf under drought stress ($\bar{X} \pm SD$)

时间/d Treatment time	Pn/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Gs/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Ci/ $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	Tr/ $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	RH/%
0(CK)	7.25 ± 0.054	0.0452 ± 0.0099	131.3 ± 41.5	0.5543 ± 0.1237	63.14 ± 0.36
3	5.38 ± 0.034	0.0360 ± 0.0020	95.3 ± 23.9	1.0333 ± 0.0306	25.40 ± 1.88
6	3.48 ± 0.033	0.0254 ± 0.0087	111.8 ± 43.2	0.5517 ± 0.2253	39.68 ± 0.79
9	2.23 ± 0.017	0.0169 ± 0.0017	138.0 ± 27.9	0.2673 ± 0.0352	33.63 ± 1.22
12	0.80 ± 0.005	0.0042 ± 0.0007	74.9 ± 43.0	0.1273 ± 0.0076	37.97 ± 0.78
15	0.42 ± 0.004	0.0037 ± 0.0012	177.3 ± 45.8	0.1074 ± 0.0359	53.28 ± 0.45
16	1.99 ± 0.009	0.0107 ± 0.0031	83.0 ± 39.3	0.1557 ± 0.0431	-

3 讨 论

大量实验结果表明,气孔导度与净光合速率、空气相对湿度、土壤含水量和胞间CO₂浓度等指标相关,气孔导度与净光合速率以及空气相对湿度之间

时接近对照水平;干旱胁迫条件下叶绿素a/b(Chla/Chlb)总体呈现出上升的趋势。

2.5 干旱胁迫对光合特性的影响

干旱胁迫对黄连木叶片光合特性的影响见表4。结果表明,光合速率随土壤含水量的减少而逐步降低,至永久萎蔫时净光合速率达最低值 $0.42 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,下降了94%。气孔导度随土壤含水量的降低从 $0.0452 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下降至 $0.0037 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,在复水后很快恢复至 $0.0107 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。胁迫处理第3天的温度比处理前下降了 1.4°C ,空气相对湿度也从63.14%降至25.40%,空气中CO₂浓度由 $427.08 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 降至 $342.48 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,因而胞间CO₂浓度出现高低交错的变化,但总体上仍呈上升趋势,最高值($177.3 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)出现在永久萎蔫时;复水1d后很快得到缓解,降到最低值 $83.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。蒸腾速率总体呈下降趋势,仅在胁迫处理第3天时有所升高,干旱胁迫6d后蒸腾速率仍保持在 $0.5517 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,之后随土壤含水量的逐渐减少而降低,永久萎蔫时蒸腾速率降到了最低值($0.1074 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),复水1d后有所恢复但变化不明显,仅比永久萎蔫时升高了 $0.0383 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

呈线性相关^[7]。本实验中各因素与光合速率的相关性从大至小依次为气孔导度、可溶性糖含量、蒸腾速率、丙二醛含量、叶水势、叶片含水量、胞间CO₂浓度。气孔对光合作用的影响分为气孔限制和非气孔限制2种,一般轻度干旱胁迫时光合作用只受气孔因素影响,当水分亏缺严重时才受非气孔因素影

响^[8,9]。判断气孔限制的重要依据是胞间 CO₂ 浓度的变化方向,通常认为胞间 CO₂ 浓度升高是光合作用非气孔限制的可靠判据^[9]。干旱胁迫第 3 天黄连木叶片气孔导度比对照降低了约 20%,胞间 CO₂ 浓度比对照降低了约 27%,而且两者的变化趋势和幅度基本一致,从第 12 天开始蒸腾速率降到最低点,由此可以断定,干旱胁迫前 12 d 黄连木叶片的光合作用主要受气孔限制,而从第 12 天开始主要为非气孔限制。随干旱胁迫的加剧,可溶性糖含量持续增加;脯氨酸含量前期变化不明显,植株叶片开始萎蔫后脯氨酸含量急剧增加,比对照提高了 92 倍。显然,干旱胁迫前期可溶性糖是主要的渗透调节物质,随干旱胁迫的加剧,可溶性糖和脯氨酸共同参与渗透调节作用,以减少干旱胁迫的影响。

通过相关性分析可知,黄连木叶片可溶性糖含量与光合速率的相关系数达到 -0.985。可溶性糖为植物体内各种成分的合成提供能量和原料,同时还能维持细胞的水势,减少外界环境对植物的影响;但另一方面同化物的积累也能引起叶片光合速率下降^[10],因而,受干旱胁迫的影响可溶性糖含量增加,光合速率下降。受干旱胁迫后,黄连木叶片中除可溶性糖与丙二醛含量外,其余指标都与光合速率呈正相关,其中,气孔导度还与叶片含水量、叶水势和蒸腾速率有很高的相关性,说明气孔导度对其他各项指标有很大的影响,是影响光合速率的关键因子。

鲍思伟^[11]对蚕豆(*Vicia faba* L.)的研究表明,干旱条件下,蚕豆叶片叶绿素降解,Chla/Chlb 比值下降;而牟筱玲等在对棉花(*Gossypium hirsutum* L.)的研究中则发现 Chla/Chlb 比值基本不变。也有研究表明,干旱胁迫使 Chla、Chlb 及类胡萝卜素含量均有不同程度的增加^[12],Chla/Chlb 的比值总体呈现上升的趋势,这与贾利强^[13]的研究结果正好相反。由于叶绿素的合成受多种环境因素的影响,其含量因干旱胁迫程度和时期的不同而有所变化。在干旱胁迫前期,黄连木 Chlb 含量呈上升趋势,主要是因为 SOD 活性升高减少了超氧阴离子对叶绿素的过氧化作用,同时植株通过自身的调节,加大了叶绿素的合成,以维持较高的光合速率,因此至叶片萎蔫时光合速率仍保持在 $0.42 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;在干旱胁迫后期发生色素的氧化降解,通过降低 Chlb 的

含量来维持或增加 Chla 的含量,从而导致 Chla/Chlb 比值增大,这是黄连木对干旱胁迫的响应,是其植物抗旱能力的表现^[14]。通常抗旱性越强的树种,随干旱胁迫程度加深,叶绿素含量降低的幅度越小。本实验中叶绿素含量并没有随干旱胁迫的加强而降低,说明黄连木具有一定的抗旱性。

对黄连木抗旱性的研究不仅仅只限于对其生理指标的分析,还必须对其形态结构进行观察和比较,以便对其抗旱性有更全面的了解。

参考文献:

- [1] 杨吉华,张永涛,王贵霞,等. 栎树、黄连木、黄栌水分生理生态特性的研究[J]. 水土保持学报, 2002, 16(4): 152-158.
- [2] 刘克锋,柳振亮,石爱平,等. 黄连木容器育苗及其抗旱性研究[J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(2): 27-30.
- [3] 张治安,张关善. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004.
- [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, 2001.
- [5] 袁琳. 盐胁迫下阿月浑子生理生化特性研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2004. 26-27.
- [6] 路丙社,白志英,李会平,等. 水分胁迫对阿月浑子幼苗叶片膜脂过氧化和膜磷脂酯化反应的影响[J]. 果树学报, 2004, 21(1): 33-36.
- [7] Gao Q, Zhao P, Zeng X, et al. A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress[J]. Plant Cell and Environment, 2002, 25: 1373-1381.
- [8] 薛松,汪沛洪,许大全. 水分胁迫对冬小麦 CO₂ 同化作用的影响[J]. 植物生理学报, 1992, 18(1): 1-7.
- [9] 韦莉莉,张小全,侯振宏,等. 杉木苗木光合作用及其产物分配对水分胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2005, 29(3): 394-402.
- [10] 蒋高明. 植物生理生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004. 72-73.
- [11] 鲍思伟,谈锋,廖志华. 蚕豆对不同水分胁迫的光合适应性研究[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2001, 26(4): 448-451.
- [12] 程智慧,孟焕文,Stephen A R. 水分胁迫对番茄叶片气孔传导及光合色素的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2002, 30(6): 93-96.
- [13] 贾利强,李吉跃. 水分胁迫对黄连木、清香木幼苗的影响[J]. 北京林业大学学报, 2003, 25(3): 55-59.
- [14] 姚庆群,谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制[J]. 热带农业科学, 2005, 25(4): 80-85.