

冬季干旱胁迫下黄土高原三种常绿树种叶片渗透调节物质变化研究

谭 勇^{1,2}, 梁宗锁^{1,3}, 安玉艳³

(1. 中国科学院水土保持与生态环境研究中心, 陕西 杨凌 712100;

2. 石河子大学, 新疆 石河子 832000; 3. 西北农林科技大学生命科学院, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 用盆栽试验研究冬季在水分胁迫条件下三种常绿树种渗透调节物质的变化特征。研究表明: 在冬季适宜土壤水分(田间持水量的 70%)和严重干旱(田间持水量的 30%)2 种土壤水分条件下, 侧柏、女贞和小蜡渗透调节物质变化呈现出一定的变化规律。在相同生长期渗透调节物质含量水分胁迫(30%)高于正常供水(70%)。侧柏与女贞和小蜡相比, 叶片水势低, 可溶性糖和 K^+ 含量较高, 脯氨酸含量差异不显著。渗透调节物质含量在 12 月和 1 月最高。运用水势、可溶性糖含量和 K^+ 含量评价三个树种对干旱和低温适应强弱的顺序依次为侧柏、女贞和小蜡。黄土高原造林过程中可根据生态环境条件和实际用途进行树种选择。

关键词: 干旱胁迫; 常绿树种; 脯氨酸; 可溶性糖; K^+ ; 黄土高原

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2007)03-0070-04

Primary Study on Changing Adjustment Substance of Leaves of Three Evergreen Tree Species in Winter and Water Stress in Loess Plateau

TAN Yong^{1,2}, LIANG Zong-suo^{1,3}, AN Yuyan³

(1. Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environmental Research, Chinese Academy of Science, Yangling, Shaanxi 712100; 2. Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, Chnai;

3. College of Life Science, Northwest Sci-tech University of Agriculture and Forest, Yangling, Shaanxi 712100, Chnai)

Abstract: Studying changing index of drought resistance of three evergreen tree species in winter and water stress by pot experiment. *Platycladus orientalis*, *Ligustrum lucidum* and *Ligustrum sinense* had some the rule of change. Two water treatments were set by artificially controlling soil moisture. One was normal water supply (70% θ_f), and the other was severe water deficit (30% θ_f). The results showed that Osmoregulation of water stress are high than normal water at the same time. Needle-leaves tree compared with broad-leaves tree species, leaves potential water is low, soluble sugar and K^+ content is high, Pro content is not obvious. Osmoregulation content are most higher in December and January. *Platycladus orientalis* needle-leaves tree species has stronger ability to adapt to stress than *Ligustrum lucidum* and *Ligustrum sinense* broad-leaves tree species by leaves water potential, soluble sugar and K^+ content, so on the basis ecological environment and practical functions, selecting feasible tree species during planting trees in Loess Plateau.

Key words: water stress; evergreen tree species; Pro; soluble sugar; K^+ ; Loess Plateau

1 引言

黄土高原是世界上水土流失最严重的地区之一, 植树造林增加植被是治理水土流失的有效措施之一。干旱和低温是影响常绿树种成活的主要因素之一, 要提高造林的成活率, 必须根据当地气候特征选择适宜的树种。女贞、小蜡和侧柏是黄土高原常绿树种, 三者均是黄土高原小流域生态建设模式与植被恢复技术研究中的供选树种。常绿树种在我国北方干旱地区退耕还林和植被建设中有重要作用, 同时大多数又是良好的材树, 有的还具有药用价值^[1], 在植被建设中有利于做到生态效益与经济效益的双赢。

我国从 20 世纪 80 年代开始对树木耐旱特性及其机理进行大量研究。陈少瑜等^[2] (2004) 研究干旱胁迫下 3 种树种苗木脯氨酸含量的变化, 表明脯氨酸对这 3 种树种的渗透调

节起重要的作用。此外土壤干旱胁迫下银杏树可溶性糖含量上升^[3]。此外干旱胁迫还可以增强细胞壁弹性, 从而可能减小脱水叶片的水势波动范围, 并能使叶片保持较高的膨压而不断吸收水分^[4]。干旱和低温是典型的环境胁迫因素之一, 对植物生长发育有重要的影响^[5]。但是有关各种逆境条件下, 树木生长状况变化的研究主要集中在落叶树的较短生长季时期内, 对常绿树种冬季抗旱渗透调节物质变化研究较少。本文采用盆栽实验以常绿树种为研究对象, 以干旱胁迫为主线, 综合冬季的自然条件, 探求常绿树种定植后在不同水分状况下的渗透调节物质变化规律, 评价各树种在干旱胁迫和冷害条件下的生长规律与适应能力, 进一步探明常绿树种对干旱生理生态机制和季节差异, 为黄土高原干旱地区抗旱造林技术和树种的选择提供理论依据。

* 收稿日期: 2006-05-29

基金项目: 国家自然科学基金“西部环境和生态科学重大研究计划”项目(90302005); 中国科学院“西部之光”人才培养基金(2001)项目共同资助

作者简介: 谭 勇(1976-), 男, 在读博士研究生, 研究方向植物生理生化和作物抗旱性评价。

2 材料与方法

2.1 材料

试验材料为三个常绿树种: 两个阔叶树种, 女贞(*Ligustrum lucidum*), 小蜡(*Ligustrum sinense*); 一个针叶树种, 侧柏(*Platycladus orientalis*), 所有苗木均为一年生, 来自杨凌苗圃, 选择生长良好, 生长条件一致的幼苗。试验地概况: 试验设在中国科学院水利部水土保持研究所盆栽试验场。地处暖温带半湿润气候区的陕西杨凌。年均温 12.9℃, 1月均温 -1.2℃, 7月均温 26.0℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 年有效积温 4 169.2℃, 年干燥度 1.1, 年降水量 631.0 mm, 且集中于 7, 8, 9 三个月^[6]。

2.2 方法

2.2.1 试验设计

盆栽试验设两个水分处理, 即适宜水分和干旱胁迫, 前者为田间最大持水量 70% \pm 5%, 后者为田间最大持水量 30% \pm 5%, 每个处理 8 个重复, 共计 48 盆。盆内径 30 cm,

高 40 cm, 土壤类型为红油土, 每盆装 14 kg 过筛土(含水量 11.55%), 供试土壤最大田间持水量为 23.4%。2004 年 4 月移栽, 每盆栽植 1 株, 从移栽到 2004 年 6 月这段时间内保证土壤水分充足, 之后整个试验过程除在雨天用防雨棚外, 其余时间露天放置, 在自然温度与光照条件下; 为使土壤水分达到设计要求, 采用人工称重控水的方法补充消耗水量。采集不同时期各处理叶片样品进行抗旱指标测定, 测定样品时间为 2004 年 10 月至 12 月, 以及 2005 年 1 月和 2 月, 每隔 20 d 测定一次, 每次测定 4 个重复, 共测定 5 次。棵间蒸发设两个相同条件的裸土盆同时称重校正日耗水量。

2.2.2 测定项目及方法

水势: 小液流法测定^[7]; 游离脯氨酸含量: 脯氨酸含量采用酸性茚三酮法^[8]测定; 可溶性糖含量: 蒽酮比色法^[9]测定; K^+ : 采用原子吸收法^[10]测定。

3 结果与分析

3.1 不同水分条件下三种常绿树种叶片水势变化

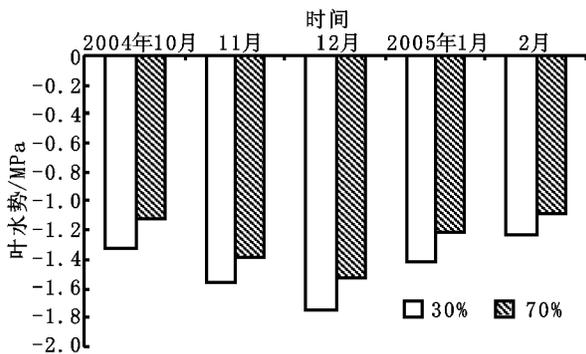


图1 侧柏叶片水势随时间变化

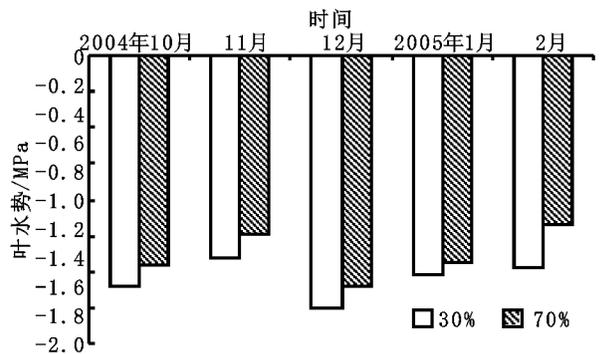


图2 女贞叶片水势随时间变化

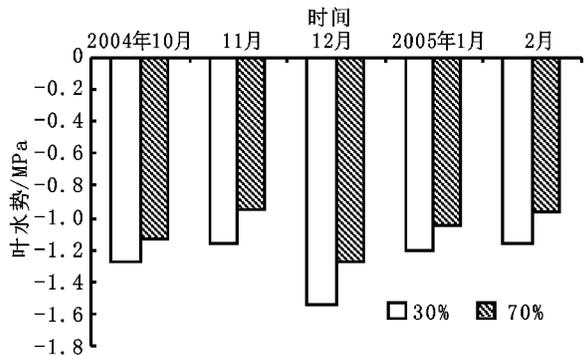


图3 小蜡叶片水势随时间变化

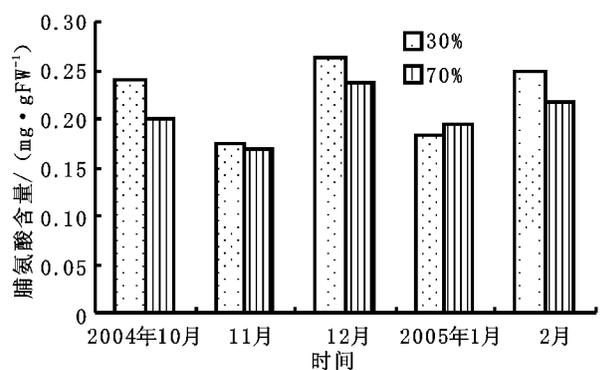


图4 侧柏叶片脯氨酸随时间变化

3.2 不同水分条件下三个常绿树种叶片游离脯氨酸的含量变化

水势作为组成植物水分关系的重要成分, 在水分胁迫条件下, 由于外界水势降低, 导致作物吸水困难而萎蔫影响正常的生理活动。因此目前更多的研究把水势看作是判断植物缺水的重要指标。从图 1, 图 2, 图 3 可以看出, 正常供水叶片水势明显低于水分胁迫叶片, 侧柏水势变化呈“低-高-低”的变化趋势, 在气温逐渐降低的过程中, 提高水势来降低组织含水量, 降低低温对植株的伤害。女贞和小蜡的水势基本呈现“高-低-高-低”的变化趋势, 女贞和小蜡组织含水量变化较大, 对逆境适应能力降低。有研究表明不同水势的苗木在旱地定植, 水势高的成活率低, 水势低的成活率高, 其规律是枝条水势等于或高于旱地土壤水势的苗木不能成活^[11]。冬季常绿树木耗水量明显减少, 为增强抗寒和抗旱能力叶片通过水势进行调节, 特别是降低叶片自由水含量, 有利于提高植株对低温的适应能力, 而细胞内的渗透调节也是保持组织吸收水分的有效途径之一, 树木水势变化主要可能与气温有关。

脯氨酸是植物细胞质中重要的渗透调节物质。研究表明, 在干旱、盐碱逆境中, 植物体内游离脯氨酸(Pro)明显积累, 含量显著增大, 其生理功能、代谢与调节机理已有大量的研究^[12]。从图 4、图 5 和图 6 看出, 侧柏叶片脯氨酸含量呈现“高-低-高”的变化趋势, 但变化不显著。女贞叶片脯氨酸含量先升高再降低的趋势, 12 月份含量最高; 小蜡叶片脯氨酸含量先降低再升高再降低的变化趋势。女贞和小蜡脯氨酸含量在不同阶段均有变化, 说明脯氨酸作为渗透调节物质与干旱和低温密切相关。高玉葆等^[13]研究了 3 种类型的水分胁迫(即轻度、中度和重度)均引起脯氨酸在植物叶内的积累且其数量随胁迫强度增加而变化。在任何一种处理的时间序列上, 脯氨酸含量的变化与土壤含水量的变化不存在同步性, 而与叶片含水量变化呈同步相反走势。干旱胁迫下脯氨酸的积累是干旱伤害的结果^[14], 脯氨酸的含量只是反

映植株的受旱程度。

3.3 不同水分条件下常绿树种叶片可溶性糖含量测定变化

可溶性糖质量分数与植物抗寒性之间呈正相关,被认为是一个普遍现象^[15]。可溶性糖作为有机渗透调节物质,在干旱逆境下随胁迫时间的延长其含量增加,是一种较为有效的渗透保护剂。从图 7、图 8 和图 9 分析看出,侧柏可溶性糖含量先降低再升高再降低,12 月份可溶性糖含量最高,可溶

性糖可作为侧柏对逆境反映的一个指标;女贞和小蜡可溶性糖含量逐渐增加,在 2 月份开始下降,通过提高可溶性糖浓度抵御对逆境的变化。这可能是低温诱导水解酶的活性,使淀粉的水解加速,增加可溶性糖的含量,提高了细胞液浓度,因而提高了抗寒性。干旱和低温能诱导植物体内脯氨酸和可溶性糖含量的增加,这一点与前人的研究结果一致。

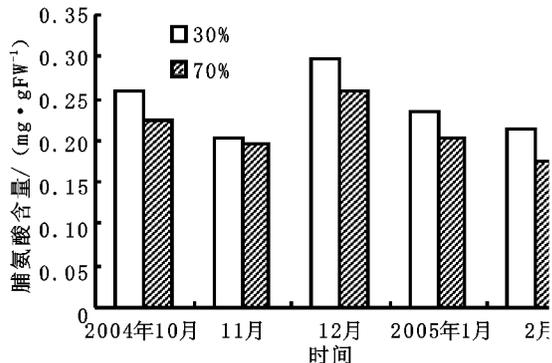


图 5 女贞叶片脯氨酸含量随时间变化

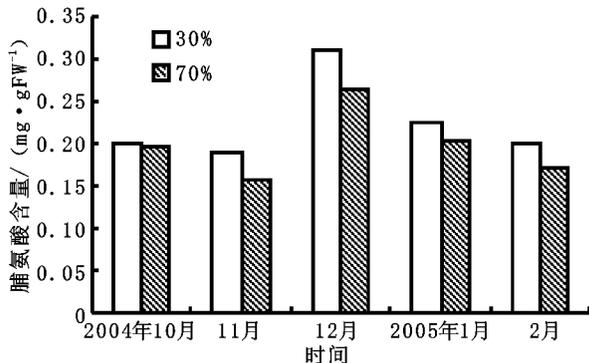


图 6 小蜡叶片脯氨酸含量随时间变化

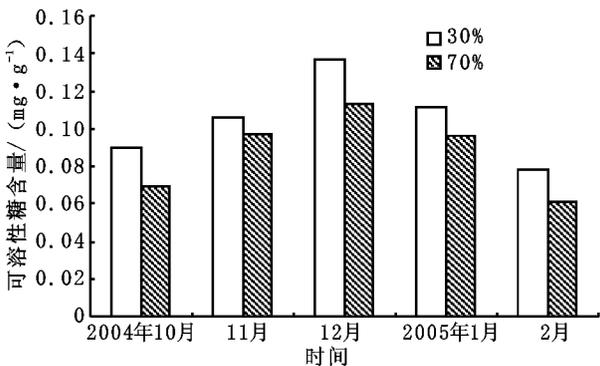


图 7 侧柏叶片可溶性糖含量随时间变化

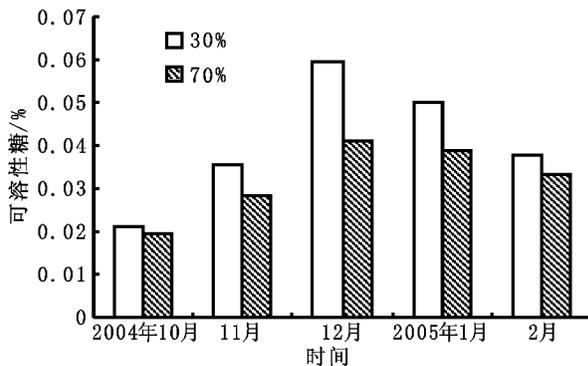


图 8 女贞叶片可溶性糖含量随时间变化

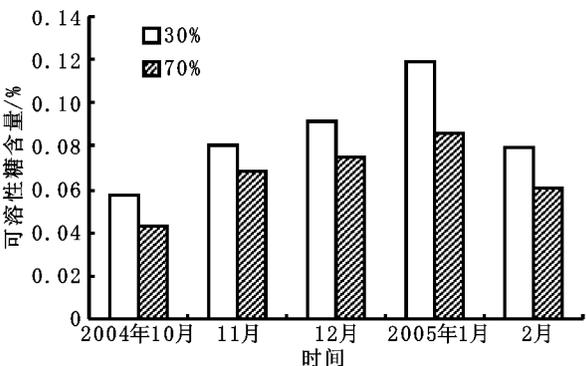


图 9 小蜡可溶性糖含量随时间变化

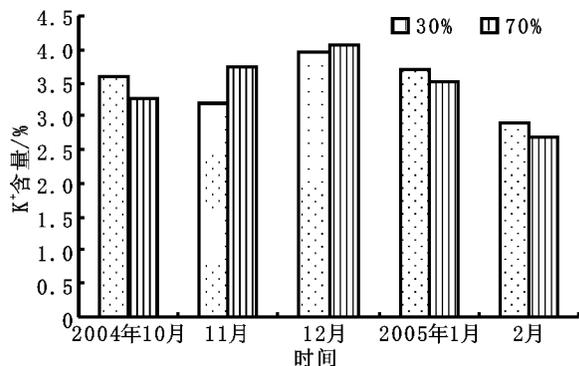


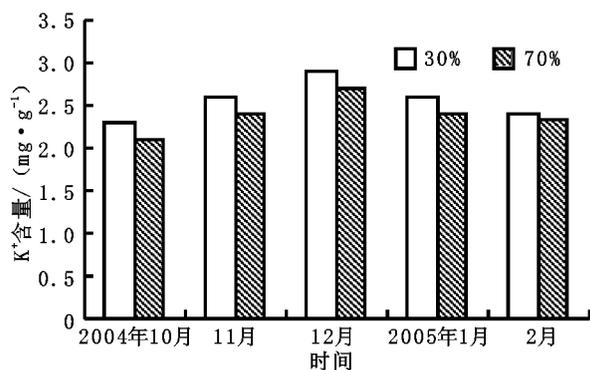
图 10 侧柏叶片 K⁺ 含量随时间变化

3.4 不同水分条件下三种常绿树种叶片 K⁺ 变化

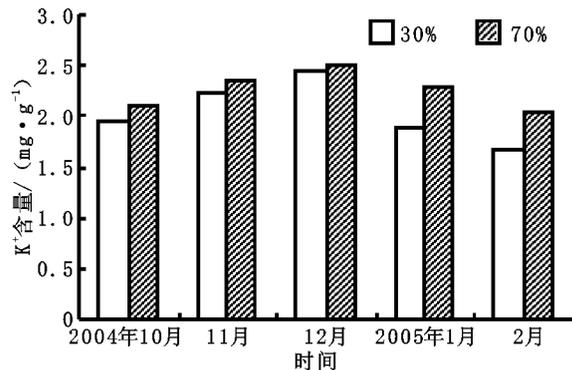
逆境下有关细胞内无机离子累积作为渗透调节物质的报道很多^[16]。K⁺ 是细胞原质体的基本元素,研究者们通常把它看作液泡渗透调节物质。从图 10、图 11 和图 12 可以看出,叶片中 K⁺ 含量不同树木间差异较大,可能是对于干旱和低温适应的能力不同。侧柏、女贞和小蜡 K⁺ 含量先升高后降低,侧柏 K⁺ 浓度最大但变化幅度不大。女贞 K⁺ 浓度变化较大,小蜡变化较平缓,这都表明常绿树种对逆境的适应与 K⁺ 浓度相关。而且钾素营养能够促进 K⁺ 在细胞内的积累,使细胞膨压升高,耐脱水能力增强;同时, K⁺ 作为渗透调节中最重要的一种渗透调节物质,能够提高作物的渗透调节能力,在提高作物抗旱性上具有重要的作用。所以有人指出在干旱条件下,细胞内渗透调节物质特别是 K⁺ 和可溶性糖

4 讨论

在自然条件下,干旱是阻碍植物生长发育的最重要的非生物因子之一。植物对干旱的反应是许多生理代谢过程的综合结果^[18]。植物对干旱和低温逆境的适应通过代谢来调节,其中膨压、渗透调节和细胞弹性调节是维持正常植物生命活动的关键因素。从秋季开始,随着光合作用的减弱,温度的降低等,植物的耐寒性迅速增加,到冬季达到最大,即所能忍受的温度最低^[19]。侧柏、女贞和小蜡三种常绿树木在黄土高原冬季寒冷的条件下,在维持生长和代谢的情况下,要遭受低温和干旱两种逆境,研究其渗透调节物质的生理变化对它能否顺利度过逆境具有重要意义。

图 11 女贞叶片 K⁺ 含量随时间变化

渗透调节与作物抗旱性关系的研究是在作物抗旱生理研究中最活跃的领域之一。可溶性糖、游离脯氨酸和 K⁺ 是植物细胞内重要的渗透调节物质,它们能够增加胞内溶质浓度,降低细胞的冰点,防止细胞过度脱水,从而减少低温对细胞的伤害。本研究表明,针叶树种与阔叶树种的渗透调节物质在不同时期的变化规律不同。在同一生长期中,侧柏与女贞和小蜡相比,叶片水势低,可溶性糖和 K⁺ 含量较高,脯氨酸含量差异不显著。大量研究表明,胁迫下植物体内可溶性糖含量和游离脯氨酸含量与植物抗寒性之间存在相关性^[20]。细胞内可溶性糖含量增加,除能降低其渗透势之外,还与植物体内可溶性蛋白的热稳定性有关^[21]。当处在同样的胁迫条件下,抗性强的植株体内可溶性糖的相对变化要大,例如侧柏。脯氨酸和可溶性糖均为渗透调节物质。已有研究表明,脯氨酸和可溶性糖含量均与植物的抗冷性呈正相关^[22]。有报道认为在逆境胁迫下脯氨酸和可溶性糖的含量升高有利于植物对逆境胁迫的抵抗,从而在一定程度上都可增强生物体对胁迫环境的适应性,因此研究生理因子胁迫参考文献:

图 12 小蜡叶片 K⁺ 含量随时间变化

可将脯氨酸和可溶性糖的含量变化作为抗性生理指标。此外干旱条件下,钾素提高作物抗旱性还表现在 K⁺ 能够提高细胞原生质的保水能力,增强细胞膜的稳定性,促进游离脯氨酸的积累,提高作物体内硝酸还原酶的活力和改善作物对其它营养的吸收和利用等^[23]。

植物在干旱胁迫条件下,或是通过限制水分丧失,或是保持水分吸收延迟脱水的发生,保持高的组织水势^[24]。叶水势在一定程度上反映了土壤的水分变化,通过研究不同常绿树种苗木蒸腾速率与土壤水分、环境因素的关系,对于选择类型及根据墒情选择造林时机和树种选择有一定的参考价值。在受旱时所表现出的水分状况是有差异的,侧柏属于低水势耐旱机理的一类树种^[25],侧柏是一个极其耐旱的树种。通过研究3种常绿树木渗透调节物质的初步变化,其研究结果在一定程度上反映了树木对逆境碱化和低温的适应能力,但树木对逆境适应是对环境因子综合反应的结果,本试验由于试验周期短和盆栽的局限性,今后关于黄土高原常绿树木抗干旱和低温等逆境分子生物学机理还有待于进一步深入研究。

- [1] 吴春华. 浅谈几种观赏植物的药用价值[J]. 中国林副特产, 2003, (3): 10.
- [2] 陈少瑜, 郎南军, 李吉跃, 等. 干旱胁迫下3树种苗木叶片相对含水量、质膜相对透性和脯氨酸含量的变化[J]. 西部林业科学, 2004, 33(3): 30-33.
- [3] 蒲光兰, 周兰英, 胡学华, 等. 土壤干旱胁迫对杏树渗透调节物质的影响[J]. 北方园艺, 2005(2): 50-51.
- [4] Zimmermann U, Steudle E. Physical aspects of water relations of plant cells[J]. Adv. Bot. Res. 1978, (6): 45-117.
- [5] Molecular biology of plants under environmental stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 1997, 19(4): 399-600.
- [6] 刘淑明, 孙丙寅, 孙长忠. 油松蒸腾速率与环境因子关系的研究[J]. 西北林学院学报, 1999, 14(4): 27-30.
- [7] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 西安: 世界图书出版公司, 2000. 59.
- [8] 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, 245-252.
- [9] 文树基. 基础生物化学实验指导[M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1994. 53-190.
- [10] 皱琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [11] 杜英章, 王凯辉. 苹果苗木水势对旱地定植成活率的影响[J]. 干旱地区农业研究, 1999, 17(40): 71-75.
- [12] 方允中, 李文杰. 自由基与酶[M]. 北京: 科学出版社, 1989.
- [13] 高玉葆, 刘峰. 不同类型和强度的干旱胁迫对黑麦草实验种群物质生产与水分利用的影响[J]. 植物生态学报, 1999, 23(6): 510-520.
- [14] 赵福庚, 刘友良. 胁迫条件高等植物内 Pro 代谢及调节研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 540-546.
- [15] 马翠兰, 刘星辉, 胡又厘. 渗透调节物质和水分状态与王官溪蜜柚抗寒性的关系[J]. 福建农业大学学报, 2000, 29(1): 31-34.
- [16] Kramer P J. Water Relation of Plants[M]. Academic Press, 1983, 404-405.
- [17] 霍仕平, 晏庆九, 宋光英, 等. 玉米抗旱鉴定的形态和生理生化指标研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 1995, 13(3): 67-73.
- [18] 郭卫东, 沈向, 李家瑞, 等. 植物抗旱分子机理[J]. 西北农业大学学报, 1999, 27(4): 102-106.
- [19] 喻方圆, 徐锡增. 植物逆境生理研究进展[J]. 世界林业研究, 2003, 16(5): 6-11.
- [20] 王富荣. 植物抗寒指标的种类及其应用[J]. 植物生理学通讯, 1987, 23(3): 49-55.
- [21] 杨晓泉, 姜孝成, 傅家瑞. 花生种子耐脱水力的形成与可溶性糖累积的关系[J]. 植物生理学报, 1998, 24(2): 165-170.
- [22] 郭绍川, 刘玲玉. 脯氨酸含量在作物低温锻炼中的变化及同抗寒性的关系[J]. 西北植物研究, 2002, 4(1): 45-50.
- [23] 洪世奇, 庞宁菊. 富钾区旱作农田施钾对玉米抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 1997, 15(4): 37-41.
- [24] 涂璨, 王克勤. 干旱地区造林树种的水分生理生态的研究进展[J]. 西北林学院学报, 2003, 18(3): 26-30.
- [25] 李吉跃. 油松和侧柏苗木抗旱性初探[J]. 北京林业大学学报, 1988, 10(2): 23-30.