

沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*) 和孩儿拳头 (*Grewia. biloba* G. Don var. *parviflora*) 幼苗气体交换特征与保护酶对干旱胁迫的响应

孙景宽^{1,2}, 张文辉^{1,*}, 陆兆华², 刘新成¹

(1. 天津师范大学 化学与生命科学学院, 天津 300074; 2. 滨州学院 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州 256603)

摘要:以沙枣和孩儿拳头 2 年生盆栽苗为材料, 采用称重控水的方法设置 4 个土壤含水量梯度(CK、T₁、T₂、T₃), 研究不同干旱胁迫对沙枣和孩儿拳头气体交换特征与保护酶的影响。结果显示:(1) 干旱胁迫不仅引起两物种净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度的下降, 而且使其日变化曲线在一定程度上发生改变; 在轻度(T₁) 和中度胁迫(T₂) 下, 两物种净光合速率下降主要是由气孔因素引起的, 重度胁迫(T₃) 下, 净光合速率下降主要是非气孔因素引起的。(2) 随着干旱胁迫增加, 沙枣瞬时水分利用效率呈现增加—下降—再增加趋势, 孩儿拳头呈现下降趋势; 两物种表观光能利用效率显著下降, 重度胁迫下(T₃), 下降率达 50% 左右, 孩儿拳头表观光能利用效率对干旱胁迫比较敏感; 两物种表观 CO₂ 利用效率总体呈现下降趋势, 沙枣表观 CO₂ 利用效率日进程经历了单峰(T₁)、双峰(T₂)、单峰(T₃) 的变化, 孩儿拳头各处理的表观 CO₂ 利用效率日变化均呈现单峰曲线。(3) 随着干旱胁迫加剧, 两物种叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT) 活性先升高后降低, 土壤含水量高于 12.8% 时, 两物种 SOD 酶活性均高于 CK, 随着土壤含水量的降低, SOD 酶活性低于 CK; 重度胁迫下(T₃), 沙枣 POD 酶活性虽然有所下降, 但仍高于 CK, 而孩儿拳头则和 CK 无显著差异; 两物种 CAT 酶活性在重度胁迫下(T₃) 显著低于 CK; 随着干旱胁迫程度的增加, 两物种叶片中的丙二醛(MDA) 含量均呈现升高趋势, 孩儿拳头脂质过氧化程度受干旱胁迫的影响较大。

关键词:沙枣; 孩儿拳头; 气体交换; 保护酶; 干旱胁迫

文章编号:1000-0933(2009)03-1330-11 中图分类号:Q945.79 文献标识码:A

Effects of drought stress on gas exchange characteristics and protective enzyme activities in *Elaeagnus angustifolia* and *Grewia. biloba* G. Don var. *parviflora* seedlings

SUN Jing-Kuan^{1,2}, ZHANG Wen-Hui^{1,*}, LU Zhao-Hua², LIU Xin-Cheng¹

1 College of Chemistry and Life Sciences, Tianjin Normal University, Tianjin 300074, China

2 Shandong Key Laboratory of Eco-environmental Science for Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou 256603, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1330 ~ 1340.

Abstract: Using *E. angustifolia* and *G. biloba* G. Don var. *parviflora* 2-year-old seedlings, the effects of drought stress on gas exchange and protective enzyme activities were conducted. Four treatments were arranged: control (CK), light drought (T₁), moderate drought (T₂) and heavy drought (T₃). Results showed drought stress not only caused the decline of net photosynthesis rate, transpiration rate, stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration of two species, but also changed the diurnal pattern to a certain extent. Under light and moderate stress, the decline of net photosynthetic rate of two species was caused by stomatal factors, however, under heavy stress, this mainly by non-stomatal factors. Instantaneous

基金项目:中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX2-XB2-05); 国家“十一五”科技支撑计划资助项目(2006BAD09B03); 天津市科技发展资助项目(05YFGZNC01200); 国家自然科学基金资助项目(30770412)

收稿日期:2008-04-11; 修订日期:2008-09-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zwhckh@163.com

water use efficiency of *E. angustifolia* showed the tendency of increase-decrease-increase, but *G. biloba* G. Don var. *parviflora* always decreased. Apparent light use efficiency of two species decreased by 50%. Apparent light use efficiency of *G. biloba* G. Don var. *parviflora* was more sensitive to drought stress. The changing tendency of apparent CO_2 use efficiency of two species decreased. The diurnal pattern of apparent CO_2 use efficiency of *E. angustifolia* shifted from a single-peaked curve (T_1) to a double-peaked curve (T_2), then a single-peaked curve (T_3), while it always showed single-peaked curve in *G. biloba* G. Don var. *parviflora*. With the drought stress increasing, the activity of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) of two species first increased and then decreased. When the content of soil moisture was above 12.8%, the activity of SOD of the two species was higher than that in CK. With soil water content decreasing, the activity of SOD of the two species was lower than CK. Under heavy stress, although the activity of POD in *E. angustifolia* decreased, it was still higher than CK, but no significant difference was observed between T_3 and CK in *G. biloba* G. Don var. *parviflora*. The activity of CAT of two species was significantly lower than CK under heavy stress. With the drought stress increasing, the content of malondialdehyde (MDA) of two species in the leaves increased. and the lipid peroxidation of *G. biloba* G. Don var. *parviflora* was more impacted by drought stress.

Key Words: *E. angustifolia*; *G. biloba* G. Don var. *parviflora*; gas exchange; protective enzyme; drought stress

由于干旱和土壤盐渍化的影响,天津市园林植物种类较少,景观生态系统比较单一^[1]。筛选具有较强的耐干旱、耐盐碱能力的园林植物向天津引种显得非常迫切。近年来从内陆盐渍化地区和蓟县山区引进了沙枣、孩儿拳头等一批园林植物,通过大田初步栽培实验,沙枣(*Elaeagnus angustifolia* L.)和孩儿拳头(*Grewia biloba* G. Don var. *parviflora* (Bge.) Hand. -Mazz.)生长旺盛,适应性强,观赏性好,有希望在天津市区园林绿化中广泛推广。干旱是天津绝大多数植物生长经常面临的威胁,要在较短时间内确定引进的植物是否能够适应当地环境条件,耐旱特性是必须进行深度研究的方面。

光合作用是植物正常生长发育的前提,干旱胁迫引起植物光合特性的改变已经引起广泛关注^[2~3],同时,干旱胁迫引起植物保护酶活性及膜脂过氧化关系的变化,其中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和脂质过氧化产物丙二醛(MDA)成为研究的热点^[4~8]。本研究通过探讨两物种气体交换参数和保护酶对干旱胁迫的响应,以明确两物种的抗旱生理机制,为进一步合理推广、种植提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2005年3月,分别从天津塘沽苗圃、蓟县苗圃选取发育健康、大小一致的2年生沙枣、孩儿拳头幼苗各30株,移栽到天津师范大学化学与生命科学学院实验地盆栽。盆直径为40cm,高为45cm,每盆装土15kg,盆土为天津市区园林绿化用土,土壤有机质6.82g/kg,速效氮37.62mg/kg,速效磷19.73mg/kg,速效钾98.21mg/kg,含盐量0.12%。对盆栽苗定期浇水、松土。

1.2 胁迫方法

实验用土的田间饱和持水量为32%。土壤含水量以水的重量占干土重量的百分数表示。2005年6月,选取长势正常一致的沙枣和孩儿拳头盆栽苗各12盆进行土壤干旱胁迫实验,设对照(CK),土壤含水量为25.6%~27.2%,轻度干旱胁迫(T_1),土壤含水量为19.2%~20.8%,中度干旱胁迫(T_2),土壤含水量为12.8%~14.4%,重度干旱胁迫(T_3),土壤含水量为6.4%~8.0%,4个处理,每一处理3次重复。通过自然失水到预定胁迫条件后,每天用称重法补充损失的水分(每个盆内提前埋置带孔塑料管4根,补充水分从管口注入),使其维持在各预定胁迫条件。胁迫期间,自然光照,盆栽苗上方设防雨棚,降雨前用防雨棚遮盖。

1.3 测定方法

1.3.1 气体交换参数测定

胁迫30d后,两种植物长势正常,没有出现病态现象。此时用LI-COR 6400便携式光合测定系统(LI-

COR Inc, USA)测定沙枣和孩儿拳头枝上部健康完全展开的叶片(枝顶端往下3~5片)的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),蒸腾速率(T_r , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , μmol^{-1})及环境因子如光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、大气 CO_2 浓度(C_a , μmol^{-1})、气温(T_a , $^{\circ}\text{C}$)和大气湿度(RH , %)等。每个处理测定3个叶片,每一测定对光合参数重复记录6次,测定结束后分别统计各参数的平均值,作为作图的基本数据。另外计算下列指标:气孔限制值(L_s) = $1 - C_i/C_a$ ^[9];瞬时水分利用效率(WUE) = P_n / T_r ^[10];表观光能利用效率(LUE) = P_n/PAR ^[11];表观 CO_2 利用效率(CUE) = P_n / C_i ^[12]。

1.3.2 保护酶和丙二醛提取和测定

在胁迫30d后选取枝上部健康完全展开的叶片(枝顶端往下3~5片),将其剪碎,从中称取一定量的叶片对相关指标进行测定,每一指标的测定3次重复。

保护酶的提取:取0.3g叶片切段,置于预冷的研钵中,加适量的预冷的50mmol/L磷酸缓冲液(含1%PVP, pH 7)及少量石英砂,在冰浴中研磨成匀浆,将匀浆液全部转入到15ml离心管中,于2~4 $^{\circ}\text{C}$, 12000g离心20min,上清液转入25ml容量瓶中,沉淀用5ml磷酸缓冲液再提取2次,上清液并入容量瓶中,定容到刻度,4 $^{\circ}\text{C}$ 下保存备用^[13]。SOD的测定以抑制NBT光化还原50%为一个酶活性单位表示^[14]。POD的测定用愈创木酚染色法,以每min内 A_{470} 变化0.01为一个过氧化物酶活性单位^[14]。CAT的测定用紫外吸收法,以1min内 A_{240} 减少0.1的酶量为一个酶活性单位^[15]。

丙二醛(MDA)的提取:取叶片0.2g,加入10% TCA 2.0ml和少量石英砂,研磨,转移到离心管中,控制在10ml以内,4000 $\times g$ 离心10min,定容到10ml,即为样品提取液。MDA测定和计算按照张志良等^[14]的方法。

1.4 数据分析

用SPSS13.0分别对同一物种不同干旱胁迫下的保护酶和丙二醛进行统计分析,对不同胁迫水平之间进行单因素方差分析和Duncan多重比较。

2 结果与分析

2.1 实验当天光合有效辐射和大气 CO_2 浓度、温度、湿度日变化

实验测定当天光合有效辐射和大气 CO_2 浓度、温度、湿度日变化如图1所示。实验当天光合有效辐射呈现单峰曲线,峰值出现在13:00左右,最低值出现在18:00,日平均光合有效辐射为 $962\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$;大气 CO_2 浓度在一天中呈现下降趋势,在18:00有所回升,最大值为 $424.3\mu\text{mol}^{-1}$,出现在6:00,最小值为 $361.1\mu\text{mol}^{-1}$,出现在16:00,日平均大气 CO_2 浓度为 $386.9\mu\text{mol}^{-1}$;大气温度在一天中呈现上升趋势,在18:00有所下降,最高气温为 36.4°C ,出现在16:00,最低气温为 23.7°C ,出现在6:00,日平均气温为 31.2°C ;大气湿度在一天中呈现下降趋势,在18:00有所回升,最大湿度为60.5%,出现在6:00,最小湿度为23.5%,出现在16:00,日平均大气湿度为37.3%。

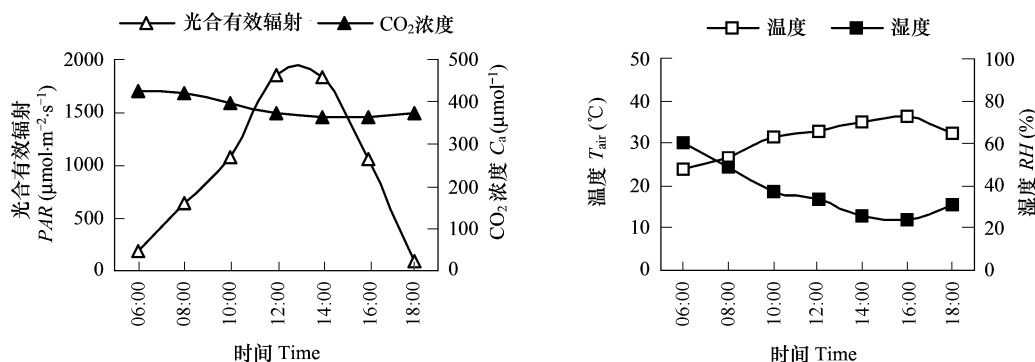


图1 实验地光合有效辐射和大气 CO_2 浓度、温度、湿度日变化

Fig. 1 Diurnal changes of PAR and C_a , T_{air} , RH in trial field

2.2 土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头气体交换参数的变化

两种植物净光合速率总的趋势是随着干旱胁迫的加剧而明显下降,但物种间响应格局不同(图2)。沙枣净光合速率日进程曲线由单峰(T_1)变为双峰(T_2 、 T_3),净光合速率的日平均值分别比 CK 下降了 13%、52%、61%。孩儿拳头均为单峰曲线(T_1 、 T_2 、 T_3),净光合速率的日平均值分别比 CK 下降了 29%、63%、68%。在干旱胁迫严重时,沙枣净光合速率日进程由单峰曲线变为双峰曲线,说明干旱引起了沙枣光合对策的改变,双峰曲线可在一定程度补偿净光合速率的降低,而孩儿拳头却没有表现出这种改变,同一胁迫梯度下,沙枣净光合速率下降幅度较小。

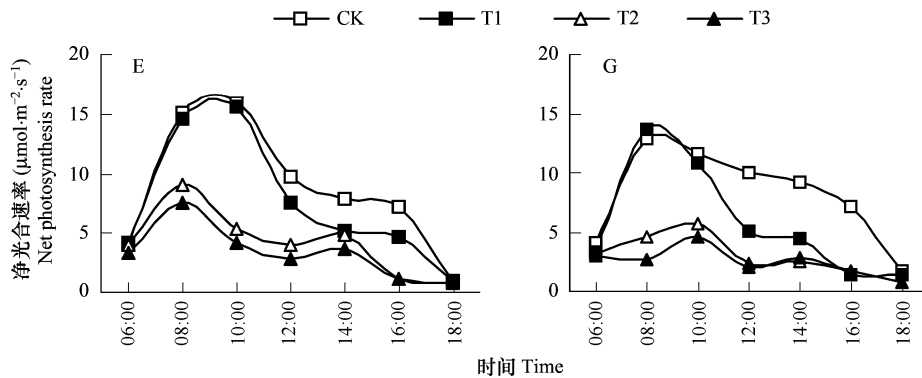


图2 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头净光合速率(P_n)的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of net photosynthesis rate (P_n) of *E. angustifolia*. L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

蒸腾是植物体内水分以气体状态向外散失的过程,蒸腾作用的强弱是反映植物水分代谢的一个重要指标,是植物水分代谢极其重要的一个环节^[16]。随着干旱胁迫的加剧,两物种蒸腾速率总的趋势是下降的,但二者响应曲线不同(图3)。沙枣蒸腾速率日进程曲线经历了单峰(T_1)、双峰(T_2)和单峰(T_3)的变化,蒸腾速率的日平均值分别比 CK 下降了 19%、46%、63%。孩儿拳头由单峰曲线(T_1 、 T_2)变为双峰曲线(T_3),蒸腾速率的日平均值分别比 CK 下降了 34%、59%、64%。同一胁迫梯度下,孩儿拳头蒸腾速率均大于沙枣,且重度胁迫下蒸腾速率日进程为双峰曲线,说明其通过蒸腾损失水分较多。

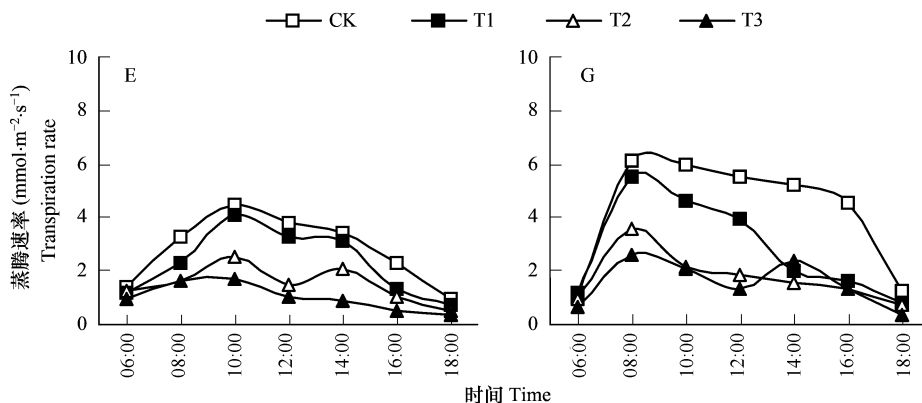


图3 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头蒸腾速率(T_r)的日变化

Fig. 3 Diurnal changes of Transpiration rate (T_r) of *E. angustifolia*. L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

两物种气孔导度总的趋势是随着干旱胁迫的加剧而下降(图4),二者表现出相似规律。各处理气孔导度日进程均呈现单峰曲线,且峰值出现在 8:00,沙枣气孔导度的日平均值分别比 CK 下降了 23%、47%、46%;孩儿拳头分别比 CK 下降了 12%、40%、51%。两物种相比,沙枣的峰值较明显,孩儿拳头的单峰面积较宽。

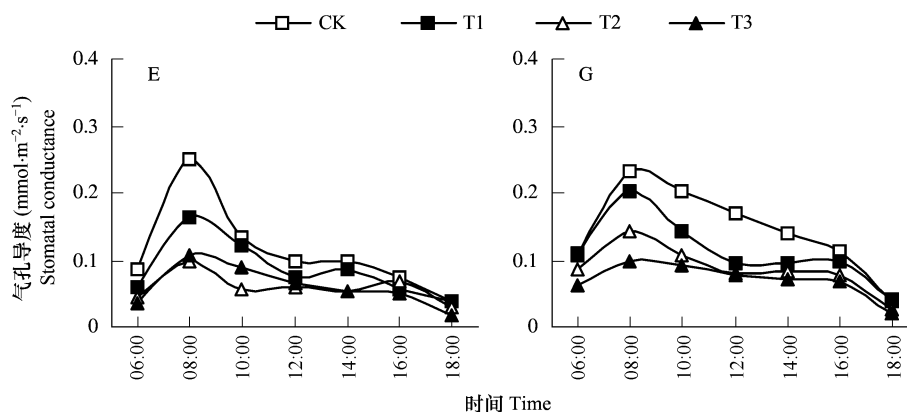


图4 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头气孔导度(G_s)的日变化

Fig. 4 Diurnal changes of Stomatal conductance (G_s) of *E. angustifolia*, L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

两物种胞间 CO_2 浓度的日变化曲线虽然都在 12:00 左右出现胞间 CO_2 浓度低谷,但它们之间仍存在明显的差别(图 5)。沙枣各处理的胞间 CO_2 浓度的日变化趋势具有相似的规律,从 6:00 开始,胞间 CO_2 浓度急剧下降,12:00 下降到最低值,随后虽有所回升,但仅比早晨 6:00 胞间 CO_2 浓度低 1 倍。孩儿拳头 CK 的胞间 CO_2 浓度低谷不明显,各处理从早晨 6:00 开始,胞间 CO_2 浓度缓慢下降,经历低谷后,又回到 6:00 胞间 CO_2 浓度水平。沙枣胞间 CO_2 浓度的日平均值分别比 CK 下降了 4%、11%、3%;孩儿拳头胞间 CO_2 浓度的日平均值分别比 CK 下降了 12%、23%、10%。这说明 T_1 、 T_2 胁迫下,气孔阻力限制了 CO_2 的进入叶片, T_3 胁迫下胞间 CO_2 浓度的回升是光合机构 CO_2 利用率的下降造成的。

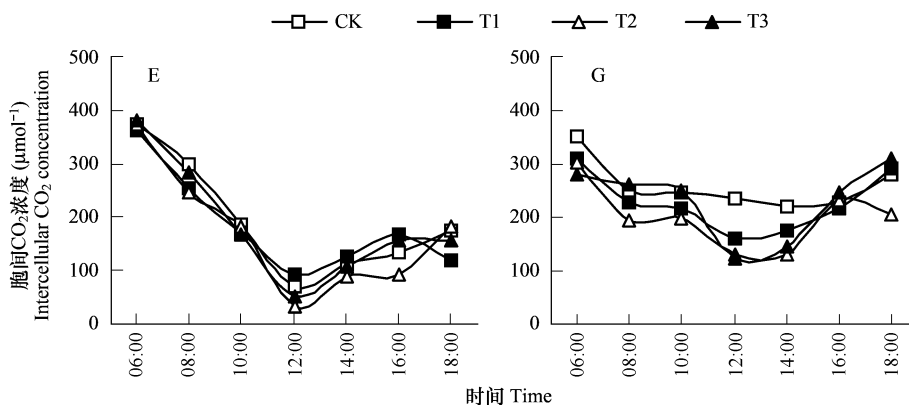


图5 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化

Fig. 5 Diurnal changes of Intercellular CO_2 concentration (C_i) of *E. angustifolia*, L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

2.3 土壤干旱胁迫对沙枣和孩儿拳头气孔限制值(L_s)的影响

两物种胞间气孔限制值(L_s)的日变化曲线和胞间 CO_2 浓度的日变化曲线正好相反,两物种都在 12:00 左右出现气孔限制值的峰值,但二者之间存在明显的差别(图 6)。沙枣各处理的气孔限制值的日动态变化趋势具有相似的规律,从 6:00 开始,气孔限制值急剧升高,12:00 达到最大值,随后有所降低,但仅比 6:00 气孔限制值高 1 倍。沙枣气孔限制值的日平均值分别比 CK 升高了 4%、9%、3%。孩儿拳头 CK 的气孔限制值峰值不明显,各处理从 6:00 开始,气孔限制值缓慢上升,经历气孔限制值峰值后又回到 6:00 气孔限制值水平。孩儿拳头气孔限制值的日平均值分别比 CK 升高了 24%、46%、21%。在中度干旱胁迫下(T_2),两物种气孔限制值都最低,同一胁迫梯度下孩儿拳头气孔限制值下降幅度是沙枣的 5~7 倍。

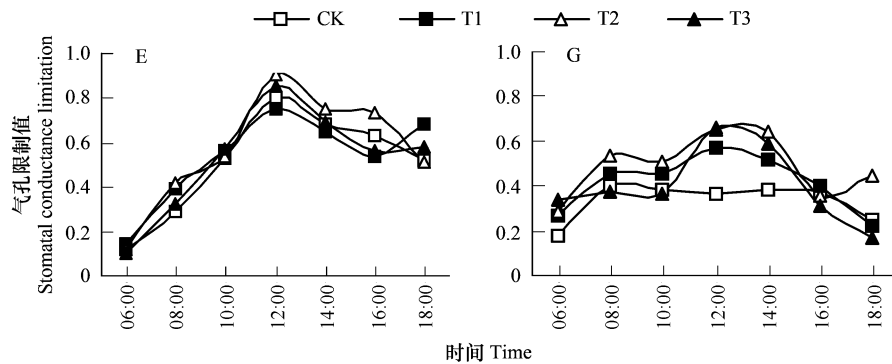
图6 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头气孔限制值(L_s)的日变化

Fig. 6 Diurnal changes of stomatal conductance limitation (L_s) of *E. angustifolia* L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

2.4 土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头资源利用效率

水分利用效率 WUE 可以反映光合作用与蒸腾作用之间的关系,它提供了有关水分代谢功能的信息^[17]。随着干旱胁迫的增加,沙枣瞬时水分利用效率呈现增加—下降—再增加趋势,孩儿拳头呈现下降趋势(图7)。沙枣各处理瞬时水分利用效率日变化曲线均为双峰曲线,但峰值大小和出现的时刻存在差异。沙枣 T_1 、 T_3 瞬时水分利用效率日平均值分别高出 CK 13%、8%, T_2 却低于 CK 9%。孩儿拳头瞬时水分利用效率的日平均值分别比 CK 下降了 5%、14%、6%。在中度干旱胁迫下(T_2),两物种瞬时水分利用效率都最低,沙枣在重度胁迫下(T_3)瞬时水分利用效率仍高于 CK,说明其对干旱胁迫的良好适应性。

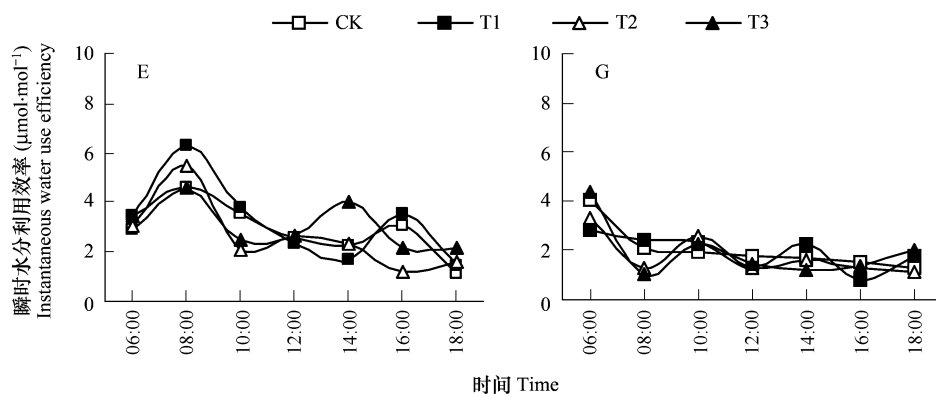
图7 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头瞬时水分利用效率(WUE)的日变化

Fig. 7 Diurnal changes of Instantaneous Water use efficiency (WUE) of *E. angustifolia* L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

两种植物表观光能利用效率总的趋势是随着干旱胁迫的加剧而下降,二者表现出相似规律(图8)。各处理表观光能利用效率最高值均出现在 6:00 到 8:00,最低值在 12:00 到 14:00。沙枣表观光能利用效率的日平均值分别比 CK 下降了 6%、37%、46%;孩儿拳头表观光能利用效率的日平均值分别比 CK 下降了 19%、52%、58%。干旱胁迫引起了两物种表观光能利用效率显著下降, T_3 胁迫下,下降率达 50% 左右。

随着干旱胁迫的加剧,两物种表观 CO_2 利用效率总体呈现下降趋势,但二者又存在一定的差异(图9)。沙枣表观 CO_2 利用效率日进程经历了单峰(T_1)、双峰(T_2)、单峰(T_3)的变化,表观 CO_2 利用效率的日平均值分别比 CK 下降了 12%、35%、61%。孩儿拳头各个处理的表观 CO_2 利用效率日变化均呈现单峰曲线,表观 CO_2 利用效率的日平均值分别比 CK 下降了 18%、51%、63%。沙枣表观 CO_2 利用效率日进程呈现双峰曲线(T_2)在一定程度上有利于其表观 CO_2 利用效率的提高,但重度胁迫下(T_3),这种补偿效应消失。同一胁迫梯

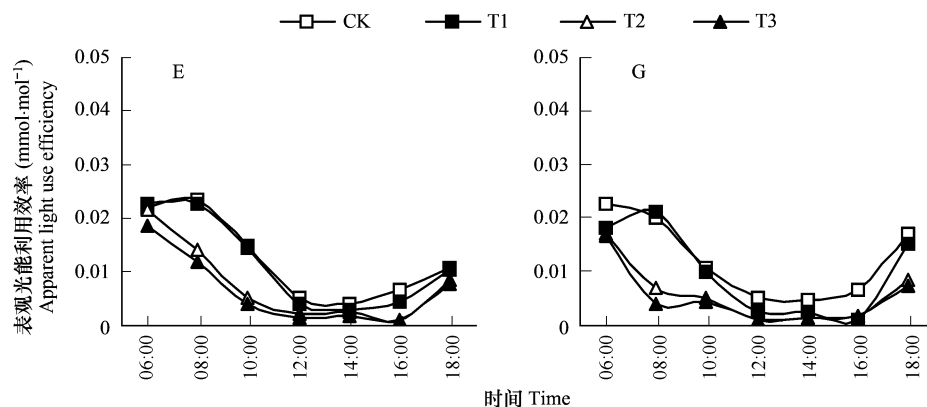


图8 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头表观光能利用效率(LUE)的日变化

Fig. 8 Diurnal changes of Apparent light use efficiency (LUE) of *E. angustifolia*, L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

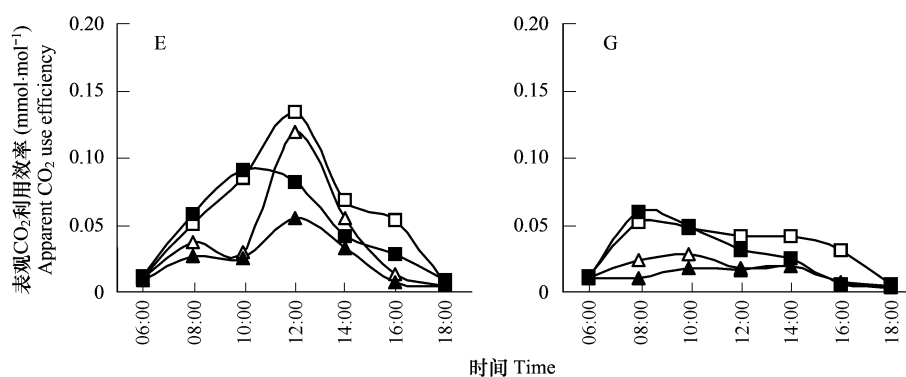


图9 不同土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头表观 CO_2 利用效率(CUE)的日变化

Fig. 9 Diurnal changes of Apparent CO_2 use efficiency of *E. angustifolia*, L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) under different soil drought stress

度下,孩儿拳头表观 CO_2 利用效率较低。

2.5 土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头叶片保护酶活性变化

SOD、POD、CAT 是植物体内清除自由基的重要保护酶^[18]。SOD 能将 O_2^- 清除氧化成 H_2O_2 和 O_2 , POD、CAT 能将 H_2O_2 转变为 H_2O 和 O_2 ^[19]。随着干旱胁迫的加剧,两物种叶片的 SOD 酶活性先升高后降低(图 10)。沙枣在 T_1 、 T_2 胁迫下,SOD 酶活性分别高出 CK23%、12%,在 T_3 胁迫下,SOD 酶活性最低,低于 CK20%,

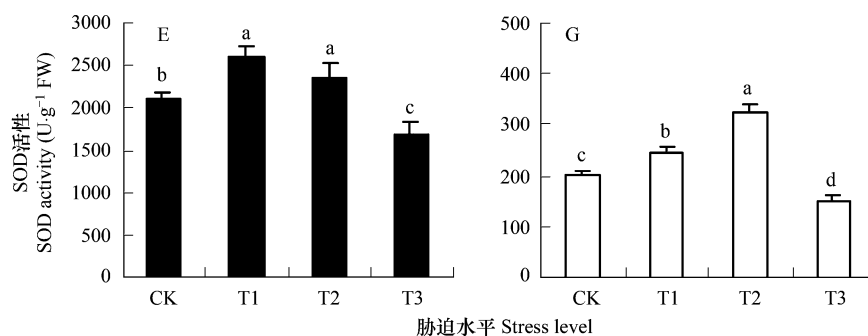


图10 沙枣和孩儿拳头 SOD 活性对土壤干旱胁迫的响应

Fig. 10 Response of SOD activity of *E. angustifolia*, L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) to soil drought stress

T_1 与 T_2 差异不显著,其它处理间差异均显著;孩儿拳头 SOD 酶活性在 T_1 胁迫下高出 CK22%,在 T_2 胁迫下最高,高出 CK62%,在 T_3 胁迫下,SOD 酶活性最低,低于 CK25%,各处理间差异均显著。土壤含水量高于 12.8% 时,两物种 SOD 酶活性均高于 CK,随着土壤含水量的降低,SOD 酶活性低于 CK,这说明 12.8% 的土壤含水量是两物种 SOD 酶的耐受域值。物种间相比,在同一梯度下沙枣 SOD 酶活性大约是孩儿拳头的 10 倍。

随着干旱胁迫的加剧,两物种叶片的 POD 酶活性先升高后降低(图 11)。沙枣在 T_1 、 T_2 、 T_3 胁迫下,POD 酶活性分别高出 CK60%、77%、31%,各处理间差异均显著;孩儿拳头在 T_1 、 T_2 、 T_3 胁迫下,POD 酶活性分别高出 CK37%、45%、8%, T_1 与 T_2 、 T_3 与CK 差异不显著,其他处理间差异均显著。重度胁迫下(T_3),沙枣 POD 酶活性虽然有所下降,但仍高于 CK,而孩儿拳头则和 CK 无显著差异。物种间相比,在同一梯度下孩儿拳头 POD 酶活性大约是沙枣的 5~7 倍。

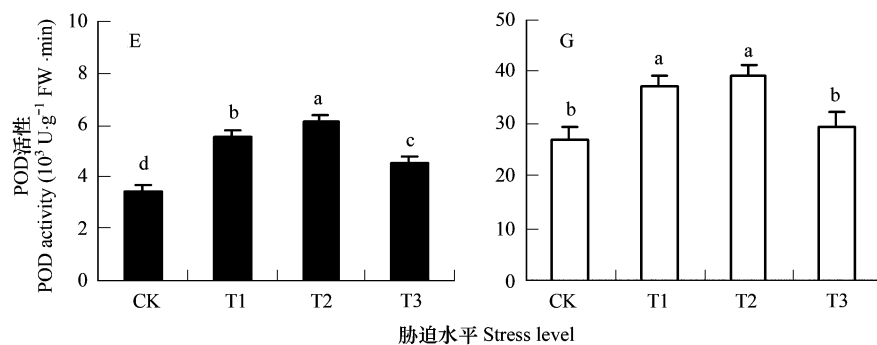


图 11 沙枣和孩儿拳头 POD 活性对土壤干旱胁迫的响应

Fig. 11 Response of POD activity of *E. angustifolia*. L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) to soil drought stress

随着干旱胁迫的加剧,两物种叶片的 CAT 酶活性先升高后降低(图 12)。沙枣在 T_1 、 T_2 胁迫下,CAT 酶活性分别高出 CK30%、91%,在 T_3 胁迫下,比 CK 下降了 9%,各处理间差异均显著;孩儿拳头在 T_1 、 T_2 胁迫下,CAT 酶活性分别高出 CK20%、35%,在 T_3 胁迫下,比 CK 下降了 36%,各处理间差异均显著。土壤含水量为 6.4%~8.0% 时,两物种 CAT 酶活性均显著低于 CK 沙枣下降幅度较小。

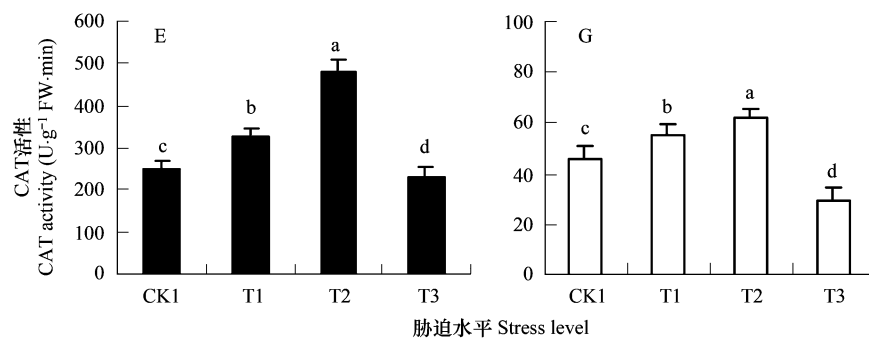


图 12 沙枣和孩儿拳头 CAT 活性对土壤干旱胁迫的响应

Fig. 12 Response of CAT activity of *E. angustifolia*. L (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) to soil drought stress

2.6 土壤干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头脂质过氧化作用

干旱胁迫会导致植物脂质过氧化,通常用脂质过氧化产物丙二醛(MDA)的含量变化来衡量脂质过氧化程度^[20]。随着干旱胁迫程度的增加,两物种叶片中的 MDA 含量均呈现升高趋势,但升高幅度不同(图 13)。在 T_1 胁迫下,沙枣 MDA 含量和 CK 差异不显著,在 T_2 、 T_3 胁迫下,MDA 含量分别比 CK 高出 23%、57%;随着土壤干旱胁迫的加强,孩儿拳头 MDA 含量出现了明显增加,在 T_1 、 T_2 、 T_3 胁迫下,MDA 含量分别比 CK 高出 21%、47%、89%,各处理间差异显著。这说明干旱胁迫引起了两物种的脂质过氧化程度的升高,胁迫越严重,

脂质过氧化程度越高。物种间相比,孩儿拳头叶片脂质过氧化程度受干旱胁迫的影响较大。

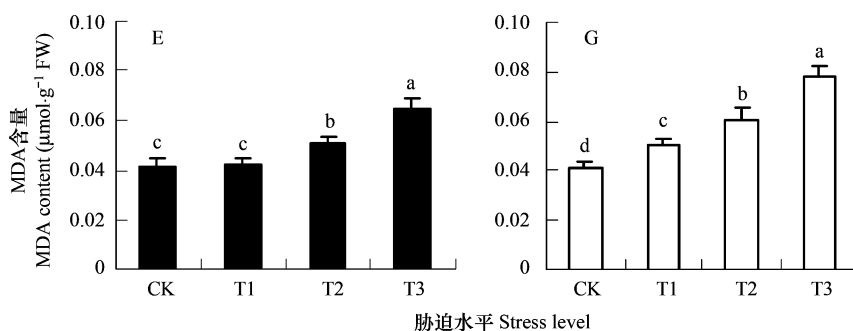


图 13 沙枣和孩儿拳头 MDA 含量对土壤干旱胁迫的响应

Fig. 13 Response of MDA content of *E. angustifolia* L. (E) and *Grewia biloba* Don var. *parviflora* Hand-Mart. (G) to soil drought stress

3 讨论

干旱胁迫会引起气孔导度的降低或者气孔的关闭,进而影响植物的净光合速率和蒸腾速率^[21~23]。本研究显示,干旱胁迫不仅引起两物种净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度的下降,而且使其日变化曲线在一定程度上发生改变。沙枣净光合速率日进程曲线由单峰(T₁)变为双峰(T₂、T₃),孩儿拳头均为单峰曲线(T₁、T₂、T₃);沙枣蒸腾速率日进程曲线经历了单峰(T₁)、双峰(T₂)和单峰(T₃)的变化,孩儿拳头由单峰曲线(T₁、T₂)变为双峰曲线(T₃)。沙枣净光合速率日进程由单峰曲线变为双峰曲线,说明干旱引起了沙枣光合对策的改变,双峰曲线可在一定程度补偿净光合速率的降低,而孩儿拳头却没有表现出这种改变,同一胁迫梯度下,沙枣净光合速率下降幅度较小。同一胁迫梯度下,孩儿拳头蒸腾速率均大于沙枣,且重度胁迫下蒸腾速率日进程为双峰曲线,说明其通过蒸腾损失水分较多。轻度(T₁)、中度干旱胁迫下(T₂)沙枣气孔导度受干旱胁迫影响大,重度胁迫下(T₃),孩儿拳头受影响大,比 CK 下降 51%。在中度干旱胁迫下(T₂),两物种胞间 CO₂ 浓度最低,这说明 T₁、T₂胁迫下,气孔阻力限制了 CO₂ 的进入叶片,T₃胁迫下胞间 CO₂ 浓度的回升是光合机构 CO₂ 利用率的下降造成的。薛崧等^[24]研究发现在干旱胁迫下,植物气孔导度减少或部分关闭,导致气孔限制值增大,从而减少了植物体内的水分蒸发。本研究表明,沙枣和孩儿拳头气孔限制值(*Ls*)随着干旱胁迫的加剧,气孔限制值先增高后降低,但仍高于 CK。在中度干旱胁迫下(T₂),两物种气孔限制值都最低,同一胁迫梯度下孩儿拳头气孔限制值下降幅度是沙枣的 5~7 倍。根据 Farquhar 与 Sharkey^[25]的观点,在轻度和中度胁迫下,两物种的净光合速率的下降主要是由气孔因素引起的,重度胁迫下,净光合速率的下降主要是非气孔因素引起的。

随着干旱胁迫的增加,沙枣瞬时水分利用效率呈现增加-下降-再增加趋势,孩儿拳头呈现下降趋势。在中度干旱胁迫下(T₂),两物种瞬时水分利用效率都最低,沙枣在重度胁迫下(T₃)瞬时水分利用效率仍高于 CK,说明其对干旱胁迫的良好适应性。这说明干旱胁迫会导致植物光合速率、蒸腾速率均下降,由于蒸腾速率下降幅度大于光合速率下降幅度,使瞬时水分利用效率升高^[26,27]。干旱胁迫引起了两物种表观光能利用效率显著下降,T₃胁迫下,下降率达 50% 左右,孩儿拳大表观光能利用效率对干旱胁迫比较敏感。随着干旱胁迫的加剧,两物种表观 CO₂ 利用效率总体呈现下降趋势,但二者又存在一定的差异。沙枣表观 CO₂ 利用效率日进程经历了单峰(T₁)、双峰(T₂)、单峰(T₃)的变化,孩儿拳头各个处理的表观 CO₂ 利用效率日变化均呈现单峰曲线。沙枣表观 CO₂ 利用效率日进程双峰曲线(T₂)在一定程度上有利于其表观 CO₂ 利用效率的提高,但重度胁迫下(T₃),这种补偿效应消失,这与郭卫华等^[3]在中间锦鸡儿上的研究结果一致。

SOD、POD、CAT 是保护酶系统中的关键保护酶,植物对逆境的适应能力和抗性保护酶的活性密切相关^[28~30]。本研究显示,随着干旱胁迫的加剧,两物种叶片的 SOD、POD、CAT 酶活性先升高后降低,和张文辉等^[7]的研究结果一致。土壤含水量高于 12.8% 时,两物种 SOD 酶活性均高于 CK,随着土壤含水量的降低,

SOD 酶活性低于 CK,这说明 12.8% 的土壤含水量是两物种 SOD 酶的耐受域值。物种间相比,在同一梯度下沙枣 SOD 酶活性大约是孩儿拳头的 10 倍。重度胁迫下(T_3),沙枣 POD 酶活性虽然有所下降,但仍高于 CK,而孩儿拳头则和 CK 无显著差异。物种间相比,在同一梯度下孩儿拳头 POD 酶活性大约是沙枣的 5~7 倍。重度胁迫下(T_3),两物种 CAT 酶活性均显著低于 CK,沙枣下降,保护酶活性和脂质过氧化产物 MDA 存在一定的相关性,当外界环境对植物的胁迫程度较轻时,植物体内的保护酶活性维持在较高的水平,脂质过氧化程度较低,一旦超过植物的耐受极限,保护酶活性会受到抑制,导致脂质过氧化产物 MDA 的大量产生^[31]。本研究显示,随着干旱胁迫程度的增加,两物种叶片中的 MDA 含量均呈现升高趋势,这说明干旱胁迫引起了两物种的脂质过氧化程度的升高,胁迫越严重,脂质过氧化程度越严重。物种间相比,孩儿拳头叶片脂质过氧化程度受干旱胁迫的影响较大。

References:

- [1] Qi S T, Ma Y L, Jiang S, *et al.* Tianjin Urban Landscape Ecosystem and Species variety. *Urban Environment and Urban Ecology*, 2004, 17(2): 11–13.
- [2] Deng X, Li X M, Zhang X M, *et al.* Studies on gas exchange of *Tamarix ramosissima* Lbd. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 180–187.
- [3] Guo W H, Li B, Huang Y M, *et al.* Effects of severity of water stress on gas exchange characteristics of *Caragana intermedia* Seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2716–2722.
- [4] Xia X L, Zheng C X, Yin W L. Effect of drought stress on the peroxidation of membrane lipids, The composition of membrane fatty acids and ethylene evolution. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(3): 8–12.
- [5] Sun G R, Peng Y Z, Yan X F, *et al.* Effect of drought stress on activity of cell defense enzymes and lipid peroxidation in leaves of *Btula patyphylla* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39(1): 165–167.
- [6] Yan X F, Li J, Zu Y G. Effect of drought stress on activity of cell defense enzymes and lipid peroxidation in Korean pine seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(6): 850–854.
- [7] Zhang W H, Duan B L, Zhou J Y, *et al.* Water relations and activity of cell defense enzymes to water stress in seedling leaves of different provenances of *Quercus variabilis*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(4): 483–490.
- [8] Li X, Yan X F, Yu T. Effects of water stress on protective enzyme activities and lipid peroxidation in *Phellodendron amurense* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(12): 2353–2356.
- [9] Berry J A and Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee ed. *Photosynthesis*. New York: Academic Press, 1982. 263–343.
- [10] Nijs I, Ferris R, Blum H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATL) and free air CO₂ enrichment (FACE). *Plant Cell Environ*, 1997, 20(8): 1041–1050.
- [11] Long S P, Baker N R, Rains C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration. *Vegetatio*, 1993, 104: 33–45.
- [12] He W M, Xu F Y. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(5): 630–634.
- [13] Li B L, Mei H S. Relationship between oat leaf senescence and activated oxygen metabolism. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1989, 15(1): 6–12.
- [14] Zhang Z L, Qu W Q. *The Experimental Guide for Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2003.
- [15] Trevor E, Kraus R, Austin F. Paclobutrazol protects wheat seedlings from heat and paraquat injury is detoxification of active oxygen involved. *Plant Cell Physiol*, 1994, 35(1): 45–52.
- [16] Wang W Z, Han R L, Liang Z S, *et al.* Effect of soil drought stress on the shoot growth and water use efficiency of *Quercus liaotungensis* and *Acer stenolobum* var. *megaphyllum*. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2003, 23(8): 1377–1382.
- [17] Wang L, Zhang T, Ding S Y. Effect of drought and rewatering on photosynthetic physiological characteristics of soybean. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2073–2078.
- [18] Noctor G, Foyer C H. Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1998, 49(1): 249–279.
- [19] Chaitanya K V, Sundar D, Masilamani S, *et al.* Variation in heat stress-induced antioxidant enzyme activities among three mulberry cultivars. *Plant Growth Regulation*, 2002, 36(2): 175–180.
- [20] Gina Brito, Armando Costa, Henrique M A C, *et al.* Response of *Olea europaea* ssp. *Maderensis* in vitro shoots exposed to osmotic stress. *Scientia*

- Horticu Nurac, 2003, 97: 411—417.
- [21] Cowan I R, Raven J A, Hartung W, *et al.* Possible role for abscisic acid in coupling stomatal conductance and photosynthetic carbon metabolism in leaves. *Aust J Plant Physiol*, 1982, 9: 489—498.
- [22] Colom M R, Vazzana C. Drought stress effects on three cultivars of *Eragrostis curvula*: Photosynthesis and water relations. *Plant Growth Regulation*, 2001, 34(2): 195—202.
- [23] Domingo F, Gutierrez L, Brenner A J, *et al.* Limitation to carbon assimilation of two perennial species in semi-arid south-east Spain. *Biologia Plantarum*, 2002, 45(2): 213—220.
- [24] Xue S, Wang P H, Xu D Q, *et al.* Carboxylation and related reaction in wheat seedlings under osmotic stress. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 1992, 18(1): 1—7.
- [25] Farquhar G D and Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Physiol.*, 1982, 33: 317—345.
- [26] Heitholt J J. Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen and water-stressed winter wheat. *Agron. J.*, 1989, 81: 464—469.
- [27] Jie Y L, Yang H Q, Cui M G, *et al.* Relation between soil water content and water use efficiency of apple leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(3): 387—390.
- [28] Lima A L S, Damatta F M, Pinheiro H A, *et al.* Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 47(3): 239—247.
- [29] Sundar D, Perianayagay B, Reddy A R. Localization of antioxidant enzymes in the cellular compartments of sorghum leaves. *Plant Growth Regulation*, 2004, 44(2): 157—163.
- [30] Sun C H, Li Y, He H Y, *et al.* Physiological and biochemical responses of *Chenopodium album* to Drought Stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2556—2561.
- [31] Li M, Wang G X. Effects of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(4): 503—507.

参考文献:

- [1] 齐树亭, 马艳丽, 江莎, 等. 天津市景观生态及物种多样性. *城市环境与城市生态*, 2004, 17(2): 11—13.
- [2] 邓雄, 李小明, 张希明, 等. 多枝怪柳气体交换特性研究. *生态学报*, 2003, 23(1): 180—187.
- [3] 郭卫华, 李波, 黄永梅, 等. 不同程度的水分胁迫对中间锦鸡儿幼苗气体交换特征的影响. *生态学报*, 2004, 24(12): 2717—2722.
- [4] 夏新莉, 郑彩霞, 尹伟伦. 土壤干旱胁迫对樟子松针叶膜脂过氧化、膜脂成分和乙烯释放的影响. *林业科学*, 2000, 36(3): 8—12.
- [5] 孙国荣, 彭永臻, 阎秀峰, 等. 干旱胁迫对白桦实生苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. *林业科学*, 2003, 39(1): 165—167.
- [6] 阎秀峰, 李晶, 祖元刚. 干旱胁迫对红松幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. *生态学报*, 1999, 19(6): 850—854.
- [7] 张文辉, 段宝利, 周建云, 等. 不同种源栓皮栎幼苗叶片水分关系和保护酶活性对干旱胁迫的响应. *植物生态学报*, 2004, 28(4): 483—490.
- [8] 李霞, 阎秀峰, 于涛. 水分胁迫对黄檗幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2353—2356.
- [12] 何维明, 马风云. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 630—634.
- [13] 李柏林, 梅慧生. 燕麦叶片衰老与活性氧代谢的关系. *植物生理学报*, 1989, 15(1): 6—12.
- [14] 张志良, 瞿伟菁. *植物生理学实验指导*. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [16] 王海珍, 韩蕊莲, 梁宗锁, 等. 土壤干旱对辽东栎、大叶细裂槭幼苗生长及水分利用的影响. *西北植物学报*, 2003, 23(8): 1377—1382.
- [17] 王磊, 张彤, 丁圣彦. 干旱和复水对大豆光合生理生态特性的影响. *生态学报*, 2006, 26(7): 2073—2078.
- [24] 薛崧, 汪沛洪, 许大全, 等. 水分胁迫对冬小麦 CO₂ 同化作用的影响. *植物生理学报*, 1992, 18(1): 1—7.
- [27] 接玉玲, 杨洪强, 崔明刚, 等. 土壤含水量与苹果叶片水分利用率的关系. *应用生态学报*, 2001, 12(3): 387—390.
- [30] 孙存华, 李扬, 贺鸿雁, 等. 藜对干旱胁迫的生理生化反应. *生态学报*, 2005, 25(10): 2556—2561.
- [31] 李明, 王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. *生态学报*, 2002, 22(4): 503—507.