

DOI: 10.5846/stxb201304060609

周瑞莲, 侯玉平, 左进城, 王艳芳. 不同沙地共有种沙生植物对环境的生理适应机理. 生态学报, 2015, 35(2): 340-349.

Zhou R L, Hou Y P, Zuo J C, Wang Y F. The physiological adaptation mechanisms of four common desert species in response to desert environments. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(2): 340-349.

不同沙地共有种沙生植物对环境的生理适应机理

周瑞莲*, 侯玉平, 左进城, 王艳芳

鲁东大学生命科学学院, 烟台 264025

摘要: 选择 3 个温带沙地(松嫩沙地、呼伦贝尔沙地、科尔沁沙地)4 个共有种沙生植物(黄柳(*Salix gordejewii*)、差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)、扁蓿豆(*Melissitus ruthenica*)、猪毛菜(*Salsola collina*)), 通过自然状况下其叶片抗氧化酶活力和渗透调节物及丙二醛(MDA)含量日变化分析, 探讨抗氧化酶活力和渗透调节物在沙生植物适应沙漠环境强光辐射和温度日变化中的作用, 以及不同科属沙生植物抗逆生理调控机理的差异。结果表明: (1) 不同沙地的 4 个共有沙生植物种可通过自身快速生理代谢调解, 积累渗透调节物、提高抗氧化酶活力应对沙漠环境强光辐射和温度日变化, 但生理调控幅度较小。(2) 3 个沙地不同科属的 4 个共有种在渗透调节物含量和抗氧化酶活力及种类上存在差异。扁蓿豆叶片日均 MDA 含量、POD(peroxidase)活力、CAT(catalase)活力、脯氨酸含量均最高, 分别较其它 3 个种平均高 2、10、2 和 2.5 倍。黄柳叶片日均 MDA 含量较高, SOD(superoxide dismutase)活力和可溶性糖含量最高, 分别较其它 3 个种高 1.2 和 3 倍。差巴嘎蒿和猪毛菜叶内 MDA 含量较低, POD、CAT、SOD 活力和脯氨酸、可溶性糖含量均最低。沙生植物细胞中膜脂过氧化程度和抗氧化酶活力及渗透调节物含量呈正相关。自然状况下 3 个沙地的扁蓿豆和黄柳通过生理代谢调节维持细胞水分和氧自由基代谢平衡适应沙漠环境, 差巴嘎蒿和猪毛菜依靠特殊的叶片形态结构变异减少光辐射吸收、降低水分蒸腾、维持叶片水平平衡、降低细胞膜脂过氧化。因此不同科属沙生植物维持叶片水分和氧自由基代谢平衡可能是其适应沙漠环境生存的重要生理调控机理。由于不同科属沙生植物种对沙漠环境适应的生理调节机理的不同, 在未来农作物、林木抗逆育种中, 根据具体科属植物选择合适的沙生植物作为亲本对提高抗逆育种效率是十分重要的。

关键词: 共有种; 沙生植物; 沙地; 抗氧化酶活力; 渗透调节物

The physiological adaptation mechanisms of four common desert species in response to desert environments

ZHOU Ruilian*, HOU Yuping, ZUO Jincheng, WANG Yanfang

College of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, China

Abstract: Drought and heat tolerance are increasingly important agronomic traits. This study examines the mechanisms utilized by common desert species to adapt to drought, heat, and higher light intensity. Plants of four different families (the sandy shrub *Salix gordejewii*, the sub-shrub *Artemisia halodendron*, the legume *Melissitus ruthenicus*, and the sub-shrub *Salsola collina*) were grown in three different natural arid environments: Kerqin Sandy Land (least extreme heat and drought), Hulunbeier Sandy Land, and Songnen Sandy Land. The activities of the antioxidant enzyme systems superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) and the levels of malonaldehyde (MDA), a biomarker for oxidative stress, and the osmoregulatory substances soluble sugar and proline were monitored in leaves on a daily basis. No significant differences between environments for a single species were observed although antioxidative enzymatic activities and osmoregulatory contents were somewhat lower in plants grown in Kerqin Sandy Land than in the more severely arid

基金项目: 国家 973 课题(2009CB421303); 国家自然科学基金资助项目(30972422); 中国科学院方向性项目(KZCXZ-YW-431)

收稿日期: 2013-04-06; **网络出版日期:** 2014-03-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhoulr@hotmail.com

conditions found in Hulunbeier Sandy Land and Songnen Sandy Land. There were, however, significant differences between species. *Melissitus ruthenicus* had the highest POD and CAT activities and also the highest levels of proline and MDA; *Salix gordejvii* had the highest SOD activity and soluble sugar content and higher than average MDA content. *Artemisia halodendron* and *Salsola collina* had the lowest levels of proline and soluble sugar and activities of POD, CAT, and SOD, and a lower content of MDA. These results indicate that the degree of lipid peroxide is positively correlated with the activities of antioxidant enzymes and contents of proline and soluble sugar in these four species. However not all antioxidant enzymes increase uniformly among the four species in response to drought, suggesting that different antioxidant enzymes may be more important for imparting adaptation to arid conditions in some desert species as compared to others. In natural desert environments, *Melissitus ruthenicus* maintains its water balance and superoxide free radical metabolism balance by keeping higher concentrations of proline and activities of POD and CAT; *Salix gordejvii* by holding higher contents of soluble sugar and higher SOD activity; and *Artemisia halodendron* and *Salsola collina* by having leaf blades with a special structure to reduce taking in light radiation and avoiding water transpiration. These results suggest several different gene systems could be targeted for increasing drought tolerance in plants of economic importance.

Key Words: common species; desert plants; sandy lands; the activity of antioxidant enzyme; osmoregulation substance

自然选择使沙漠植物成为能在高温、干旱、贫瘠的沙漠环境中生存的物种^[1]。它们不仅在防风固沙、修复生态环境、维持沙漠环境中起重要作用,而且也成为目前作物、林木、草坪抗逆育种的重要种质资源。但由于沙漠植物种类较多,涉及的科属繁多,以及生活型和生态型的不同也使它们对环境的适应机理各不相同。而探究不同科属植物抗逆生理机理对未来沙漠植物的开发利用有重要作用。

目前已将“氧自由基理论”^[2-7]引入到沙生植物抗逆生理机理的研究。在对人工控制土壤水分模拟干旱胁迫下差巴嘎蒿^[8-9]、沙棘^[10]、黄柳^[11]、小叶锦鸡儿^[12]、芦苇^[13]的研究发现,适度土壤干旱可诱导沙生植物抗氧化酶活力增强,重度土壤干旱可导致其叶片抗氧化酶系统损伤,抗氧化酶活力下降,而且在土壤反复干旱复水处理中,叶片抗氧化酶活力和MDA含量随土壤干旱加剧而增高,随灌水而降低。同时,在干旱胁迫中,沙生植物可溶性糖和脯氨酸含量均增加^[11,14-15]。这些在细胞失水时积累的渗透调节物在维持细胞水分平衡,保护膜完整性上起重要的生理调节作用^[6,16-19]。另外对自然状况下处于不同沙漠化地段上的沙生植物抗氧化酶变化规律研究发现,随着沙漠化程度加重至中度沙漠化,糙隐子草、扁蓿豆和冷蒿种群优势度增加,且种群SOD和POD活力增加,沙漠植物种群优势度的增加和种群抗氧化能力增强呈正相关^[20]。研究表明,沙漠环境生长的植物抵御恶劣环境的能力与其细胞具有较强的抗氧化和渗透调节能力密切相关。而目前对沙漠植物抗逆性研究多集中在某一沙生植物或不同生态型沙生植物在短期不同强度水分胁迫或土壤干旱胁迫下,叶片抗氧化酶活力和渗透调节物含量的变化规律和适应机制研究,以及不同生态型沙生植物的抗氧化酶活力和渗透调节物含量差异对比分析。虽然它可揭示沙生植物对环境变化适应的生理调控机制,但由于模拟控制实验条件的单因子性、实验材料的局限性、加之实验处理时间短、强度大,很难确切了解具有不同生物学特性的不同科属沙生植物在对沙漠环境漫长适应过程中形成的生理适应机理,以及它们在生理适应机理上的差异。由于不同科属沙生植物对沙漠环境适应生理机制受遗传所控制,而揭示它们对沙漠环境适应的遗传差异,对未来农业、林业、草业选择合适的靶基因进行成功的抗逆育种是至关重要的。目前,关于不同科属沙生植物抗逆机理异同性研究鲜有报道。

本研究选自分别生长在呼伦贝尔、松嫩、科尔沁3个沙地上的4个共有种沙生植物为试验材料,通过对在自然条件下生长的4个共有种沙生植物叶片细胞膜脂过氧化、抗氧化酶活力和渗透调节物含量日变化分析,探讨抗氧化酶活力和渗透调节物含量日变化与日间温度和光辐射变化的关系,探讨它们在沙生植物适应沙漠环境的生理调控作用,以及这种生理调节作用是否在不同科属沙生植物中存在差异。该研究不仅可深入了解沙生植物对环境变化的生理调控机理,丰富植物抗逆理论,而且对未来沙生植物种质基因库合理开发

具有重要的指导作用。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

松嫩沙地的研究区设在吉林杜尔伯特县新店林场,地处松嫩沙地腹地。处于 43° — 47° N, 122° — 126° E; 该区属中温带半湿润气候向半干旱气候的过渡带温带半干旱大陆性气候,年平均气温 3.6 — 4.4 $^{\circ}\text{C}$,无霜期 148 d,年降水量 428 mm,年平均风速 2.5 — 4.2 m/s。沙质草地优势植物种该区主要植物有榆树(*Ulmus pumila*)、山杏(*Prunus armeniaca*)、大针茅(*Stipa grandis*)、线叶菊(*Filifolium sibiricum*)、羊草(*Leymus chinensis*)、差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)等。

呼伦贝尔沙地的研究区设在内蒙古新巴尔虎左旗北部的嵯岗镇附近,地处呼伦贝尔沙地北测。 47° — 53° N, 115° — 126° E; 该区属于温带半干旱大陆性季风气候,冬季严寒而漫长,夏季温和而短促,年平均气温 -0.4 $^{\circ}\text{C}$,无霜期 110 d 左右,年平均降水量 268 mm,多大风,年平均风速 4 m/s。该区主要植物有大针茅、克氏针茅(*Stipa krylovii*)、羊草、线叶菊、冷蒿(*Artemisia rtemisiafrigida*)等,沙化草地常见种有黄柳(*Salix gordejvii*)、差巴嘎蒿等。由于气候干旱、风速过大造成草场风蚀严重,局部地区造成草场沙化、退化。

科尔沁沙地的研究区设在奈曼旗境内的中南部中国科学院沙漠研究试验站内,地理位置 $120^{\circ}55'E$, $42^{\circ}41'N$, 平均海拔 360 m, 该区域属温带半干旱大陆性季风气候,年均温 6.4 $^{\circ}\text{C}$, ≥ 10 $^{\circ}\text{C}$ 年积温在 3000 $^{\circ}\text{C}$ 以上,无霜期约 150 d, 年降水量 364.6 mm, 主要集中在 6 — 8 月,年均蒸发量 1972.8 mm, 土壤类型主要有风沙土。该区主要植物有差巴嘎蒿、狗尾草(*Setaria viridis* (L.) Beauv)、虫实(*Corispermum declinatum*)、猪毛菜(*Salsola collina* Pall)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地选择

在 2010 年夏季 8 月初分别选择内蒙古新巴尔虎左旗北部的嵯岗镇沙地(呼伦贝尔沙地)、吉林杜尔伯特县新店林场沙地(松嫩沙地)、和内蒙古奈曼旗中国科学院奈曼沙漠试验站沙地(科尔沁沙地)为研究区,在研究区选择天然沙地向阳坡面供试植物生长密集区为试验地。

1.2.2 试验材料

分别选取生长在呼伦贝尔沙地、松嫩沙地和科尔沁沙地上的差巴嘎蒿、扁蓿豆(*Melissitus ruthenica*)、黄柳和猪毛菜 4 种沙生植物为试验材料。

1.2.3 标记植株

分别在 3 个沙地的试验地上选择健壮、株型中等、株高一致的植株为试验材料并用红色标签标记,每种标记 15 株。

1.2.4 试验取材

3 个试验区取样顺序为呼伦贝尔沙地(8 月 1 日到 3 日),然后松嫩沙地(8 月 5 日到 6 日),最后科尔沁沙地(8 月 8 日到 10 日)。根据天气预报,选择晴好无雨的晴天,在每个试验区各连续取材两天,为两个重复。根据沙漠环境日温差大(早上 16 $^{\circ}\text{C}$, 中午 42 $^{\circ}\text{C}$, 晚上 19 $^{\circ}\text{C}$)这一特点,确定在早中晚各时间段取样。具体取样时间为 $6:00$ 、 $10:00$ (早), $12:00$ 、 $14:00$ (中午), $18:00$ (晚上)。各时段取样均在标记的植株上进行。即将标记植株 $3/4$ 株高以上部位叶片随机用剪刀剪取,每次剪少许。并将同种不同标记植株上剪取的叶片混匀,包裹立刻用液氮固定,然后带回实验室用于抗氧化酶活力、渗透调节物质和丙二醛的测定。

1.2.5 酶液提取

酶的提取是在 4 $^{\circ}\text{C}$ 条件下进行的。从液氮固定的材料中随机称取一定量的样叶于预冷研钵中,加入酶提取液(磷酸缓冲液, pH 值 $=7.8$),冰浴上研磨成匀浆,在 15000 r/min 4 $^{\circ}\text{C}$ 条件下离心 15 min,上清液用于酶的测定。每个处理的酶液提取重复两次。

1.2.6 生理指标测定

采用氯化硝基四氮唑蓝 (NBT) 光化还原法^[6]测定 SOD 活性;采用过氧化氢碘量法^[21]测定 CAT 活性;采用愈创木酚法^[22]测定 POD 活性、硫代巴比妥酸 (TBA) 比色法^[22]测定丙二醛 (MDA) 含量、茚三酮法^[22]测定游离脯氨酸;采用蒽酮比色法^[23]测定可溶性糖含量。每个指标重复 5 次。

1.3 数据处理

实验数据采用 3 个以上重复的平均值 $\pm$ 标准差 (mean $\pm$ SD, standard deviation), 用 SPSS 11.5 软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 4 种沙生植物叶片 MDA 含量日变化比较

在植物对环境胁迫的生理适应调控机理研究中发现,胁迫条件下细胞氧自由基积累引起细胞膜脂过氧化是导致细胞受害死亡的主要原因^[3,6-7]。MDA 是膜脂过氧化的终产物之一。研究发现,棉花^[24]、西红柿^[25]、小麦^[26]抗盐性增强和细胞中 MDA 含量的降低相关。因此,MDA 含量常作为胁迫伤害的常用指标^[2,20],鉴定细胞膜脂过氧化程度和植物抗逆性的一个重要检测指标。

3 个沙地的 4 个共有种沙生植物日间叶片 MDA 含量均表现出中午气温增高时增加 (图 1),但波动差异不显著。但是,3 个沙地 4 个共有种种间 MDA 含量差异显著 ($P < 0.05$)。以扁蓿豆叶片日均 MDA 最高,在松嫩沙地分别较黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜高 1.5 倍、3.8 倍、2.9 倍;在呼伦贝尔沙地上分别较其高 1.9 倍、1.6 倍、71%;在科尔沁沙地上分别较其高 2.4 倍、3.6 倍、4.2 倍。自然状况下,黄柳、差巴嘎蒿和猪毛菜叶片维持较低的膜脂过氧化可能是其适应沙漠环境的主要原因。3 个沙地间共有种叶片 MDA 含量,差异较小。

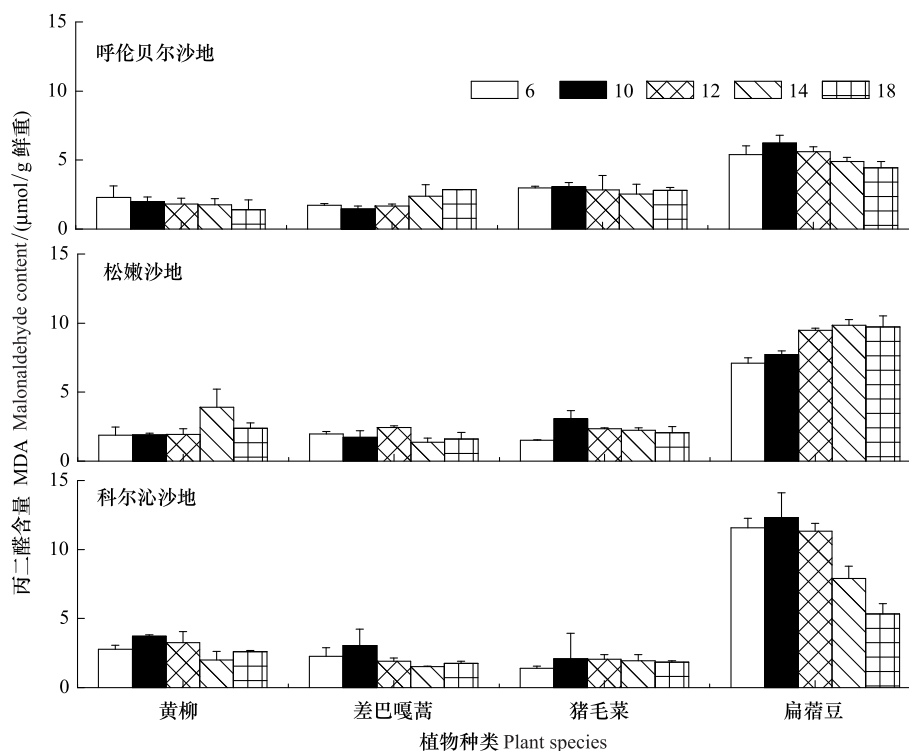


图 1 自然条件下科尔沁沙地、呼伦贝尔沙地、松嫩沙地上 4 个共有种 (黄柳、差巴嘎蒿、扁蓿豆、猪毛菜) 叶片丙二醛 (MDA) 含量日变化比较

Fig.1 Comparison of the daily changes in MDA contents in leaves of *Salix gordejewii*, *Artemisia halodendron*, *Melissitus ruthenicus*, *Salsola collina* grown respectively in Horqin sandy land, Hulunbeier sandy land, Songnen sandy land under natural environment

2.2 4 种沙生植物叶片抗氧化酶活力日变化比较

日间,不同沙地 4 个共有种叶片 SOD 活力波动幅度较大,规律性不强(图 2)。但 4 个共有种种间叶片 SOD 活力差异显著($P < 0.05$)。3 个沙地上不仅黄柳叶片日均 SOD 活力最高,在松嫩沙地上比差巴嘎蒿、猪毛菜、扁蓿豆分别高 96%、190%、87%;在呼伦贝尔沙地上分别较其高 3.7 倍、1.3 倍、1 倍;在科尔沁沙地上分别较其高 55%、52%、52%。而且,日间叶片 SOD 活力波动不明显。

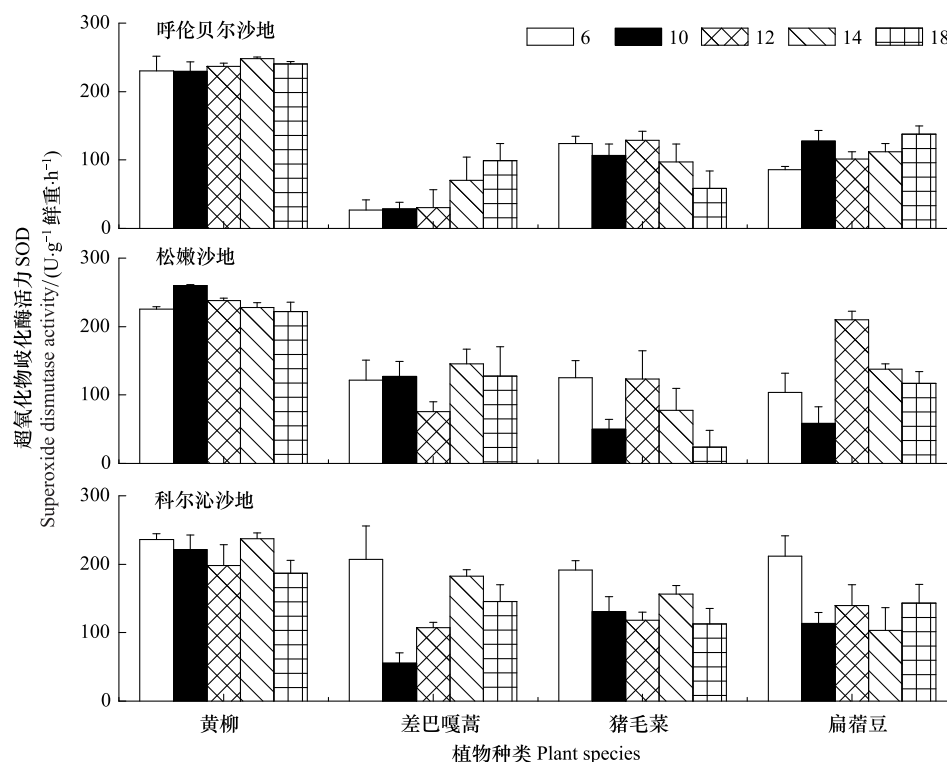


图 2 自然条件下科尔沁沙地、呼伦贝尔沙地、松嫩沙地上 4 个共有种(黄柳、差巴嘎蒿、扁蓿豆、猪毛菜)叶片过氧化物歧化酶(SOD)活力日变化比较

Fig.2 Comparison of the daily changes in the activity of SOD in leaves of *Salix gordejvii*, *Artemisia halodendron*, *Melissitus ruthenicus*, *Salsola collina* grown respectively in Horqin sandy land, Hulunbeier sandy land, Songnen sandy land under natural environment

日间,不同沙地 4 个共有种沙生植物叶片 POD 活力波动幅度不大,差异不显著(图 3)。但 4 个共有种种间叶片日均 POD 活力差异显著($P < 0.05$)。3 个沙地均以扁蓿豆叶片日均 POD 活力最高,差巴嘎蒿日均 POD 活力最低。3 个沙地扁蓿豆叶片日均 POD 活力几乎比黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜高 10 倍,但黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜种间 POD 活力差异不显著。3 个沙地间共有种叶片 POD 活力存在差异:科尔沁沙地扁蓿豆叶片 POD 活力较高,分别比呼伦贝尔和松嫩沙地高 4.8 倍和 5.7 倍;科尔沁沙地猪毛菜叶片日均 POD 活力分别比呼伦贝尔和松嫩沙地高 104% 和 35%;松嫩沙地黄柳叶片 POD 活力分别比呼伦贝尔和科尔沁沙地高 3.4 倍和 2.0 倍。

日间不同沙地 4 个共有种沙生植物叶片 CAT 活力变化不同,但日间叶片 CAT 活力波动不明显(图 4)。4 个共有种种间叶片日均 CAT 活力差异显著($P < 0.05$)。呼伦贝尔和松嫩沙地均以扁蓿豆叶片日均 CAT 活力最高,其中在呼伦贝尔沙地扁蓿豆叶片日均 CAT 活力比黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜分别高 1.7 倍、2.4 倍和 3.3 倍,在松嫩沙地分别较其高 1.1 倍、1.6 倍和 1.4 倍。但科尔沁沙地上种间日均 CAT 活力差异不明显。

结果表明,4 个共有种沙生植物长期对不同沙地环境的适应,形成了自身抗氧化酶调控机制,而该机制使它们能适应沙漠环境日间光辐射强度和温度的剧烈变化。

2.3 4 种沙生植物叶片渗透调解物含量日变化

许多研究表明,在短期胁迫处理下,植物会在短时间内,迅速大量地合成和积累脯氨酸、可溶性糖等渗透

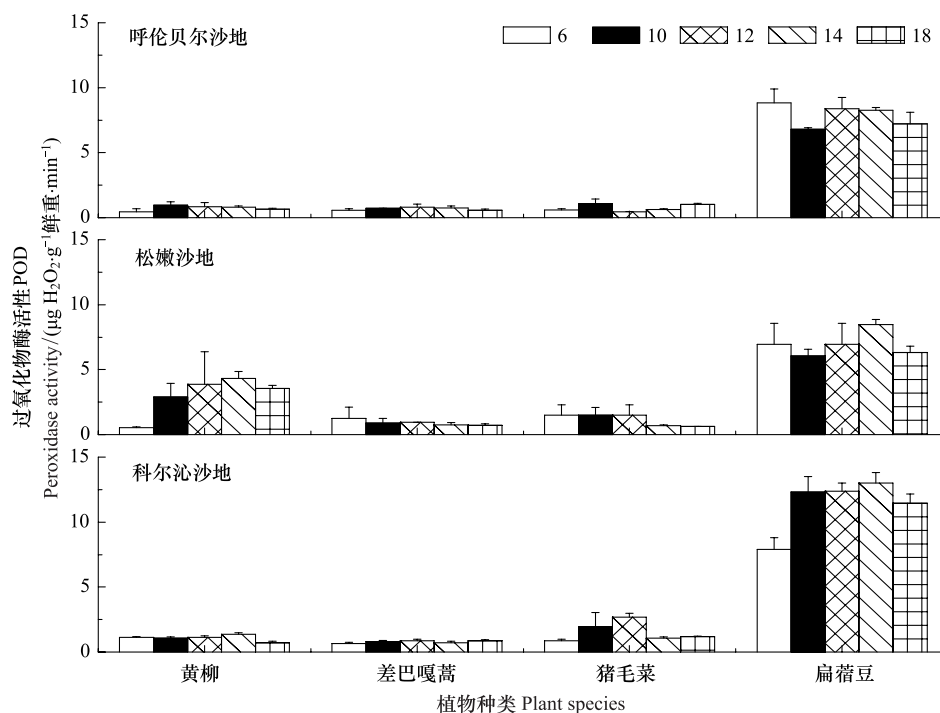


图 3 自然条件下科尔沁沙地、呼伦贝尔沙地、松嫩沙地上 4 个共有种 (黄柳、差巴嘎蒿、扁蓿豆、猪毛菜) 叶片过氧化物酶 (POD) 活力日变化比较

Fig.3 Comparison of the daily changes in the activity of POD in leaves of *Salix gordejvii*, *Artemisia halodendron*, *Melissitus ruthenicus*, *Salsola collina* grown respectively in Horqin sandy land, Hulunbeier sandy land, Songnen sandy land under natural environment

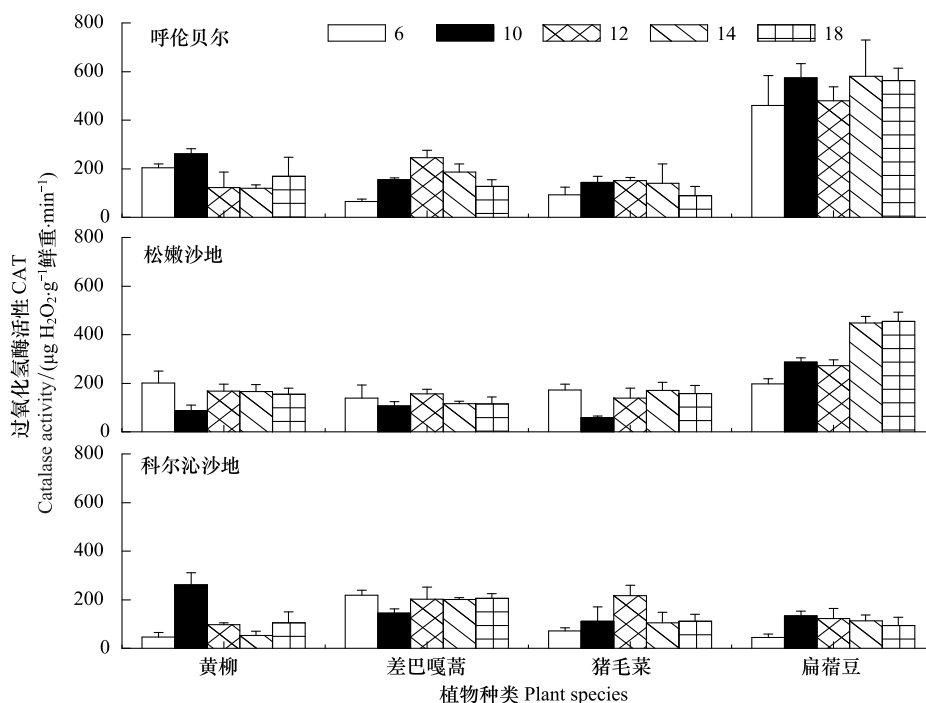


图 4 自然条件下科尔沁沙地、呼伦贝尔沙地、松嫩沙地上 4 个共有种 (黄柳、差巴嘎蒿、扁蓿豆、猪毛菜) 叶片过氧化氢酶 (CAT) 活力日变化比较

Fig.4 Comparison of the daily changes in the activity of CAT in leaves of *Salix gordejvii*, *Artemisia halodendron*, *Melissitus ruthenicus*, *Salsola collina* grown respectively in Horqin sandy land, Hulunbeier sandy land, Songnen sandy land under natural environment

调节物质,保护细胞免受伤害和防止蛋白质变性,胁迫条件下细胞中积累渗透调节物的量与抵抗渗透胁迫的能力相关^[17-18]。本研究表明,自然状况下,日间3个沙地4个共有种黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜叶片脯氨酸含量虽有波动,但变化不明显,而呼伦贝尔和科尔沁沙地的扁蓿豆叶片脯氨酸含量日变化比较明显($P < 0.05$),在中午积累增高,早晚时较低(图5)。4个共有种间叶片脯氨酸日均积累量差异明显($P < 0.05$)。科尔沁和呼伦贝尔沙地扁蓿豆脯氨酸含量最高,黄柳在3个沙地均最低。呼伦贝尔扁蓿豆脯氨酸日均积累量分别比黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜高6.9倍、97%、2.6倍,在科尔沁沙地比其它分别高6.2倍、2.6倍、1倍。3个沙地上,科尔沁沙地共有种叶片日均脯氨酸含量高于呼伦贝尔和松嫩沙地,如科尔沁沙地猪毛菜叶片脯氨酸积累量比松嫩沙地高36.8%,比呼伦贝尔沙地高143%。呼伦贝尔沙地和科尔沁沙地扁蓿豆日均脯氨酸积累量没有明显差异,但比松嫩沙地高约3倍。但3个沙地上黄柳日均脯氨酸积累量无明显差异。

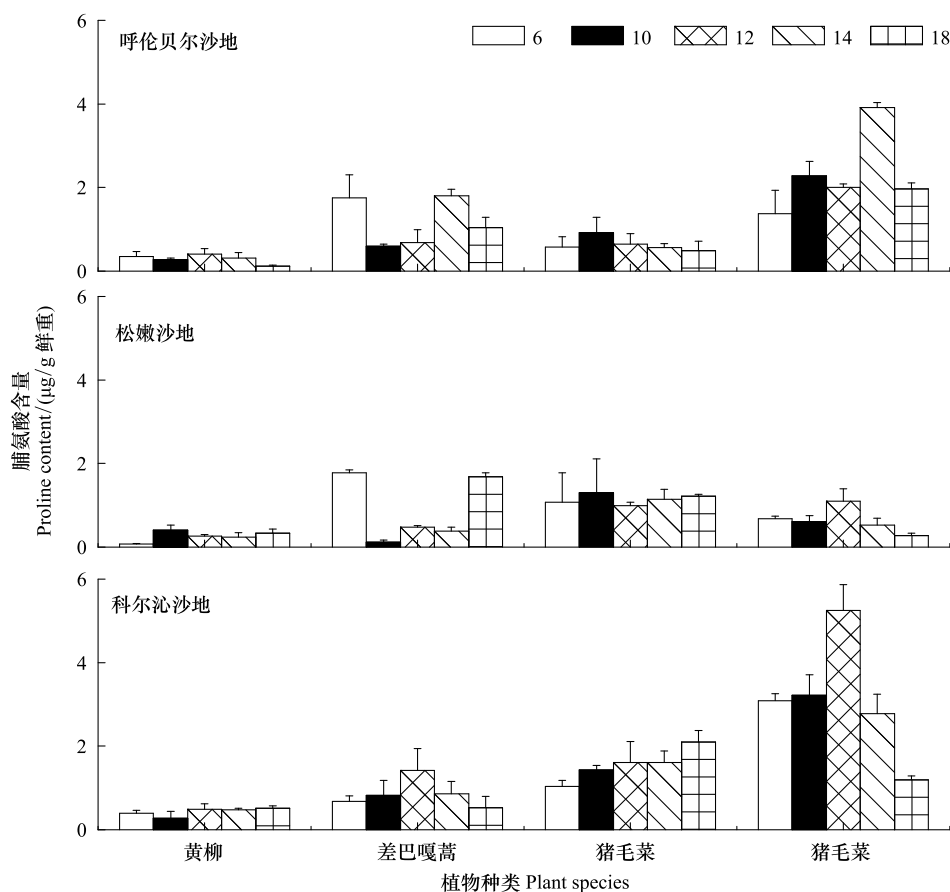


图5 自然条件下科尔沁沙地、呼伦贝尔沙地、松嫩沙地上4个共有种(黄柳、差巴嘎蒿、扁蓿豆、猪毛菜)叶片脯氨酸含量日变化比较
Fig.5 Comparison of the daily changes in the proline content in leaves of *Salix gordejvii*, *Artemisia halodendron*, *Melissitus ruthenicus*, *Salsola collina* grown respectively in Horqin sandy land, Hulunbeier sandy land, Songnen sandy land under natural environment

日间4个共有种叶片可溶性糖含量在中午气温高时较高,但日间变化不明显(除黄柳)(图6)。4个共有种种间叶片可溶性糖日均积累量差异极显著($P < 0.01$)。3个沙地上均以黄柳最高,在松嫩沙地上较差巴嘎蒿、猪毛菜、扁蓿豆分别高2.8倍、5.6倍、2.2倍;在呼伦贝尔沙地上分别较其高2.0倍、1.4倍、1.3倍;在科尔沁沙地上分别较其高2.5倍、4.5倍、1.5倍。相比之下,3个沙地间猪毛菜和差巴嘎蒿叶片中可溶性糖日积累量较低。3个沙地上共有种叶片可溶性糖日均积累量差异不大,但以呼伦贝尔沙地上的要略显高些,但差异不明显。

3 讨论与结论

许多植物逆境生理研究采用将测试植物材料移栽并进行人工模拟胁迫方法,通过对比不同生态型植物在

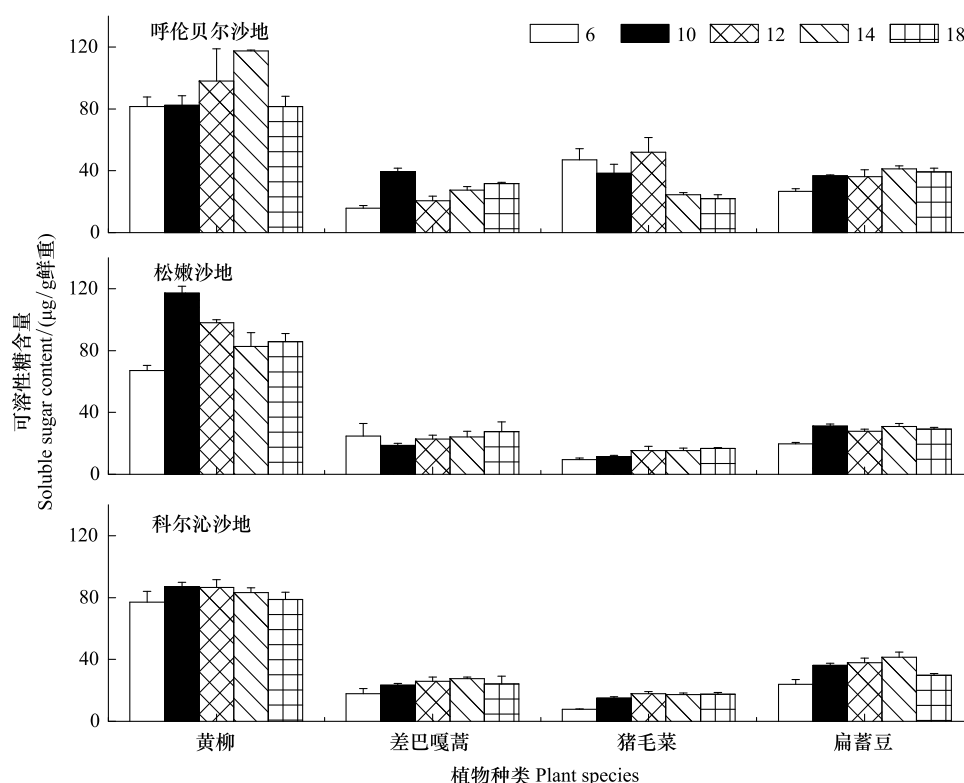


图6 自然条件下科尔沁沙地、呼伦贝尔沙地、松嫩沙地上4个共有种(黄柳、差巴嘎蒿、扁蓿豆、猪毛菜)叶片可溶性糖含量日变化比较

Fig.6 Comparison of the daily changes in the content of soluble sugar in leaves of *Salix gordejvii*, *Artemisia halodendron*, *Melissitus ruthenicus*, *Salsola collina* grown respectively in Horqin sandy land, Hulunbeier sandy land, Songnen sandy land under natural environment

同一处理中抗逆生理指标变化或同一植物在不同胁迫强度和不同胁迫处理时间中抗逆生理指标变化探讨植物抗逆生理变化与环境适应的关系。由于人工控制条件下实验易于操作、试验材料多为一年生或多年生草本易于栽培,所以从各处理中一次取样获得的结果就能较准确反映植物的生理状况。与人工模拟试验相比,本试验重点是3个沙地共有种对它们各自生存环境的适应机理研究,试验材料不能移栽,只能从沙生植物原生地取。另外,自然条件下研究易受天气干扰,加之3种沙地相距甚远,不可能同时取样。为了真实反映沙生植物生长和环境关系,根据沙漠环境日辐射强度的正态分布及日温差大特点,试验采用多点采样法,即3个试验地取样均在早晨(6:00, 10:00)、中午(12:00, 14:00)和下午(18:00)进行,以克服单点取样时(某一时间)3个试验地气温差异带来的影响。通过比较不同沙地4个共有种叶片抗氧化酶活力、渗透调节物和MDA含量日均值,揭示不同沙地共有种对干旱环境适应的生理调节策略。

长期对沙漠环境的适应使沙生植物形成了很强的抗旱、抗热、抗冷冻胁迫的能力。本研究表明,在自然状况下3个沙地均以扁蓿豆叶片日均MDA最高,并较黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜高1—4倍(图1);同时日均叶片POD和CAT活力也最高(图3,图4),并分别较黄柳、差巴嘎蒿、猪毛菜高10倍,1—3倍。黄柳叶片日均MDA较高,伴随着较高的SOD活力和较低的POD和CAT活力。差巴嘎蒿和猪毛菜叶内较低的MDA含量(图1),伴随着较低的POD、CAT、和SOD活力(图2—图4)。有研究发现,抗氧化酶活力高的扁蓿豆叶片MDA含量也高^[20],在正常条件和胁迫条件下野生甜菜叶片膜脂过氧化均低于栽培甜菜^[27]。在高温胁迫下,耐温基因型小麦叶片膜脂过氧化水平低于温度敏感基因型小麦^[17]。本结果表明,(1)沙漠环境中沙生植物维护细胞中较低的膜脂过氧化在维护细胞膜的完整性和提高其抗逆能力是至关重要的。差巴嘎蒿和猪毛菜叶片较低的MDA含量,表明其不易受环境胁迫干扰,这可能使其成为沙漠优势植物的原因。(2)沙漠环境中沙生植物维护氧自由基代谢平衡、降低氧自由基伤害在其适应沙漠环境同样是重要的。由于氧自由基产生与抗氧化酶活力的提高相关^[17,28]。因此沙漠环境强光辐射和干旱不仅使细胞内氧自由基积累引起膜脂过氧化加

强和 MDA 含量增高,同时也诱导和激活保护酶系统,提高抗氧化酶活力,抑制细胞膜脂过氧化,维护细胞氧自由基代谢平衡,维护细胞正常代谢而生存。这可能是扁蓿豆和黄柳在细胞较多 MDA 积累下生存的原因。但不同科属植物在逆境条件下,被激活的抗氧化酶种类不同^[29]。如扁蓿豆叶片通过提高 POD 和 CAT 活力,黄柳通过提高 SOD 活力抑制膜脂过氧化,维护细胞氧自由基代谢平衡适应沙漠环境生长的。因此,在沙漠环境中,沙生植物叶片控制膜脂过氧化、降低 MDA 生成是其适应沙漠干旱胁迫的重要环节,但是维持氧自由基代谢平衡在抵御沙漠环境胁迫也是十分重要的。另外,在进行植物抗旱鉴定中,MDA 的绝对量是否可作用抗旱鉴定的指标值得讨论。

有研究表明,细胞中积累的有机溶质可通过渗透调节作用,保护细胞维持膨压,是重要的渗透保护剂^[18, 30-31]。在自然状况下,3 个沙地的 4 个共有种中,扁蓿豆叶片日均脯氨酸含量最高,并较其他 3 种高 1—7 倍(图 5)。黄柳叶片日均可溶性糖含量最高,较其他 3 种高 1—5 倍(图 6)。差巴嘎蒿和猪毛菜叶片脯氨酸和可溶性糖含量均最低。生长在沙漠环境的沙生植物常常面临强辐射、高温干旱胁迫,在对于干旱环境的适应中沙生植物具有很强的水分调节能力和抗旱性,并与其较高的渗透调节能力相关。但本研究显示,差巴嘎蒿和猪毛菜叶片中渗透调节物含量很低,视乎没有参与细胞水分平衡的调节。脯氨酸为扁蓿豆渗透调节剂,可溶性糖为黄柳的渗透调节剂。同为沙生植物的 4 个种在渗透调节物含量和渗透调节物种类上表现出明显差异。这种差异可能与不同种间生物学特性不同有关。

猪毛菜为 C4 植物,其表皮具有较厚的角质层和发达的薄壁组织具有较高的水分储存能力^[32,33]。而且猪毛菜和差巴嘎蒿叶均为丝状条形叶,具有较强的保水和散热能力使这两种植物在日间叶片不易遭受水分亏缺,细胞可以维持正常代谢。这可能也是其细胞膜脂过氧化程度低,抗氧化酶活力低的原因。而扁蓿豆为半匍匐型,叶片近地表不仅接受较多光照还遭遇沙漠地表的热辐射作用,因而叶片温度高、水分蒸腾快,在下午叶片表现出萎蔫。叶片细胞较易出现水分亏缺诱生氧自由基,这可能也是其细胞膜脂过氧化程度高(图 1)、抗氧化酶活力增加(图 3,图 4)、脯氨酸含量积累较高(图 5)的生理原因。叶片较大的黄柳通过积累可溶性糖防止水分丢失和维护水分平衡。而扁蓿豆和黄柳积累的渗透调节物种类不同可能受物种的基础代谢差异影响。扁蓿豆为蛋白质植物,在日间缺水时,叶片蛋白质代谢容易受阻,导致脯氨酸氧化受抑制而积累^[16]。相反黄柳为非蛋白质植物,在叶片缺水和代谢受阻时碳代谢受阻、可溶性糖积累。这表明,在漫长的沙生植物进化过程中,不同科属植物在保水进化特征上是不同的。猪毛菜和差巴嘎蒿是以叶形态改变、减少热量吸收、降低水分蒸腾而减少水分丢失。扁蓿豆和黄柳是生理调节,通过增加细胞渗透调节物含量、增大细胞渗透压和膨压、而降低水分丢失。总之,生活在沙漠干旱环境的沙生植物维持日间叶片水分平衡对防止膜脂过氧化、维护细胞膜完整性具有重要作用。但是在进化中不同科属植物基础代谢差异使得参与渗透调节的渗透调节物种类明显不同。另外还发现,叶片日均脯氨酸含量最高的扁蓿豆日均叶片 MDA 含量也最高,日均叶片脯氨酸和可溶性糖含量最低的差巴嘎蒿和猪毛菜叶片 MDA 含量也最低,沙生植物叶片中渗透调节物含量与其 MDA 含量呈正相关。由于渗透调节物可以降解氧自由基毒性、稳定蛋白质结构、保护植物免受环境胁迫^[17-18, 29-30],因此渗透调节物不仅参与维护细胞水分平衡,而且还参与了氧自由基清除,并在维护氧自由基代谢平衡上起重要作用。

其次,本研究还发现,不仅日间 4 个共有种沙生植物叶片 MDA 含量、抗氧化酶活力和渗透调节物含量呈波动式变化,而且 3 个沙地间 4 个共有种沙生植物在抗氧化酶活力和渗透调节物含量上也存在或多或少的差异。这表明,4 种沙生植物具有较大的生态幅,并在一定生态幅内能通过生理代谢调节维护叶片水分和氧自由基代谢平衡、细胞膜的完整性和持续生长。而这种对环境日温(18—52℃)和光强变化以及不同沙地环境适应的能力是受生理代谢调节调控的。但是,日间和不同沙地间 4 个共有种沙生植物抗氧化酶活力和渗透调节物含量的差异明显小于 4 个共有种种间差异。因此,4 种沙生植物对沙漠环境适应的生理调节机理(生理和形态解剖)受遗传所控制。

综上所述,生活在沙漠环境的不同科种属沙生植物,在长期适应沙漠环境中形成了各自特有的生物学

特征和生理调控策略。首先,4种沙生植物具有很强的通过自身快速生理代谢调解,积累渗透调节物、提高抗氧化酶活力和细胞抗氧化能力、应对沙漠环境光辐射和温度日变化。而4种沙生植物种间在抗氧化酶活力和渗透调节含量及种类差异明显,抗逆生理调控机理不同。在自然状况下3个沙地的扁蓿豆依靠维持高浓度脯氨酸和较高POD和CAT活力;黄柳依靠维持高浓度可溶性糖含量和较高SOD活力维持细胞水分代谢和氧自由基代谢平衡;差巴嘎蒿和猪毛菜依靠特殊的叶片结构减少光辐射吸收、降低水分蒸发维持叶片水分平衡、降低细胞膜脂过氧化。该研究进一步表明,不同科属沙生植物维持叶片水分和氧自由基代谢平衡是其在沙漠环境下生存的重要生理调控机理。而4个不同科属沙生植物对沙漠环境的生理适应策略的不同是受遗传所控制的,它是沙生植物成为抗逆育种靶基因的依据。因此在未来农作物、林木抗逆育种中,根据具体科属植物选择合适的沙生植物作为亲本对提高抗逆育种效率是十分重要的。

参考文献 (References):

- [1] 赵哈林. 沙漠生态学. 北京: 科学出版社, 2012.
- [2] Huang B R. Photoacclimation physiological and molecular responses to changes in light environments // Plant-Environment Interactions. 3rd ed. New York: CRC Press, 2006: 70-87.
- [3] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science, 2002, 7(9): 405-410.
- [4] Jaspers P, Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling. Physiologia Plantarum, 2010, 138(4): 405-413.
- [5] Zhang J X, Kirkham M B. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. Plant and Cell Physiology, 1994, 35(5): 785-791.
- [6] 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.
- [7] Smirnov N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. New Phytologist, 1993, 125(1): 27-58.
- [8] 周瑞莲, 王海鸥. 在干旱、高温胁迫中沙生植物抗脱水性与膜脂过氧化关系的研究. 中国沙漠, 1999, 19(Suppl1): 59-64.
- [9] Luo Y Y, Zhao X Y, Zhou R L, Zuo X A, Zhang J H, Li Y Q. Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(1): 79-91.
- [10] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. 生态学报, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [11] 崔秀萍. 浑善达克沙地黄柳生理生态适应性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2007.
- [12] 马成仓, 高玉葆, 王金龙, 郭宏宇, 聂莉莉, 赵娟. 小叶锦鸡儿和狭叶锦鸡儿的光合特性及保护酶系统比较. 生态学报, 2004, 24(8): 1594-1601.
- [13] 刘玉冰, 李新荣, 谭会娟, 李小军. 荒漠地区两种生态型芦苇叶片的抗氧化生理特性分析. 中国沙漠, 2011, 31(2): 277-281.
- [14] 高天明, 闫志坚, 高丽. 四种沙漠植物的抗旱研究. 中国农业科技导报, 2008, 10(2): 105-109.
- [15] 刘长成, 刘玉国, 郭柯. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性. 植物生态学报, 2011, 35(10): 1070-1082.
- [16] Delauney A J, Verma D P S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. The Plant Journal, 1993, 4(2): 215-223.
- [17] Smirnov N, Cumbes Q J. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. Phytochemistry, 1989, 28(4): 1057-1060.
- [18] Bohnert H J, Jensen R G. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. Trends in Biotechnology, 1996, 14(3): 89-97.
- [19] Hare P D, Cress W A. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. Plant Growth Regulation, 1997, 21(2): 79-102.
- [20] 朱志梅, 杨持. 沙漠化过程中四个共有种的生长和抗氧化系统酶类变化. 应用生态学报, 2004, 15(12): 2261-2266.
- [21] Drązkiewicz M, Skórzyńska-Polit E, Krupa Z. Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana*. BioMetals, 2004, 17(4): 379-387.
- [22] 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.
- [23] 张治安, 张美善, 蔚荣海. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2004.
- [24] Gossett D R, Millhollon E P, Lucas M C. Antioxidant response to NaCl stress in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton. Crop Science, 1994, 34(3): 706-714.
- [25] Shalata A, Tai M. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*. Physiologia Plantarum, 1998, 104(1): 169-174.
- [26] Sairam P K, Srivastava G C. Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. Plant Science, 2002, 162(6): 897-904.
- [27] Sheveleva E, Chmara W, Bohnert H J, Jensen R G. Increased salt and drought tolerance by D-ononitol production in transgenic *Nicotiana tabacum* L. Plant Physiology, 1997, 115(3): 1211-1219.
- [28] Capell T, Bassie L, Christou P. Modulation of the polyamine biosynthetic pathway in transgenic rice confers tolerance to drought stress. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(26): 9909-9914.
- [29] Cavalcanti F R, Olivera J T A, Martins-Miranda A S, Viégas R A, Silveira J A G. Superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities do not confer protection against oxidative damage in salt-stressed cowpea leaves. New Phytologist, 2004, 163(3): 563-571.
- [30] Chen T H H, Murata N. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5(3): 250-257.
- [31] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 247-273.
- [32] 高松, 苏培玺, 严巧娣, 丁松爽, 张岭梅. C₄荒漠植物猪毛菜与木本猪毛菜的叶片解剖结构及光合生理特征. 植物生态学报, 2009, 33(2): 347-354.
- [33] Voznesenskaya E V, Gamaley Y V. The ultrastructural characteristics of leaf types with Kranz anatomy. Botanicheskii Zhurnal, 1986, 71: 1291-1307.