白梭梭同化枝对干旱胁迫的生理生态响应*

阮 晓[1] 王 强[1] 许宁一[1] 李建贵[2] 黄俊化[2]

(1. 浙江大学宁波理工学院 宁波 315100; 2. 新疆农业大学林学院 乌鲁木齐 830052)

摘 要: 对白梭梭同化枝自然水分胁迫下的季节抗旱特征进行研究。结果表明:自然干旱胁迫条件下,不同生长发育时期同化枝的主导抗旱生理因子不同。5 月 31 日至 6 月 29 日盛花期间,同化枝内源 ABA 含量甚微,气孔导度值与光合强度处于生长发育过程的最高水平,可溶性糖含量呈现下降趋势,而脯氨酸含量略有增加,植物通过渗透调节作用适应此阶段轻度干旱胁迫;6 月 29 日至 7 月 26 日盛夏期间,ABA 迅速积累,气孔导度值降为生长发育过程的最低值,叶绿素分解,可溶性糖与脯氨酸均呈现快速积累趋势,且可溶性糖积累强度大于脯氨酸;8 月 9 日至 8 月 22 日同化枝生长发育后期,ABA 急剧积累为生长发育过程的最高浓度,气孔导度值有所增大,脯氨酸和可溶性糖保持在高水平平稳变化。此阶段高浓度 ABA 调节植物生理过程适应干旱的效应受 CTK、IAA 两种内源激素的抑制,进而抑制脯氨酸和可溶性糖的继续积累。

关键词: 白梭梭; 干旱胁迫; 内源激素; 气孔导度; 渗透调节物质

中图分类号:S718.43 文献标识码:A 文章编号:1001 - 7488(2005)05 - 0028 - 05

Physio-Ecological Response of *Haloxylon persicum* Photosynthetic Shoots to Drought Stress

Ruan Xiao[1] Wang Qiang[1] Xu Ningyi[1] Li Jiangui[2] Huang Junhua[2]

(1. *Ningbo Institute of Technology, Zhejiang University* *Ningbo* 315100; 2. *College of Forest, Xinjiang Agricultural University* *Urumqi* 830052)

Abstract: This paper studied the seasonal characteristics to resist the drought stress of *Haloxylon persicum* photosynthetic shoots at habitat. The results showed that the predominant drought resistance factors were varied at the different stage from growth to development. In the blooming season (from 31 May to 29 June), endogenous ABA contents were rare; stomatal conductance and photosynthesis intensity were the highest at the whole stage from growth to development; soluble sugar contents had a decreasing trend and proline contents increased a little that made proline become the predominant factor to resist the drought under this light water stress. In the hot summer (from 29 June to 26 July), ABA contents accumulated rapidly; stomatal conductance dropped to the lowest level of the growth and development; chlorophyll was also decomposed; both soluble sugar and proline contents showed the trend of quickly accumulating, but the former was faster than the latter. It was due to stomatal limition and osmotic organic molecules accumulation that would affect the photosynthetic shoots to resist severe drought stress. At the late period of the development (from 9 Aug. to 22 Aug.), ABA rapidly accumulated, its contents got to the highest level of whole life-span; stomatal conductance increased a little; proline and soluble sugar contents changed little at high level; while the ratios of ABA to CTK content and ABA to IAA content got up obviously, the effect to resist drought stress on high content ABA was inhibited by endogenous hormone CTK and IAA, then the continuing accumulation of proline and soluble sugar would be prevented. Osmosis of organic molecules was the most important factor to adjust leaves to severe water stress at this period.

Key words: *Haloxylon persicum*; drought stress; endogenous hormone; stomatal conductance; osmotic organic substance

白梭梭(*Haloxylon persicum*)是一种典型的沙生荒漠植物,多分布在流动、半流动沙地或沙丘上,是中亚西部荒漠亚区成分,分布区较为狭窄。干旱是荒漠地区最基本的生态环境特征,白梭梭与其他荒漠植物一样,在极其严酷的荒漠环境中表现出特有的抗旱适应能力,被称为超旱生植物,是西部干旱地区主要固沙树种,也是我国抗旱生物种质资源库中的重要成员,极好的抗旱生理学研究样本(张立运, 2002)。

植物体内的脯氨酸含量与植物的抗逆性密切相关,在干旱胁迫下,植物体内迅速累积脯氨酸,通过渗透调节作用来维持细胞一定的含水量和膨压势,从而增强植物的抗旱能力和抗逆性(Hakimi *et al*., 1995; Singh

收稿日期:2004 - 12 - 28。

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30470330)。

* 王强为通讯作者。

et al. ,1972) 。可溶性糖含量高也有利于植物适应干旱生境(徐东翔等, 1990;汤章城, 1998) 。脱落酸(abscisic acid, ABA)是一种对植物生长、发育、抗逆性、气孔运动和基因表达等都有重要调节功能的植物激素,在水分亏缺时,ABA 的一个重要生理功能就是促进离子流出保卫细胞从而降低保卫细胞膨压,诱导气孔关闭,降低水分损耗,增加植物在干旱条件下的保水能力(Rock *et al*., 1999; Leckie *et al*., 1998) 。Jackson 等(1995)认为气孔导度与木质部 ABA 浓度成指数相关关系。而 Heckenberger 等(1996)研究发现,向日葵(*Helianthus annuus*)叶片饲喂 ABA 后,外源 ABA 浓度和气孔导度之间存在对数关系。土壤干旱在叶细胞膨压降低之前引起气孔导度下降和叶片生长受到抑制(Cramer,1994; Dodd *et al*., 1996; Gowing *et al*. ,1992; Puliga *et al*.,1996) 。水分胁迫下棉花(*Gossypium hirsutum*)叶片生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、ABA 含量上升并导致脯氨酸积累(袁朝兴等, 1990) 。ABA 与细胞分裂素(cytokinin, CTK)比值调节气孔开度的生理作用已有大量报道(马宗仁等, 1993) 。不同浓度 ABA 与 CTK 组合处理后,燕麦(*Avena* spp.)幼苗脯氨酸积累不同,ABA/CTK 比值大于 1,脯氨酸发生积累,反之则不积累(聂朝相等, 1994) 。

本文通过对超旱生植物白梭梭在自然水分胁迫条件下,生长发育过程中内源激素、可溶性糖、脯氨酸、叶绿素和气孔导度随季节变化的检测,分析了该种植物对干旱胁迫做出响应以适应环境变化的生理过程,探讨了植物能够在干旱沙漠中生存的生理生态机制。

1　试验材料和方法

1.1　研究地概况

研究样地选在新疆维吾尔自治区奇台县以东(89°50′—89°56′E,44°8′—44°20′N)的奇台荒漠草原保护站,地处古尔班通古特沙漠的中南边缘带。年均降水量为 150~167 mm,蒸发量 2 141 mm,无霜期平均 156 d,年日照 2 840~3 230 h,极端高温 41 ℃。供试植物自然生长在保护区无灌溉条件下的沙丘上。

1.2　试验材料

设 3 个典型样地,每个样地挑选 5 棵树龄相同、健康植株标记并取样。5 月初至 8 月底,每 2 周于晴朗无风日,选择当年生新枝冠层上部向阳方向的成熟同化枝约 800 g,测定内源激素、脯氨酸、叶绿素等含量。

1.3　试验方法

1.3.1　气孔导度的测定　采用 LI-6200 型便携式气体分析系统(LI-COR Inc, Nebraska, USA)测定,气孔导度、光量子通量密度等参数由该系统存储器直接获得。参数测定日均 7 次(分别于当日北京时间 8:00、10:00、12:00、14:00、16:00、18:00 和 20:00 测定,北京时间与当地时间有 2 h 时差),取平均值。同化枝面积的测定采用 LI-3000A 叶面积仪测定(LI-COR Inc)。

1.3.2　植物激素 IAA、GA_3、ABA、CTK 的测定　样品提取:样品(5 g)中加入 30 mL 0.5 mol·L^{-1} 的 NaOH,12 000×g 离心 10 min,取上清液;加入 20 mL 乙酸乙酯,8 000×g 离心分液取水相;加入 1 mol·L^{-1} HCl,调 pH 至 2.0,加 30 mL 乙酸乙酯,8 000×g 离心分液取酯相;40 ℃减压蒸馏,以 10%乙腈定容至 1.5 mL,用于 HPLC 分析。

样品检测:参照谈峰(1986)、陈雪梅等(1992)的方法并作改进,在岛津高效液相色谱仪 CTO-6A 上检测。

色谱条件:色谱柱为 CLC-C8,检测器为 UV-VIS 检测器,检测波长 250 nm。二元梯度洗脱:A 泵 pH 3.0,10%乙腈;B 泵 60%乙腈。外标法定量。标准物质保留时间 GA_3 6.338 min, IAA 9.965 min, CTK 11.189 min, ABA 17.763 min, 回收内标 22.569 min。

1.3.3　游离脯氨酸的测定　氰酸盐-水合茚三酮比色法(邹琦, 1995) 。

1.3.4　可溶性糖的测定　蒽酮比色法(薛应龙, 1985) 。

1.3.5　叶绿素的测定　同化枝用 80%丙酮浸提, UV-265 分光光度计比色。

1.3.6　同化枝含水量的测定　采用烘干称重法。采集白梭梭成熟同化枝,于 80 ℃烘至恒重,按下式计算同化枝含水量:含水量=[(鲜质量-干质量)/鲜质量]。

1.3.7　土壤含水量的测定　在白梭梭样株附近挖取土壤剖面,在 0~100 cm 土层范围内每 10 cm 取样一次,重复 3 次。土壤含水量(0~100 cm 土层含水量均值)采用烘干法测定。

2 结果与分析

2.1 同化枝干旱胁迫季节适应特性

白梭梭在 5 月下旬至 6 月上旬开花,花期半个月。由图 1、表 1 可见,开花期间 5 月 31 日、6 月 14 日土壤含水量分别为 28.7、31.2 g·kg^{-1},同化枝含水量最高,分别达到 652、574 g·kg^{-1}。气孔导度最大分别为 0.48、0.46 mol·m^{-2}s^{-1},同化枝处于轻度干旱胁迫状态;花期过后高温干旱的夏季来临,白梭梭进入花后生殖休眠期(张立运,2002),6 月 29 日土壤含水量为 11.6 g·kg^{-1},同化枝含水量下降为 497 g·kg^{-1},气孔导度也迅速降为 0.3 mol·m^{-2}s^{-1},7 月 12 日、26 日气孔导度继续降为 0.23、0.25 mol·m^{-2}s^{-1},此期间土壤含水量分别为 10.7、9.8 g·kg^{-1},同化枝呈现萎蔫,处于重度干旱胁迫状态;直至 8 月以后秋季到来,植物蒸腾强度有所减弱,同化枝含水量为 500 g·kg^{-1}左右,8 月 9 日、22 日土壤含水量分别为 15.6、18.7 g·kg^{-1},同化枝气孔导度又恢复为 0.31、0.33 mol·m^{-2}s^{-1},虽仍处于重度干旱胁迫下,但同化枝开始舒展,萎蔫程度明显减弱。

表 1 土壤含水量的季节变化

Tab.1 Seasonal changes of soil water content g·kg^{-1}

日期(月-日) Date(month-day)	05-03	05-17	05-31	06-14	06-29	07-12	07-26	08-09	08-22
土壤含水量 Soil water content	17.6 ±1.2	18.5 ±1.5	28.7 ±1.8	31.2 ±2.0	11.6 ±1.1	10.7 ±0.9	9.8 ±0.9	15.6 ±0.8	18.7 ±0.9

2.2 同化枝中渗透调节物质与叶绿素调节适应干旱胁迫的季节变化特性

白梭梭同化枝渗透调节物质脯氨酸、可溶性糖浓度的季节变化特性见图 2,5 月 31 日至 6 月 29 日白梭梭开花期,同化枝可溶性糖含量处于其生长发育过程的最低水平(9.17 mg·g^{-1} DW),而叶绿素含量达到最高水平(91.2 mg·cm^{-2}),脯氨酸含量也开始略有上升;6 月 29 日至 7 月 12 日,可溶性糖、脯氨酸迅速积累,7 月 12 日较 6 月 29 日其含量分别增长为 5 倍和 2 倍,而叶绿素含量迅速降为 70.4 mg·cm^{-2}的较低水平;7 月 26 日可溶性糖、脯氨酸继续积累为其最低水平(6 月 29 日)的 5.5 倍和 2.7 倍,随后直至 8 月 22 日均保持在较高水平,而叶绿素则维持在较低浓度水平。

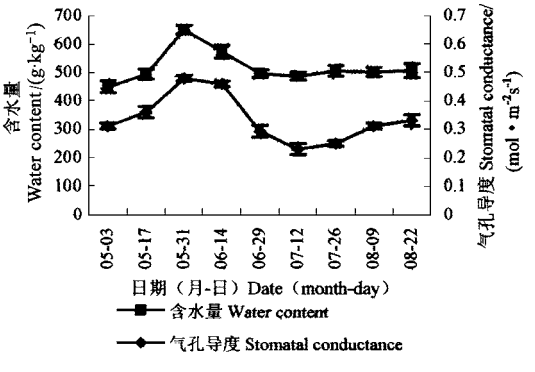


图 1 白梭梭同化枝含水量、气孔导度的季节变化

Fig.1 Seasonal changes of water content and stomatal conductance in *H. persicum* photosynthetic shoot

植物开花期间,可溶性糖作为营养物质从同化枝转移到花器官,降低了同化枝中可溶性糖的含量。而此时同化枝处于轻度水分胁迫状态(同化枝含水量574 ~ 652 g·kg^{-1}),脯氨酸含量先于可溶性糖含量略有上升。6 月 29 日至 7 月 26 日盛夏期间,同化枝处于重度水分胁迫状态(同化枝含水量 487 ~ 506 g·kg^{-1}),可溶性糖与脯氨酸迅速积累,通过渗透调节作用适应干旱胁迫。随后可溶性糖与脯氨酸含量持续保持较高水平状态,未出现明显下降趋势。

2.3 干旱胁迫下同化枝内源激素水平的季节变化特性

白梭梭同化枝生长发育过程中,4 种内源激素水平呈现季节变化特性。由图 3 可见,白梭梭同化枝生长发育初期(5 月 3 日至 31 日),GA_3、IAA、CTK 浓度均处于生长发育过程的较高水平;5 月 31 日至 6 月 29 日盛花期,GA_3、IAA、CTK 均呈现明显下降趋势,并保持在较低水平状态,而 ABA 含量略有上升,调节适应此期间的轻度干旱胁迫;6 月 29 日至 7 月 26 日盛夏期间,GA_3 和 ABA 上升趋势明显大于 IAA 与 CTK;7 月 26 日至 8 月 22 日生长发育的后期,GA_3 含量呈现明显的下降趋势,IAA 和 CTK 含量保持在较高水平,而 ABA 迅速积累,调节植物适应干旱胁迫。

2.4　不同干旱胁迫时期 ABA/CTK、ABA/IAA 与脯氨酸含量变化的关系

由图 2、3、4 可见,5 月 31 日至 6 月 29 日轻度水分胁迫阶段,白梭梭同化枝 ABA 含量甚微(仅为 0.15 ng·g^{-1} DW),ABA/CTK,ABA/IAA 比值极小。6 月 29 日至 7 月 26 日深度水分胁迫阶段,同化枝 ABA/CTK 和 ABA/IAA 比值呈现上升趋势,脯氨酸在此阶段也迅速积累至最高水平。白梭梭同化枝 ABA/CTK 比值为 0.5 时(7 月 12 日),脯氨酸即出现迅速积累趋势。ABA/CTK 和 ABA/IAA 比值分别为 2 和 1 时(7 月 26 日),脯氨酸积累至生长发育过程的最高水平。7 月 26 日至 8 月 22 日生长发育后期,ABA/CTK 和 ABA/IAA 的值分别上升至 14 与 8(8 月 22 日),而此时脯氨酸含量维持在高水平平稳,没有再上升的趋势。

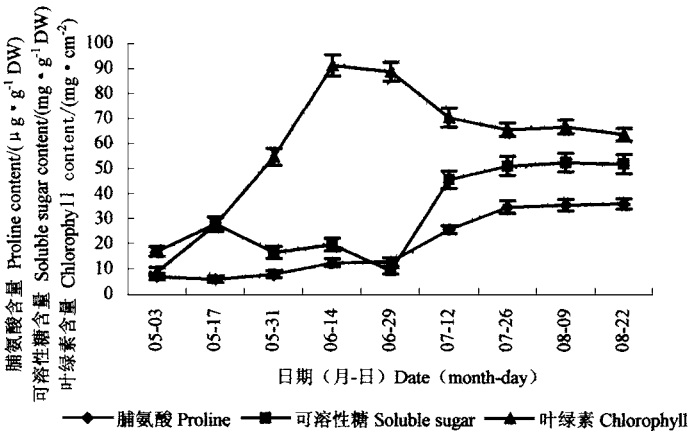


图 2　白梭梭同化枝叶绿素、可溶性糖和脯氨酸含量的季节变化

Fig. 2　Seasonal changes of chlorophyll, soluble sugar and proline content in *H. persicum* photosynthetic shoot

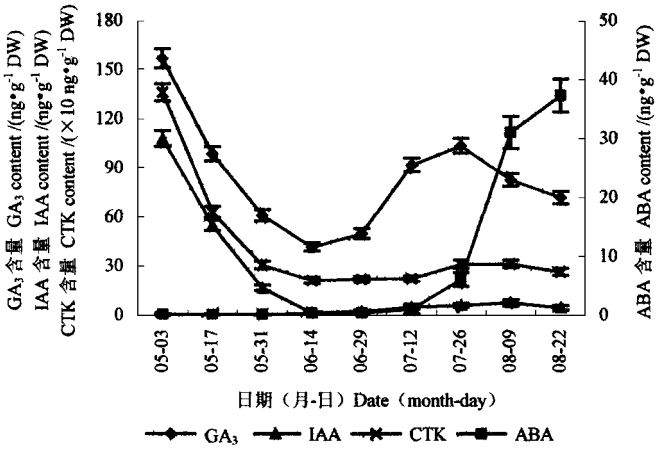


图 3　白梭梭同化枝中 4 种内源激素含量的季节变化

Fig. 3　Seasonal changes of 4 endogenous hormones content in *H. persicum* photosynthetic shoot

3　讨论

植物通过渗透调节作用适应干旱胁迫的强弱,取决于细胞中渗透调节物质(细胞溶质——细胞内合成或分解转化的有机物)种类和数量的多少。脯氨酸由于分子量低,高度水溶性,在生理 pH 范围内无静电荷及低毒性等成为植物组织内一种理想的渗调物质(汤章城,1998)。可溶性糖除具有以上特点以外,还具有生成迅速、对代谢活动和酶活性影响小,不论是合成还是分解转化,其原料来源充足的特性(刘友良,1992)。

轻度水分胁迫时,多年生木本果树光合强度降低的原因主要是气孔因素。中、高度胁迫时,则主要是由非气孔因素,即蛋白质分解大于合成,叶绿体分解加强,叶绿素含量下降,从而导致光合降低(夏阳,1993)。由图 1、2 可见,5 月 31 日至 6 月 29 日盛花期,气孔导度值与叶绿素含量显著增大,此阶段白梭梭同化枝虽处于轻度水分胁迫状态,但由于气孔开放度大,光合强度非常高,蛋白质合成大于分解,因而分解转化而来的可溶性糖含量呈低水平变化趋势。马宗仁等(1993)认为气孔变化会导致脯氨酸积累,这与氧气流入植物体内的数量减少有关。脯氨酸氧化酶是一个需氧氧化酶,该酶的活性受氧气制约,当植物受到水分胁迫时缩小或关闭气孔,限制氧气进入植物体内,影响了酶的活性,引发脯氨酸积累。6 月 29 日至 7 月 26 日盛夏期间,同化枝处于重度水分胁迫状态,气孔导度降为生长发育过程的最低值,气孔开放受到严重抑制,导

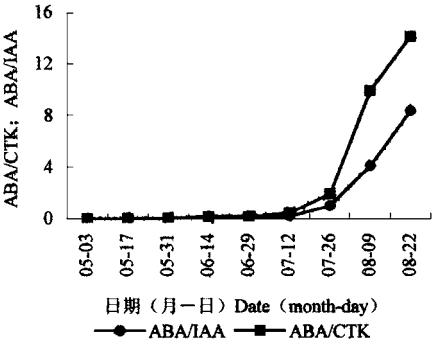


图 4　白梭梭同化枝中 ABA/IAA 和 ABA/CTK 的季节变化

Fig. 4　Seasonal changes of ABA/IAA and ABA/CTK in *H. persicum* photosynthetic shoot

致脯氨酸快速积累及光合强度降低,叶绿体活性下降,叶绿素分解,蛋白质生物合成受阻,导致光合作用进一步下降。可以把叶绿素含量下降看作是水分胁迫过程中,由功能性影响到器质性伤害的一个中间过程。7月26日至8月22日生长发育后期,气孔导度值有所增大及内源植物激素的调节,使脯氨酸和可溶性糖含量保持在较高水平,无明显上升或下降的趋势。

由图1~3分析,5月31日至6月29日盛花期间,植物处于轻度水分胁迫状态,叶片中ABA含量甚微,气孔导度值在0.292~0.481 $mol \cdot m^{-2}s^{-1}$间变化,可溶性糖呈现下降趋势,而脯氨酸含量出现上升趋势。6月29日至7月26日盛夏期间,ABA迅速积累,气孔导度值在0.232~0.292 $mol \cdot m^{-2}s^{-1}$间变化。在夏季极端干旱条件下,同化枝叶肉细胞通过快速释放ABA到同化枝表皮来抑制气孔开放,减少水分蒸腾抵抗干旱。与此同时,可溶性糖与脯氨酸均呈现快速积累趋势,而可溶性糖积累强度明显大于脯氨酸,表明可溶性糖作为重要的渗透调节有机物,协同脯氨酸调节植物适应此阶段的重度水分胁迫。8月9日至8月22日同化枝生长发育后期,ABA急剧积累到盛夏时(7月12日)的36倍,气孔导度值较盛夏期间却有所增大,脯氨酸和可溶性糖含量也保持在较高水平,不再有上升的趋势,表明此阶段同化枝虽仍处于深度水分胁迫状态,但是从根的木质部蒸腾流运输到叶片的高浓度的ABA调节植物适应干旱的生理过程,受到CTK和IAA 2种内源植物激素的平衡抑制(图4),导致了气孔导度明显增大,进而抑制了脯氨酸和可溶性糖继续积累。

白梭梭同化枝抗旱因子的生理生态响应呈现时空顺序性。同化枝通过脯氨酸略微积累来适应盛花期轻度干旱胁迫;高温夏季重度干旱阶段,可溶性糖积累强度大于脯氨酸,ABA也迅速积累,CABA/CTK为0.5时,脯氨酸出现迅速积累趋势,ABA/CTK和ABA/IAA含量比值分别为2和1时,脯氨酸积累达最高水平。

参 考 文 献

陈雪梅,王沙生. 1992. HPLC法定量分析植物组织中ABA,IAA和NAA. 植物生理学通讯, 28(5):368-371

刘友良主编. 1992. 植物水分逆境生理. 北京:农业出版社

马宗仁,刘荣堂主编. 1993. 牧草抗旱生理学. 兰州:兰州大学出版社

聂朝相,马宗仁. 1994. 植物在水分胁迫下脯氨酸积累的研究 Ⅲ. 外源脱落酸、细胞分裂素与脯氨酸积累和叶气孔变化的关系. 兰州大学学报(自然科学版), 30(1):96-99

汤章城. 1998. 对渗透胁迫和淹水胁迫的适应机理. 见:余叔文,汤章城主编. 植物生理与分子生物学. 北京:科学出版社, 239-247

谈 峰. 1986. 植物激素的高效液相色谱. 植物生理学通讯, (5):15-23

夏 阳. 1993. 水分逆境对果树脯氨酸和叶绿素含量变化的影响. 甘肃农业大学学报, 28(1):26-31

徐东翔,张汝民,刘素梅,等. 1990. 沙生植物抗旱生理学问题. 干旱区资源与环境, 1(增):9-14

薛应龙主编. 1985. 植物生理学实验手册. 北京:科学技术出版社

袁朝兴,丁 静. 1990. 水分胁迫对棉花叶片IAA含量,IAA氧化酶和过氧化物酶活性的影响. 植物生理学报, 16(2):179-180

张立运. 2002. 新疆荒漠中的梭梭和白梭梭(上). 植物杂志, (4):4-6

邹 琦. 1995. 植物生理生化实验指导. 北京:中国农业出版社

Cramer G R. 1994. Is an increase in ABA concentration the cause of growth inhibition in salt-stressed plants? Plant Physiol, 105:107

Dodd I C, Davies W J. 1996. The relationship between leaf growth and ABA accumulation in the grass leaf elongation zone. J Exp Bot, 45:1471-1478

Gowing D J G, Jones H G, Davies W J. 1992. Xylem-transported abscisic acid: the relative importance of its mass and its concentration in the control of stomatal aperture. Plant, Cell & Environ, 16:453-459

Hakimi A, Monneveux P, Galiba G. 1995. Soluble sugars, proline and relative water content (RWC) as traits for improving drought tolerance and divergent selection for RWC from *T. polonicum* to *T. durum*. Journal of Genetics & Breeding, 49(3):237-243

Heckenberger U, Schurr U, Schulze E D. 1996. Stomatal response to ABA fed into the xylem of intact *Helianthus annuus*(L). Plant J Exp Boi, 47:1405-1412

Jackson G E, Irvine J, Grace J, *et al*. 1995. Abscisic acid concentrations and fluxes in drought conifer samplings. Plant, Cell & Environ, 18:13-22

Leckie C P, Mcainsh M R, Allen G J, *et al*. 1998, Abscisic acid-induced stomatal closure mediated by cyclic ADP-ribose. Proc Natl Acad Sci USA, 95(26):15837-15842

Puliga S, Vazzana C, Davies W J. 1996. Control of leaf growth of Mediterranean forages by chemical and hydraulic signals. J Exp Bot, 47:529-537

Rock C D, Ng P P F. 1999. Dominant wilty mutants of *Zea mays* (Poaceae) are not impaired in abscisic acid perception or metabolism. Am J Bot, 86:1796-1800

Singh T N, Aspinall F, Paley L G. 1972. Proline accumulation and varietal adaptability to drought resistance. New Biol, 236:188-190