

干旱胁迫对杨树幼苗生长、光合特性及活性氧代谢的影响*

井大炜^{1,2} 邢尚军^{2**} 杜振宇² 刘方春²

(¹德州学院, 山东德州 253023; ²山东省林业科学研究院, 济南 250014)

摘 要 2011年4—10月在山东省林业科学研究院试验苗圃,选取欧美 I-107 杨扦插苗为试材,采用盆栽控水试验,研究了不同水分处理(正常水分、轻度干旱、中度干旱和重度干旱)对杨树幼苗生长和气体交换、叶绿素荧光特性、活性氧代谢的影响.结果表明:与正常水分处理相比,轻度、中度和重度干旱胁迫下的地径生长量分别下降 12.8%、44.5% 和 65.6%,苗高生长量分别下降 12.2%、43.1% 和 57.2%;随着胁迫强度的增加和胁迫时间的延长,杨树幼苗叶片的 PS II 光能转化效率、实际量子产量、光化学猝灭系数、净光合速率和气孔导度在轻度胁迫下缓慢下降,而在中度和重度胁迫下迅速下降;非光化学猝灭系数在轻度胁迫下显著升高,而在中度和重度胁迫下先升高后降低;叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性均先升高后降低,但对于干旱胁迫和活性氧的响应存在一定差异;叶片相对电导率、丙二醛含量显著增加,质膜受损,大量离子外渗,且重度胁迫下质膜的损害最严重.轻度干旱胁迫下,I-107 杨树幼苗具有较高的光合效率和较强的抗氧化保护酶系统;而中度和重度干旱下,其光合效率显著下降,抗氧化保护酶系统明显遭到破坏.

关键词 I-107 欧美杨 干旱胁迫 地径 苗高 叶绿素荧光 活性氧代谢

文章编号 1001-9332(2013)07-1809-08 **中图分类号** Q948.11 **文献标识码** A

Effects of drought stress on the growth, photosynthetic characteristics, and active oxygen metabolism of poplar seedlings. JING Da-wei^{1,2}, XING Shang-jun², DU Zhen-yu², LIU Fang-chun² (¹ Dezhou University, Dezhou 253023, Shandong, China; ²Shandong Forestry Academy, Jinan 250014, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(7): 1809–1816.

Abstract: A pot experiment was conducted to study the effects of different water treatments (normal irrigation, light drought, moderate drought, and severe drought) on the growth, gas exchange, chlorophyll fluorescence characteristics, and active oxygen metabolism of poplar (*Populus × euramericana* cv. ‘Neva’) seedlings in the experimental nursery of Shandong Forestry Academy from April to October, 2011. As compared with those under normal irrigation, the growth of the seedling’s basal diameter under light, moderate, and severe drought stress decreased by 12.8%, 44.5%, and 65.6%, and the height growth decreased by 12.2%, 43.1%, and 57.2%, respectively. With the increasing extent and duration of drought stress, the maximal photochemical efficiency of PS II, quantum yield, photochemical quenching coefficient, net photosynthetic rate, and stomatal conductance of the seedling leaves decreased gradually under light drought stress, while decreased rapidly under both moderate and severe drought stress. The non-photochemical quenching coefficient increased significantly under light drought stress, but decreased after an initial increase under moderate and severe drought. The leaf superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) activities under drought stress decreased after an initial increase, but definite differences existed in the responses of the three enzymes to drought stress and reactive oxygen. The leaf relative electric conductivity and malondialdehyde (MDA) content under drought stress increased significantly, plasma membrane was damaged, and massive ions leaked out. The most serious damage of plasma membrane was found under severe stress. Under light drought stress, the

* 山东省农业重大应用技术创新项目(杨树超高产栽培关键技术研究)和山东省科技发展计划项目(2010GSF10621)资助.

** 通讯作者. E-mail: xingsj-126@126.com

2012-09-18 收稿, 2013-05-05 接受.

seedlings had higher photosynthetic efficiency and stronger oxidative enzyme defense system; under moderate and severe drought stress, the photosynthetic efficiency decreased significantly, and the oxidative enzyme defense system was damaged remarkably.

Key words: *Populus × euramericana* cv. ‘Neva’; drought stress; basal diameter; seedling height; chlorophyll fluorescence; active oxygen metabolism.

据统计,我国的干旱、半干旱地区占国土面积的45%^[1],水分是影响树木成活与生长的重要限制因子.而在非干旱地区,也因时常受到旱灾的侵袭,严重影响林木的产量.因此,探讨林木的抗旱性,对于林木资源的选育和推广具有重要的意义.

光合作用是植物最重要的生命活动之一.叶绿素荧光动力学技术是探测和分析植物光合功能的重要手段,在测定叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用,被誉为研究植物光合生理及其与逆境胁迫关系的理想探针^[2].干旱胁迫可使植物体内自由基积累量上升,产生活性氧(ROS).而ROS的化学性质极活泼,可与植物叶片中全部生物大分子进行反应,破坏其活性构象,影响细胞正常代谢,使其产物丙二醛(MDA)含量增加,从而破坏膜结构^[3].但细胞中存在着超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等保护酶,可在干旱胁迫时维持活性氧代谢平衡,保护膜结构.因此,研究植物酶活性与抗旱性的关系尤为重要^[4].

杨树(*Populus*)是我国北方平原与沙区营造防护林和用材林的主要树种,品种繁多,栽培面积大,在生态环境治理和解决木材短缺方面有着重要地位.但是,在干旱、半干旱地区,由于缺少灌溉条件,杨树的生长受到严重抑制,从而限制了该树种的经济和生态效益的充分发挥^[5].

目前,有关杨树的研究多侧重于施肥^[6]、水分利用效率^[7]和连作效应^[8]等方面,而对其在水分胁迫下活性氧的产生与清除机制的研究尚未见报道.为此,本文通过盆栽试验,研究了4种水分处理对I-107欧美杨幼苗生长和叶绿素荧光参数、活性氧代谢的影响,旨在为进一步了解水分胁迫对杨树的影响,以及与水分环境的关系提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验地点设在位于山东省济南市历城区的山东省林业科学研究院试验苗圃.供试土壤为潮土,其基本理化性质:土壤速效氮 27.96 mg · kg⁻¹,速效磷

26.52 mg · kg⁻¹,速效钾 79 mg · kg⁻¹,有机质 6.83 g · kg⁻¹.供试材料为杨树扦插苗,品种为I-107 欧美杨(*Populus × euramericana* cv. ‘Neva’),接穗长15~16 cm,茎粗2 cm,质量25~27 g.试验用盆为高20 cm、宽30 cm的塑料盆.所用化肥为尿素、过磷酸钙和氯化钾,用量分别为7.72、16.17和6.57 g.

2011年4月13日开始盆栽试验,每盆装土10.5 kg,将肥料与土壤充分混匀后装盆,共计120盆.进行正常的栽培管理.

1.2 试验设计

2011年6月19日进行干旱胁迫试验.将每盆充分灌水,使土壤含水量基本保持一致;停止灌溉后,待土壤自然落干再进行干旱胁迫处理.此时的田间持水量为32.6%.试验设4个土壤水分处理:1)正常水分处理(对照,CK),为田间持水量的65%~75%;2)轻度干旱胁迫(LS),为田间持水量的55%~65%;3)中度干旱胁迫(MS),为田间持水量的45%~55%;4)重度干旱胁迫(SS),为田间持水量的35%~45%.每个处理30盆,每盆1株.用时域反射仪TDR(FS6440,上海鑫态公司)连接P3型土壤水分探针检测土壤含水量,水分不足时用量杯进行补水,并记录加水量,使各处理稳定在设定的标准水分范围内.在胁迫开始后的15、30、45、60、75、90、105和120 d,每处理分别选择3株幼苗,选取从顶端往下第6~8片完全舒展并且成熟的功能叶,于自然光下测定气体交换和叶绿素荧光参数;并将测定后的叶片液氮速冻-80℃保存,用于抗氧化酶活性、相对电导率和丙二醛含量的测定.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 生长指标的测定 在干旱胁迫处理前后,分别用游标卡尺和卷尺测定地径和苗高,计算地径生长量=干旱胁迫结束时地径-干旱胁迫开始时地径;苗高生长量=干旱胁迫结束时苗高-干旱胁迫开始时苗高^[9];正常供水生长指标的测定和计算方法与干旱处理一致.

1.3.2 气体交换参数的测定 采用CI-310便携式光合仪(美国CID公司),于不同测定日期的9:00—11:00,测定叶片的净光合速率(P_n)和气孔导度

(g_s)^[10].

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定 使用 FMS-2 叶绿素荧光仪(英国 Hansatech 公司)测定叶绿素荧光动力学参数.测定前先将叶片暗适应 20 min,照射检测光后测得初始荧光(F_o),然后照射饱和脉冲光,测定 PS II 光能转化效率(F_v/F_m);接着打开内源光化学活性光,在一定时间间隔照射(10 次间隔 30 s 加 5 次间隔 60 s)饱和脉冲光,测得光适应状态下的最大荧光(F_m').关闭作用光,立即照射 5 s 远红光,使 PS II 完全氧化,测得光适应下初始荧光(F_o'); F_s 是光适应状态下照射活化光时的荧光值.各参数计算公式^[11]:

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s') / F_m'$$
$$q_P = (F_m' - F_s') / (F_m' - F_o')$$
$$q_N = (F_m - F_m') / (F_m - F_o')$$

1.3.4 抗氧化酶活性、相对电导率和丙二醛含量的测定 SOD 活性采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定^[12];POD 活性采用愈创木酚法测定;CAT 活性采用紫外分光光度法测定^[13];相对电导率采用电导仪法测定^[12];丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定^[14].吸光值采用 UV-265 型紫外可见分光光度计测定.各重复 3 次.

1.4 数据处理

采用 SPSS 17.0 软件进行数据统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同处理组间的差异,显著性水平设

定为 $\alpha=0.05$.

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对杨树幼苗地径和苗高生长的影响

由表 1 可以看出,在整个胁迫试验中,幼苗地径和苗高的变化规律基本一致.随着干旱胁迫强度的增加和胁迫时间的延长,各胁迫处理的杨树幼苗生长均受到了不同程度的抑制.在轻度胁迫下,地径和苗高在胁迫 45 d 之前与对照没有显著差异,而胁迫 45 d 之后均显著低于对照;在中度和重度胁迫下,地径和苗高在胁迫 30 d 之后均显著低于对照,并且随着胁迫时间的延长,各胁迫处理的地径、苗高与对照之间的差异逐渐增大.在整个试验期间,与对照相比,轻度、中度和重度胁迫下的地径生长量分别降低了 12.8%、44.5% 和 65.6%,苗高生长量分别降低了 12.2%、43.1% 和 57.2%.可见,轻度胁迫对杨树幼苗地径和苗高生长的影响相对较小,而中度和重度胁迫条件下的抑制作用明显.

2.2 干旱胁迫对杨树幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

由表 2 可以看出,随着胁迫强度的增加和胁迫时间的延长,杨树幼苗叶片的 F_v/F_m 呈下降的趋势.在轻度胁迫下,胁迫 45 d 以前 F_v/F_m 与对照差异不显著;而在中度和重度胁迫下,胁迫初期(15 d) F_v/F_m 显著低于对照.随着胁迫时间的延长,各水分胁迫处理之间的差异越来越大.在胁迫末期(120 d),

表 1 干旱胁迫下杨树幼苗的地径和苗高生长
Table 1 Growth of basal diameter and height of poplar seedlings under drought stress (mean±SD, n=3)

指标 Index	胁迫时间 Stress time (d)	处理 Treatment			
		CK	LS	MS	SS
地径 Basal diameter (mm)	15	9.48±0.23a	9.36±0.26a	8.79±0.33a	8.53±0.24a
	30	10.14±0.36a	10.05±0.18a	9.36±0.21b	8.89±0.32b
	45	11.96±0.33a	11.32±0.34a	9.94±0.18b	9.37±0.22c
	60	12.92±0.35a	12.08±0.27b	10.56±0.26c	9.72±0.21d
	75	13.49±0.36a	12.56±0.22b	10.82±0.16c	9.89±0.25d
	90	13.85±0.28a	12.97±0.19b	11.26±0.29c	10.04±0.18d
	105	14.26±0.22a	13.48±0.28b	11.39±0.25c	10.15±0.28d
	120	14.42±0.25a	13.67±0.25b	11.53±0.29c	10.23±0.22d
苗高 Seedling height (cm)	15	87.31±3.18a	87.16±3.58a	81.89±4.05a	81.52±2.82a
	30	110.74±2.56a	106.45±4.16a	97.64±2.25b	92.31±3.66b
	45	139.12±3.72a	131.63±2.63a	110.55±3.16b	104.17±4.04b
	60	167.63±4.15a	156.25±4.21b	122.37±4.28c	112.22±3.02d
	75	178.58±3.66a	165.38±4.35b	129.19±2.69c	117.06±3.17d
	90	187.18±2.98a	173.32±3.19b	136.94±3.37c	122.58±2.65d
	105	194.23±3.85a	179.69±3.88b	141.73±3.64c	126.24±3.26d
	120	198.56±4.02a	184.87±3.09b	145.15±2.92c	129.09±3.37d

CK:对照 Control; LS:轻度干旱胁迫 Light drought stress; MS:中度干旱胁迫 Moderate drought stress; SS:重度干旱胁迫 Severe drought stress. 同行不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05) Different letters in the same row meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 干旱胁迫下杨树幼苗叶片的叶绿素荧光参数
Table 2 Chlorophyll fluorescence parameters in leaves of poplar seedlings under drought stress (mean±SD, n=3)

参数 Parameter	胁迫时间 Stress time (d)	处 理 Treatment			
		CK	LS	MS	SS
F_v/F_m	15	0.869±0.009a	0.852±0.011a	0.783±0.008b	0.665±0.002c
	30	0.862±0.015a	0.837±0.012a	0.759±0.003b	0.614±0.003c
	45	0.857±0.013a	0.815±0.004b	0.733±0.005c	0.598±0.002d
	60	0.853±0.003a	0.802±0.008b	0.706±0.014c	0.533±0.006d
	75	0.849±0.007a	0.807±0.005b	0.681±0.008c	0.472±0.005d
	90	0.856±0.006a	0.795±0.007b	0.649±0.005c	0.459±0.004d
	105	0.841±0.009a	0.773±0.014b	0.617±0.006c	0.436±0.009d
	120	0.845±0.008a	0.768±0.005b	0.612±0.007c	0.421±0.005d
	15	0.802±0.011a	0.788±0.017a	0.753±0.015b	0.604±0.009c
	30	0.785±0.015a	0.781±0.013a	0.714±0.009b	0.571±0.018c
	45	0.782±0.008a	0.762±0.009b	0.681±0.017c	0.533±0.012d
	60	0.791±0.013a	0.756±0.016b	0.655±0.019c	0.504±0.006d
Φ_{PSII}	75	0.776±0.010a	0.749±0.018a	0.619±0.011b	0.465±0.007c
	90	0.765±0.007a	0.741±0.008b	0.592±0.014c	0.407±0.015d
	105	0.772±0.011a	0.736±0.007b	0.574±0.016c	0.379±0.011d
	120	0.769±0.006a	0.735±0.012b	0.561±0.005c	0.316±0.008d
	15	1.133±0.029a	1.125±0.026a	0.965±0.035a	0.876±0.031b
	30	1.126±0.032a	1.091±0.018a	0.918±0.016b	0.825±0.027c
	45	1.129±0.017a	1.073±0.037b	0.925±0.033c	0.763±0.008d
	60	1.114±0.025a	1.048±0.026b	0.871±0.008c	0.754±0.014d
	75	1.082±0.038a	1.039±0.031a	0.833±0.015b	0.716±0.036c
	90	1.059±0.016a	1.022±0.012b	0.769±0.021c	0.682±0.034d
	105	1.056±0.022a	1.009±0.023b	0.763±0.028c	0.654±0.007d
	120	1.034±0.009a	0.982±0.011b	0.715±0.017c	0.611±0.029d
q_P	15	0.478±0.002c	0.485±0.007c	0.515±0.002b	0.563±0.005a
	30	0.466±0.003d	0.496±0.004c	0.568±0.009b	0.622±0.006a
	45	0.471±0.002c	0.535±0.007b	0.679±0.008a	0.687±0.003a
	60	0.479±0.005c	0.572±0.003b	0.721±0.005a	0.729±0.004b
	75	0.465±0.005d	0.636±0.006c	0.744±0.008a	0.684±0.007b
	90	0.481±0.003c	0.679±0.008a	0.652±0.003b	0.645±0.004b
	105	0.485±0.006d	0.723±0.005a	0.633±0.006b	0.609±0.005c
	120	0.499±0.006d	0.788±0.002a	0.605±0.003b	0.536±0.008c
q_N	15	0.478±0.002c	0.485±0.007c	0.515±0.002b	0.563±0.005a
	30	0.466±0.003d	0.496±0.004c	0.568±0.009b	0.622±0.006a
	45	0.471±0.002c	0.535±0.007b	0.679±0.008a	0.687±0.003a
	60	0.479±0.005c	0.572±0.003b	0.721±0.005a	0.729±0.004b
	75	0.465±0.005d	0.636±0.006c	0.744±0.008a	0.684±0.007b
	90	0.481±0.003c	0.679±0.008a	0.652±0.003b	0.645±0.004b
	105	0.485±0.006d	0.723±0.005a	0.633±0.006b	0.609±0.005c
	120	0.499±0.006d	0.788±0.002a	0.605±0.003b	0.536±0.008c

轻度、中度和重度胁迫下的 F_v/F_m 分别下降了 9.1%、27.6% 和 50.2%。

Φ_{PSII} 和 q_P 的变化规律与 F_v/F_m 相似。在胁迫末期, Φ_{PSII} 在轻度、中度和重度胁迫下分别比对照下降 4.4%、27.1% 和 58.9%; q_P 分别比对照下降 5.0%、30.9% 和 40.9%。

随着胁迫时间的延长和胁迫程度的加深, 幼苗叶片的 q_N 呈现出不同的变化趋势。在轻度胁迫下, q_N 逐渐升高, 胁迫 30 d 后均显著高于对照, 并且差异越来越大; 而在中度和重度胁迫下, q_N 先升高后降低。在胁迫末期, 与对照相比, q_N 在轻度、中度和重度胁迫下分别升高 57.9%、21.2% 和 7.4%。

2.3 干旱胁迫对杨树幼苗叶片气体交换参数的影响

由表 3 可以看出, 在试验期间, 杨树幼苗叶片的

净光合速率(P_n) 和气孔导度(g_s) 的变化规律基本一致。随着胁迫程度的加剧和时间的延长, 各胁迫处理的 P_n 和 g_s 均呈下降的趋势。轻度胁迫下, P_n 和 g_s 在胁迫 45 d 前与对照差异不显著; 而在中度和重度胁迫下, P_n 和 g_s 在胁迫初期就显著低于对照, 并且随着胁迫时间的延长, 差异越来越大。在胁迫末期, P_n 在轻度、中度和重度胁迫下分别比对照下降 9.6%、54.1% 和 61.9%; g_s 分别比对照下降了 9.8%、64.7% 和 86.3%。可见, 轻度胁迫对杨树幼苗叶片的 P_n 和 g_s 的影响较小, 而中度和重度胁迫下的抑制作用非常明显。

2.4 干旱胁迫对杨树幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

由图 1 可以看出, 在试验期间, 随着胁迫程度的增加和胁迫时间的延长, 杨树幼苗叶片的 SOD、POD

表 3 干旱胁迫下杨树幼苗叶片的净光合速率(P_n)和气孔导度(g_s)
Table 3 Net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (g_s) in leaves of poplar seedlings under drought stress (mean±SD, $n=3$)

参数 Parameter	胁迫时间 Stress time (d)	处理 Treatment			
		CK	LS	MS	SS
P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	15	16.62±0.56a	15.45±0.63a	14.34±0.38b	13.16±0.42c
	30	16.43±0.77a	15.28±0.69a	14.02±0.72b	12.04±0.59c
	45	16.19±0.44a	14.75±0.31b	13.63±0.49c	11.19±0.28d
	60	15.82±0.26a	14.21±0.58b	12.12±0.52c	9.26±0.69d
	75	15.23±0.32a	13.82±0.29b	11.29±0.16c	8.08±0.75d
	90	14.75±0.68a	13.16±0.54b	9.47±0.55c	6.93±0.54d
	105	14.59±0.35a	12.84±0.43b	7.65±0.37c	6.29±0.73d
	120	14.33±0.47a	12.95±0.19b	6.58±0.45c	5.46±0.35d
g_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	15	0.68±0.03a	0.63±0.04a	0.52±0.03b	0.33±0.02c
	30	0.65±0.02a	0.59±0.05a	0.46±0.03b	0.28±0.05c
	45	0.61±0.04a	0.53±0.04a	0.41±0.02b	0.24±0.04c
	60	0.55±0.04a	0.49±0.03a	0.35±0.04b	0.19±0.03c
	75	0.62±0.05a	0.52±0.02b	0.29±0.04c	0.14±0.03d
	90	0.58±0.02a	0.45±0.04b	0.27±0.03c	0.12±0.04d
	105	0.54±0.02a	0.48±0.03b	0.24±0.05c	0.09±0.05d
	120	0.51±0.03a	0.46±0.04a	0.18±0.02b	0.07±0.05c

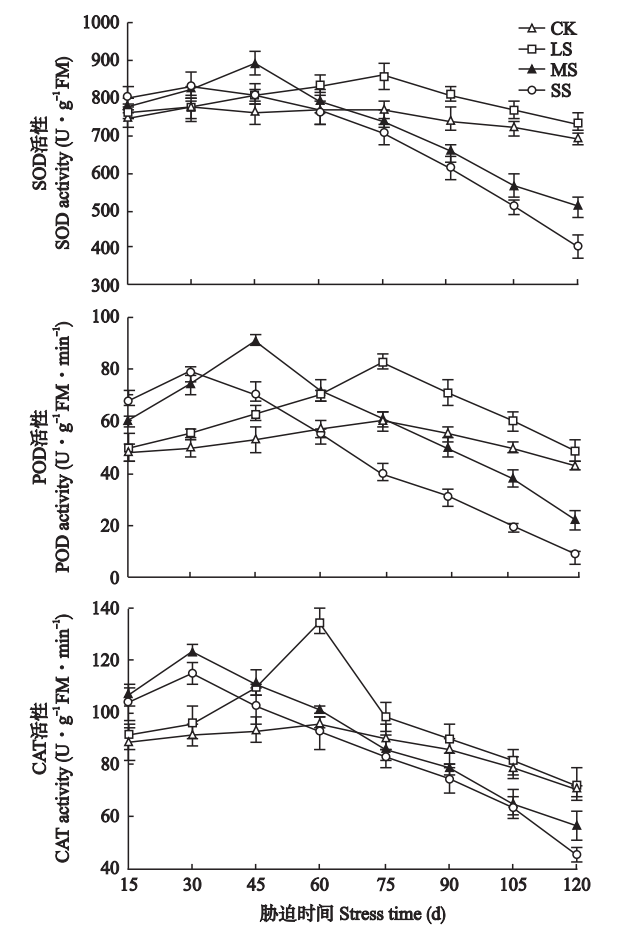


图 1 干旱胁迫下杨树幼苗叶片的 SOD、POD 和 CAT 活性
Fig.1 Activities of SOD, POD and CAT in leaves of poplar seedlings under drought stress (mean±SD, $n=3$).
CK:对照 Control; LS:轻度干旱胁迫 Light drought stress; MS:中度干旱胁迫 Moderate drought stress; SS:重度干旱胁迫 Severe drought stress. 不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$) Different letters meant significant difference at 0.05 level.

和 CAT 活性均呈先上升后下降的变化趋势. 其中, 轻度胁迫下, 叶片中 CAT 活性最大, 且在胁迫 60 d 时达到最大值; 中度胁迫下, 叶片中 SOD 和 POD 活性最大, 且在胁迫 45 d 时达到最大值; 而重度胁迫下, 叶片中 SOD、POD 和 CAT 活性均下降. 在整个试验期间, 各胁迫处理的 SOD、POD 和 CAT 活性的平均值变化为: 轻度胁迫>中度胁迫>重度胁迫, 并且差异达到显著水平. 可见, 随着胁迫程度的加剧, 杨树幼苗的保护酶活性呈逐渐递减的趋势.

2.5 干旱胁迫对杨树幼苗叶片相对电导率及丙二醛含量的影响

由表 4 可以看出, 随着胁迫时间的延长, 杨树幼苗叶片的相对电导率和丙二醛 (MDA) 含量逐渐升高, 在胁迫末期达到最大值. 各胁迫处理的相对电导率和 MDA 含量均显著高于对照.

与胁迫初期相比, 轻度、中度和重度胁迫在胁迫末期的相对电导率分别提高了 47.4%、81.6% 和 102.8%, MDA 含量分别提高 105.4%、120.4% 和 143.9%; 在整个试验期间, 轻度、中度和重度胁迫的相对电导率平均值分别比对照提高 27.6%、56.1% 和 78.7%, MDA 含量平均值分别提高 65.3%、183.1% 和 208.8%. 可见, 在整个胁迫试验中, 随着胁迫强度的加深, 杨树幼苗叶片的相对电导率和 MDA 含量的增加幅度越来越大.

3 讨 论

3.1 干旱胁迫与气体交换、叶绿素荧光参数的关系

在正常情况下, 叶绿体吸收的光能主要通过光

表 4 干旱胁迫下杨树幼苗叶片的相对电导率及丙二醛含量
Table 4 Relative electric conductivity and MDA content in leaves of poplar seedlings under drought stress (mean±SD, n=3)

指标 Index	胁迫时间 Stress time (d)	处理 Treatment			
		CK	LS	MS	SS
相对电导率	15	29.05±0.66c	34.85±1.41b	36.79±0.57ab	38.26±1.05a
Relative electric conductivity (%)	30	29.98±0.35d	35.63±0.48c	40.38±1.24b	43.75±0.76a
	45	30.68±0.87d	37.96±0.61c	43.17±0.72b	47.92±0.33a
	60	30.92±0.63d	39.52±1.02c	48.89±0.59b	54.36±0.96a
	75	31.72±0.79d	44.18±0.73c	51.53±0.49b	62.81±0.93a
	90	32.39±0.86d	47.73±0.55c	57.29±0.68b	68.32±0.77a
	105	36.28±0.63d	48.54±0.96c	62.17±0.83b	73.08±0.64a
	120	39.79±0.92d	51.37±0.45c	66.82±0.57b	77.59±0.75a
丙二醛含量	15	10.03±1.59b	13.25±1.68b	19.87±1.39a	22.29±1.22a
MDA content (μmol·kg ⁻¹ FM)	30	10.35±0.68d	14.62±0.86c	33.98±1.27a	29.41±0.95b
	45	10.67±0.91c	17.19±1.24b	34.68±0.89a	35.95±0.66a
	60	11.48±0.73c	19.02±0.65b	34.92±1.53a	37.38±1.03a
	75	11.93±1.13c	21.53±0.82b	35.72±1.26a	38.17±1.29a
	90	13.08±1.28d	24.36±0.95c	36.39±0.73b	40.59±0.98a
	105	15.17±0.81d	26.09±1.06c	40.28±0.65b	46.82±0.84a
	120	16.06±1.05d	27.21±0.79c	43.79±1.14b	54.37±1.32a

合电子传递、叶绿素荧光和热耗散 3 种途径来消耗. 这 3 种途径之间存在着此消彼长的关系. 因此荧光变化可以反映植物光合作用的状况^[15]. 在本试验中,杨树幼苗叶片的 P_n 、 g_s 与 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_p 表现出一致的变化规律. 在轻度胁迫下, 叶片 P_n 、 g_s 与 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_p 的下降幅度较小, 而在中度和重度胁迫下均显著下降. 其中, q_p 的显著降低表明干旱胁迫导致关闭的 PS II 反应中心所占的比例升高, 不利于 PS II 反应中心的电荷分离, 降低了电子传递的能力^[16]. 这与孙骏威等^[17] 在水稻和李娟等^[18] 在黄条金刚竹 (*Pleioblastus kongosanensis* f. *aureostriatus*) 上的研究结果一致. 在轻度胁迫下, q_N 显著升高, 表明在轻度胁迫下杨树幼苗通过热耗散来消耗过剩的激发能, 有效减轻了 PS II 反应中心因吸收过多的光能而引起的光抑制和光氧化, 更好地保护了光系统 II 反应中心^[19], 同时也说明 P_n 和 g_s 在轻度胁迫下的降幅较小与 q_N 有关. 因此, 通过非光化学猝灭降低干旱胁迫造成的伤害是杨树幼苗对轻度胁迫环境适应的一种保护机制. 但在中度和重度胁迫下, q_N 呈先升高后降低的趋势, 表明幼苗的热耗散能力下降, PS II 被破坏. 这与欧立军等^[20] 对辣椒的研究结论相佐. 可能与胁迫强度、胁迫时间和植物抗旱性等不同有关.

3.2 干旱胁迫与活性氧代谢的关系

干旱胁迫会打破植物光合作用的光能捕获和光能利用的能量平衡, 进而影响光合活性^[21]. 在水分亏缺条件下, 由于气孔关闭、光合作用下降, Calvin

循环对还原力 NADPH 的需求减少, 引起光合电子传递链过度还原, 光合电子传递受阻^[22]. 这一方面导致以分子态氧为受体的光合电子传递支路反应增强, 形成破坏性极大的单线态氧¹O₂^[23]; 另一方面, 导致过剩的光能转化成 Mehler 反应的激发能传给分子态氧, 形成超氧自由基 O₂⁻, O₂⁻ 在 SOD 的催化下生成 H₂O₂^[24]. 有研究发现, 干旱胁迫下 SOD、POD 和 CAT 活性增强, 能加快对活性氧的清除, 具有维持活性氧代谢平衡、保护膜结构的功能^[25-26]. 本试验表明, 在轻度胁迫下, 杨树幼苗叶片的相对电导率和 MDA 含量上升幅度较小, 主要是由于轻度胁迫下杨树幼苗的 SOD、POD 和 CAT 活性较高, 有效清除了植株体内的活性氧, 使植物体内活性氧的产生与清除的动态平衡维持良好的水平. 这与张仁和等^[27] 在玉米苗期的研究结果一致. 但在中度和重度胁迫下, 保护酶活性的平均值与轻度胁迫相比均显著下降, 酶防御系统没能起到良好的保护作用, 造成¹O₂、O₂⁻ 和 H₂O₂ 等活性氧大量积累, 通过 Haber-Weiss 反应和 Fenton 反应等途径转化为活性更强的 ·OH^[28], 从而加剧了膜脂过氧化, 使杨树幼苗的相对电导率和 MDA 含量显著升高, 同时造成膜伤害特别是叶绿体膜的伤害, 导致光合速率明显降低; 而光合速率降低又将进一步加剧活性氧代谢的失调, 从而造成一种恶性循环^[29].

3.3 干旱胁迫与地径、苗高生长的关系

与对照相比, 轻度、中度和重度干旱处理的杨树幼苗地径生长量分别降低 12.8%、44.5% 和

65.6%, 苗高生长量分别降低 12.2%、43.1% 和 57.2%。这与尹丽等^[9]在麻枫树(*Jatropha curcas*)幼苗和靳军英等^[30]在扁穗牛鞭草(*Hemarthria compressa*)上的研究结果一致。可见, 轻度干旱对杨树幼苗的地径、苗高生长的影响相对较小, 主要是因为轻度胁迫下杨树幼苗具有较强的抗氧化保护酶系统, 能够及时清除活性氧, 使细胞膜系统所受的损伤较小; 而在中度和重度胁迫下, 活性氧的过量生成超过了防御系统的清除能力, 部分来不及清除的活性氧引起的伤害逐渐积累, 导致膜脂过氧化加剧, 从而使细胞膜的损伤严重, 最终对杨树幼苗的生长产生了显著的抑制作用。由此推断, 在轻度水分胁迫下, 杨树幼苗生长受到的抑制作用相对较小, 与其具有较高的光合效率和较强的抗氧化保护酶系统有关。

参考文献

- [1] Li Y (李 燕), Xue L (薛 立), Wu M (吴 敏). Research advances in mechanism of tree species drought resistance. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2007, **26**(11): 1857–1866 (in Chinese)
- [2] Fu S-L (付士磊), Zhou Y-B (周永斌), He X-Y (何兴元), et al. Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simoni*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(11): 2016–2019 (in Chinese)
- [3] Wang H-Z (王贺正), Ma J (马 均), Li X-Y (李旭毅), et al. Effects of water stress on active oxygen generation and protection system in rice during grain filling stage. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2007, **40**(7): 1379–1387 (in Chinese)
- [4] Fan S-L (范苏鲁), Yuan Z-H (苑兆和), Feng L-J (冯立娟), et al. Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(3): 651–657 (in Chinese)
- [5] Hou Q-C (侯庆春), Han R-L (韩蕊莲). Problems on vegetation construction in Loess Plateau region. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 2000, **20**(2): 53–56 (in Chinese)
- [6] Zhang J-M (张敬敏), Xing S-J (邢尚军), Sang M-P (桑茂鹏), et al. Effect of humic acid on poplar physiology and biochemistry properties and growth under different water level. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2010, **24**(6): 200–203 (in Chinese)
- [7] Wan X-Q (万雪琴), Xia X-L (夏新莉), Yin W-L (尹伟伦), et al. Water use efficiency difference among four poplar clones and its physiological mechanism. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2006, **42**(5): 133–137 (in Chinese)
- [8] Liu F-D (刘福德), Jiang Y-Z (姜岳忠), Wang H-T (王华田), et al. Effects of continuous cropping on poplar plantation. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2005, **19**(2): 102–105 (in Chinese)
- [9] Yin L (尹 丽), Hu T-X (胡庭兴), Liu Y-A (刘永安), et al. Effect of drought stress on photosynthetic characteristics and growth of *Jatropha curcas* seedlings under different nitrogen levels. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(3): 569–576 (in Chinese)
- [10] Larocque GR. Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands. *Ecological Modelling*, 2002, **148**: 213–232
- [11] Demmig-Adams B, Adams WW, Baker DH, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 1996, **98**: 253–264
- [12] Zou Q (邹 琦). Experimental Guidance of Plant Physiology and Biochemistry. Beijing: China Agriculture Press, 1997 (in Chinese)
- [13] Li H-S (李合生). Experimental Principle and Technique for Plant Physiology and Biochemistry. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)
- [14] Wang A-G (王爱国), Shao C-B (邵从本), Luo G-H (罗广华). Inquiry into malondialdehyde as index of peroxidation of plant lipids. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1986, **22**(3): 55–57 (in Chinese)
- [15] Hendrickson L, Furbank RT, Chow WS. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Research*, 2004, **82**: 73–81
- [16] Su X-R (苏秀荣), Wang X-F (王秀峰), Yang F-J (杨凤娟), et al. Effects of NO_3^- stress on photosynthetic rate, photochemical efficiency of PS II and light energy allocation in cucumber seedling leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, **18**(7): 1441–1446 (in Chinese)
- [17] Sun J-W (孙骏威), Yang Y (杨 勇), Huang Z-A (黄宗安), et al. Reason for photosynthetic declination in rice from water stress induced by polyethylene glycol (PEG). *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2004, **18**(6): 539–543 (in Chinese)
- [18] Li J (李 娟), Peng Z-H (彭镇华), Gao J (高 健), et al. Photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of *Pleioblastus kongosanensis* f. *aureostriatus* under drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(6): 1395–1402 (in Chinese)
- [19] Luo M-H (罗明华), Hu J-Y (胡进耀), Wu Q-G (吴庆贵), et al. Effects of drought stress on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Salvia miltiorrhiza*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(3): 619–623 (in Chinese)
- [20] Ou L-J (欧立军), Chen B (陈 波), Zou X-X (邹学). Effects of drought stress on photosynthesis and as-

sociated physiological characters of pepper. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(8): 2612–2619 (in Chinese)

[21] Chaitanya KV, Jutur PP, Sundar D, *et al.* Water stress effects on photosynthesis in different mulberry cultivars. *Plant Growth Regulation*, 2003, **40**: 75–80

[22] Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, *et al.* Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science*, 2004, **9**: 490–498

[23] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, **50**: 601–639

[24] Wei G-Q (魏国强), Zhu Z-J (朱祝军), Fang X-Z (方学智), *et al.* The effects of NaCl stress on plant growth, chlorophyll fluorescence characteristics and active oxygen metabolism in seedlings of two cucumber cultivars. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2004, **37**(11): 1754–1759 (in Chinese)

[25] Liu J-C (刘锦春), Zhong Z-C (钟章成), He Y-J (何跃军). Effects of drought stress and re-watering on the active oxygen scavenging system of *Cupressus funebris* seedlings in Karst area. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(11): 2836–2840 (in Chinese)

[26] Xu QZ, Huang BR. Antioxidant metabolism associated with summer leaf senescence and turf quality decline for creeping bentgrass. *Crop Science*, 2004, **44**: 553–560

[27] Zhang R-H (张仁和), Zheng Y-J (郑友军), Ma G-S (马国胜), *et al.* Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(5): 1303–1311 (in Chinese)

[28] Sun J-W (孙骏威), Weng X-Y (翁晓燕), Li Q (李 峤), *et al.* Effects of potassium deficiency on photosynthesis and energy dissipation in different rice cultivars. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2007, **13**(4): 577–584 (in Chinese)

[29] Zhang X-Z (张宪政), Su Z-S (苏正淑). Introduction of researches into physiological damages to crops under water deficit. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 1996, **27**(1): 85–91 (in Chinese)

[30] Jin J-Y (靳军英), Zhang W-H (张卫华), Huang J-G (黄建国). Effects of water stress on growth, nutrition and physiological indices of *Hemarthria compressa*. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2011, **17**(6): 1545–1550 (in Chinese)

作者简介 井大炜,男,1982 年生,博士.主要从事植物营养机理研究. E-mail: jingdawei009@163.com

责任编辑 李凤琴