

干旱胁迫对毛竹幼苗生理特性的影响^{*}

应叶青^{1,2,*} 郭 璟² 魏建芬² 姜 琴² 解楠楠²

(¹ 北京林业大学林学院, 北京 100083; ² 浙江农林大学亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 浙江临安 311300)

摘 要 以 1 年生毛竹为试验材料, 采用盆栽方式, 设置对照 (CK)、轻度 (LS)、中度 (MS) 和重度干旱胁迫 (HS) 4 个不同处理, 研究不同水分条件下毛竹幼苗生理响应。结果表明: 随着水分胁迫程度的加强, 毛竹幼苗净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 显著下降 ($P < 0.01$), 降幅分别达 54.7% 和 49.7%, 水分利用效率 (WUE) 在轻度胁迫条件下明显提高, 但在中度和重度胁迫下又有一定程度下降; 叶绿素 a 和叶绿素 b 含量显著下降 ($P < 0.05$ 和 $P < 0.01$), 降幅分别为 42.1% 和 28.2%, 水分胁迫对叶绿素 a/b (Chl-a/Chl-b) 影响不显著; SOD 活性、CAT 活性和 MDA 含量显著上升 ($P < 0.01$, $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$); 各生理指标间存在着相关性, 经主成分分析, 可将 9 个单项耐旱生理指标综合成为 2 个相互独立的综合指标, 为评价毛竹苗期抗旱性提供参考。

关键词 毛竹; 干旱胁迫; 光合速率; 保护酶; 叶绿素含量

中图分类号 S963 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)2-0262-05

Effects of drought stress on physiological characteristics of *Phyllostachys edulis* seedlings.

YING Ye-qing^{1,2,*}, GUO Jing², WEI Jian-fen², JIANG Qin², XIE Nan-nan² (¹ College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ² Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an 311300, Zhejiang, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(2): 262–266.

Abstract: A pot experiment was conducted to study the physiological responses of 1-year old *Phyllostachys edulis* seedlings to drought stress. Four treatments were installed, i. e., control (CK), light (LS), medium (MS), and heavy (HS) drought stress. With increasing drought stress, the net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) decreased significantly by 54.7% and 49.7%, respectively, WUE increased obviously under LS but decreased to some extent under MS and HS, Chl-a and Chl-b contents decreased significantly by 42.1% and 28.2%, respectively, but Chl-a/Chl-b was less affected, and the SOD and CAT activities as well as the MDA content increased significantly. There existed close correlations among these physiological indices. Principal components analysis (PCA) showed that the nine individual drought-tolerance indices could be integrated to two separate, comprehensive ones, and used as a reference to evaluate the drought resistance of *P. edulis* seedlings.

Key words: *Phyllostachys edulis*; drought stress; photosynthetic rate; protective enzyme; chlorophyll content.

自然条件下的土壤水分变化大, 这使得大多数植物都不同程度地受到干旱胁迫 (Larcher, 1999)。干旱胁迫下植物体内大量积累活性氧, 使细胞膜中的不饱和脂肪酸过氧化分解为丙二醛等物质, 细胞膜系统发生变性, 最后导致植株生长停止、光合作用受抑、呼吸紊乱、代谢异常, 使植物体受害 (吴志华

等, 2004)。自然条件下, 植物水分生理生态特性随昼夜及季节的变化而变化, 受环境及植物生长发育阶段的影响 (Li *et al.*, 2000), 因此, 探讨植物水分关系已成为植物生理生态学研究领域的重要课题之一。

毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 是我国竹类资源中面积最大, 经营历史最悠久, 加工利用范围最广, 对竹产区地方经济、竹农收入影响最为深远的集经济、生态、社会效益于一体的竹种, 在集约经营条件下可获

* 浙江省科技厅重点项目 (2009C12089)、浙江省农业科技成果转化项目 (2009D70101) 资助。

** 通讯作者 E-mail: yeqing@zjfc.edu.cn

收稿日期: 2010-06-02 接受日期: 2010-10-17

得高的经济效益(金爱武,2006;应叶青等,2009a)。目前,对毛竹叶片光合生理(陈建华等,2006;2008)、造林(陆奇勇等,2009)、竹林水分特征以及水肥对竹林生产力的影响(朱会芸,2008;高志勤,2009;孙刚等,2009)等方面的研究报道较多,而有关毛竹的抗旱生理方面研究较少(应叶青等,2009b)。毛竹主要分布或栽培在南方山地,冬秋季节性干旱对毛竹竹材及竹笋的产量和品质影响严重。本文通过盆栽方法,研究毛竹幼苗在不同干旱胁迫条件下的生理生化响应,分析毛竹幼苗的抗旱能力,探讨毛竹幼苗的抗旱生理机理与适应机制,并提出毛竹抗旱性评价综合指标,为毛竹林的水分管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2007年9月赴桂林对毛竹进行单株采种,该种批根据标准方法检验(全国林木种子标准化技术委员会,2000),净度为98.99%,千粒重为13.6 g。11月撒播于浙江农林大学(30°15'N,119°13'E)智能温室苗床内,次年2月出土后移栽至规格为上口直径10 cm、下口直径7 cm、高8 cm塑料盆中。每盆栽1株幼苗,盆底有透水孔,每个盆下面套一个塑料托盘,以防止浇水后水分流失。育苗基质为体积比为1:1:1的蛭石:珍珠岩:泥炭混合材料。试验苗木为1年生苗,平均苗高19.9 cm,平均根长为16.5 cm。

1.2 试验设计与处理

试验设置3种干旱水平,设定基质饱和含水量的80%为对照(CK,经预试验表明为毛竹幼苗生长最适水分条件),基质、苗盆、水分质量共208 g;60%为轻度胁迫(LS),基质、苗盆、水分共174 g;40%为中度胁迫(MS),基质、苗盆、水分共140 g;20%为重度胁迫(HS),基质、苗盆、水分共106 g。完全随机设计,每处理重复4次,每重复5盆,每个处理共20盆。干旱处理于2008年7月28日开始,7月31日达到上述各处理要求,以后采用称重法控制各处理的水分,每天16:00称盆栽苗的质量,并补充水分。试验处理20 d后,从幼苗顶端往下第3或4片功能叶测定各项指标,每处理重复4次,每个重复采集5棵植株叶片混合。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合指标的测定 使用 GFS-300 光合分析

仪(WALZ,德国),1 cm×4 cm 叶室。设定叶室中环境CO₂浓度为380 mg·L⁻¹,叶室温度为30℃,相对湿度为85%,光合有效辐射(PAR)为600 μmol·m⁻²·s⁻¹。测定毛竹叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r),水分利用效率(WUE)用(P_n/T_r)表示。实验于试验处理20 d后的早上9:00—11:00进行,各处理重复3次,选择毛竹幼苗从上至下第3或4片功能叶进行光合指标测定。

1.3.2 生理指标测定 叶绿素含量测定采用浸提法(李合生,1999);SOD活性测定采用氮蓝四唑法(邹琦,2000);CAT活性测定采用郝再彬方法(郝再彬等,2004);用硫代巴比妥酸(TBA)反应法测定丙二醛含量(邹琦,2000)。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对光合蒸腾作用的影响

如表1所示,水分胁迫能显著地影响毛竹幼苗的光合作用,对 P_n 、 T_r 、WUE的影响均达到极显著水平($P<0.01$)。随干旱胁迫程度加深,毛竹幼苗的 P_n 、 T_r 显著下降,重度胁迫处理与对照相比, P_n 和 T_r 分别下降了54.7%和49.7%。WUE在轻度水分胁迫下明显升高,比对照高出50.7%,表明毛竹苗期在干旱胁迫下通过提高WUE来适应干旱环境条件;但在中度和重度胁迫下,WUE下降,与对照处于同一水平,这可能是在中、重度水分胁迫下毛竹幼苗的光合同化受到抑制,生产能力降低的原故。

2.2 水分胁迫对叶片叶绿素含量的影响

不同水分胁迫处理对毛竹幼苗叶片叶绿素a(Chl-a)和叶绿素b(Chl-b)含量的影响分别达到极显著($P<0.01$)和显著水平($P<0.05$),而对叶绿素a/b(Chl-a/Chl-b)影响不明显(表2)。随胁迫程度加深,Chl-a和Chl-b含量均明显下降,重度胁迫与

表1 水分胁迫对毛竹幼苗光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的影响

Table 1 Net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and water use efficiency (WUE) of *Phyllostachys edulis* seedlings under different soil water stresses

处理	P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	WUE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)
CK	4.20±0.26 a	0.75±0.04 a	5.54±0.09 b
LS	3.59±0.58 a	0.43±0.05 b	8.36±1.29 a
MS	2.13±0.43 b	0.41±0.06 b	5.17±0.25 b
HS	1.90±0.54 b	0.38±0.06 b	4.94±0.67 b

小写字母表示 $P<0.05$ 水平;同一列中不同字母代表差异显著,下同。

表 2 水分胁迫对毛竹幼苗叶绿素含量的影响
Table 2 Content of chlorophyll of *Phyllostachys edulis* seedlings under different soil water stresses

处理	Chl-a (mg · g ⁻¹)	Chl-b (mg · g ⁻¹)	Chl-a/ Chl-b
CK	2.00±0.11 a	0.60±0.04 a	3.3±0.0 a
LS	1.77±0.13 ab	0.56±0.05 a	3.3±0.7 a
MS	1.48±0.13 b	0.52±0.05 ab	2.8±0.2 a
HS	1.16±0.22 c	0.43±0.05 b	3.0±1.7 a

对照相比,其含量分别降低了 42.1% 和 28.2%, Chl-a 比 Chl-b 下降的幅度大。

2.3 水分胁迫对 SOD、CAT 活性的影响

如表 3 所示,水分胁迫对 SOD、CAT 活性的影响分别达到极显著 ($P<0.01$) 和显著 ($P<0.05$)。随胁迫处理程度加剧,SOD、CAT 活性均呈上升趋势,重度胁迫下达到最大值,分别比对照组高出 79.6% 和 19.8%。其中,SOD 活性除轻度胁迫与对照组差异不显著以外,其他处理间均有显著差异;CAT 活性重度胁迫与对照、中度胁迫与对照均有显著差异,其他处理间差异不显著。

2.4 水分胁迫对 MDA 含量的影响

水分胁迫对毛竹幼苗叶片 MDA 含量的影响达到极显著水平 ($P<0.01$)。随胁迫处理程度加剧,MDA 含量呈上升趋势,重度胁迫下达到最大值,比

表 3 水分胁迫对 SOD、CAT、MDA 含量的影响
Table 3 SOD, CAT activity and MDA content of *Phyllostachys edulis* seedlings under different soil water stresses

处理	SOD (U · g ⁻¹)	CAT (U · g ⁻¹)	MDA (μmol · g ⁻¹)
CK	393±37 c	1408±98 b	16±1 c
LS	466±39 c	1568±130 ab	18±1 bc
MS	627±41 b	1658±125 a	20±1 b
HS	707±38 a	1687±35 a	26±1 a

表 4 各单项指标相关系数矩阵
Table 4 Correlation matrix of every single index

指标	P_n X_1	T_r X_2	WUE X_3	Chl-a X_4	Chl-b X_5	Chl-a/Chl-b X_6	SOD X_7	CAT X_8	MDA X_9
P_n	1	0.809	0.511	0.959 *	0.901	0.850	-0.989 **	-0.948 *	-0.889
T_r		1	-0.092	0.803	0.768	0.571	-0.792	-0.954	-0.757
WUE			1	0.454	0.410	0.597	-0.520	-0.212	-0.407
Chl-a				1	0.987 **	0.669	-0.989 **	-0.929	-0.983 *
Chl-b					1	0.544	-0.953 *	-0.883	-0.999 **
Chl-a/Chl-b						1	-0.773	-0.734	-0.523
SOD							1	0.936	0.945
CAT								1	0.872
MDA									1

* $P<0.05$, ** $P<0.01$ 。

对照组高出 63.0%。其中,MDA 含量除轻度胁迫与对照、中度胁迫与轻度胁迫差异不显著外,其他处理间均有显著差异(表 3)。

2.5 干旱胁迫下各指标间相关分析

由以上分析可知,干旱胁迫条件下毛竹幼苗的 P_n 、 T_r 、Chl-a 含量、Chl-b 含量与对照相比均有所下降,SOD、CAT 和 MDA 等指标与对照相比则明显增加。因此,用单个生理指标很难全面客观地评价毛竹幼苗的抗旱性。另外,从相关系数矩阵(表 4)来看,各指标之间存在或大或小的相关性,从而使得它们提供的信息发生重叠。因此,必须建立综合指标才能较客观评价毛竹幼苗的耐旱性。

2.6 主成分分析

对 9 个单项指标进行主成分分析(表 5),前 2 个综合指标(主成分)的贡献率分别为 79.55% 和 13.76%,累积贡献率达 93.31%,已经携带了 9 个抗旱指标绝大部分信息,其他综合指标贡献率可忽略不计。这样可把 9 个单项指标转换成 2 个新的综合指标,分别定义成第 1 和第 2 主成分,它对应的特征向量为:

第 1 主成分: $CI_1 = 0.3701X_1 + 0.3118X_2 + 0.1718X_3 + 0.3691X_4 + 0.3552X_5 + 0.2875X_6 - 0.3727X_7 - 0.3584X_8 - 0.3529X_9$;

第 2 主成分: $CI_2 = 0.0708X_1 - 0.4612X_2 + 0.7911X_3 - 0.0189X_4 - 0.0640X_5 + 0.3122X_6 - 0.0592X_7 + 0.2163X_8 - 0.0651X_9$ 。

从以上 2 个主成分的表达式可知:第 1 主成分表达式中,各项系数差异不大,所以第 1 主成分能基本反映各指标的综合情况。第 2 主成分表达式中以第 3 项系数最大,第 2 项系数次之,分别代表 WUE 和 T_r 指标,因此第 2 主成分可概括成与水分蒸腾和

表 5 各主成分系数及其贡献率
Table 5 Coefficient of principle components and their contribution

主成分	P_n X_1	T_r X_2	WUE X_3	Chl-a X_4	Chl-b X_5	Chl-a/ Chl-b X_6	SOD X_7	CAT X_8	MDA X_9	贡献率 P
Cl_1	0.370	0.311	0.171	0.369	0.355	0.287	-0.372	-0.358	-0.352	0.795
Cl_2	0.070	-0.461	0.791	-0.018	-0.064	0.312	-0.059	0.216	0.065	0.137

与水分利用相关的综合指标。

3 讨 论

3.1 水分胁迫下毛竹幼苗的光合蒸腾特性

在本研究中,毛竹幼苗在水分胁迫条件下 T_r 大幅度降低,可理解为是对水分胁迫的一种生理适应策略,通过提高水分利用效率来适应水分胁迫,这与褚建民等(2008)对欧李(*Cerasus humilis*)、喻晓丽等(2007a)对火炬树(*Rhus typhina*)等的研究结果类似。在水分胁迫条件下,气孔导度减小,导致胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率下降,进而影响光合速率。叶的光合速率下降也与光合碳同化产物的积累密切相关,在水分胁迫下可溶性糖和蔗糖积累增加,淀粉含量减少,减少了光合同化产物的积累,最终抑制了光合与生长(孙圆图等,2009)。

3.2 水分胁迫下毛竹幼苗的叶绿素含量变化

在水分胁迫条件下,高的叶绿素含量能够维持光合作用的进行,有利于提高植物的抗旱性(郑敏娜等,2009),高抗旱性甘薯叶片叶绿素含量在水分胁迫下降幅小于低抗旱性品种,植物叶绿素含量及叶绿素 a/b 值反映了植物对水分胁迫的敏感性及抗旱性(张明生和谈锋,2001)。本研究表明,水分胁迫下毛竹幼苗 Chl-a 含量显著下降,降幅明显大于 Chl-b,这与喻晓丽等(2007b)、贺少轩等(2009)的研究结果类似,但 Chl-a/Chl-b 值降幅不显著,表明毛竹幼苗具有较强的抗旱能力。

3.3 水分胁迫对毛竹幼苗膜脂过氧化作用的影响

抗氧化酶活性和丙二醛质量摩尔浓度可作为植物抗旱资源筛选和依据(李迎春等,2008)。在保护酶系中 SOD 能作为抵御活性氧伤害的“第一道防线”将 O_2^- 清除而形成 H_2O_2 ,而 CAT 可把 H_2O_2 变为 H_2O 。较高的保护酶活性能够使活性氧维持于一个较低水平,抑制膜脂过氧化作用,MDA 含量表现为较低水平(李霞等,2005;喻晓丽等,2007a)。本研究表明,随干旱胁迫程度的提高,毛竹幼苗 SOD 活性、MDA 含量均呈上升趋势,重度胁迫下达到最大值,而 CAT 活性虽呈上升趋势,但各胁迫水

平间无显著差异,这与飞机草在高光缺水中的生理响应一致,CAT 没有很好地发挥保护作用(张玲玲等,2009),不能有效清除 H_2O_2 ,这可能是导致 MDA 含量上升,细胞膜受伤害的主要原因之一。

3.4 水分胁迫下毛竹幼苗各生理指标的相关性

不同植物有着不同的耐旱机制,即使同一种植物在不同生育阶段或不同的生境条件下其抗旱能力和方式也会有所不同,各抗旱生理表现上也存在或大或小的相关性。本研究表明,在干旱胁迫下毛竹幼苗 P_n 与 Chl-a 存在显著正相关,而与 SOD 存在极显著的负相关,Chl-a 与 Chl-b 存在极显著的正相关关系,且分别与 MDA 存在显著和极显著的负相关关系。这可能是 Chl-a 是毛竹幼苗的主要光合色素,其含量高低直接影响了光合作用的强弱。叶绿体是水分胁迫下叶肉细胞中最敏感的细胞器,是植物细胞产生活性氧的一个重要细胞器,受到胁迫后会形成活性氧的积累,通过一系列反应后启动膜质过氧化,破坏膜脂和膜蛋白(郑敏娜等,2009),从而表现出 P_n 与 Chl-a 下降,SOD、MDA 上升的负相关关系。

植物抗旱性是由多种因素相互作用而构成的一个较为复杂的综合性状,采用单项指标进行抗旱性评定,具有一定的片面性。本试验利用主成分分析方法,将 9 个单项植物抗旱生理指标综合成为 2 个相互独立的综合指标,为评价毛竹苗期抗旱性提供参考。

参考文献

陈建华,毛丹,马宗艳,等. 2006. 毛竹叶片的生理特性. 中南林学院学报, 26(6): 76-80.
陈建华,毛丹,朱凡,等. 2008. 9 个笋用竹种的光合特性. 中南林业科技大学学报, 28(6): 9-14.
褚建民,孟平,张劲松,等. 2008. 土壤水分胁迫对欧李幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响. 林业科学研究, 21(3): 295-300.
高志勤. 2009. 集约经营毛竹林的土壤水分物理性质. 浙江林业科技, 29(4): 25-29.
郝再彬,苍晶,徐仲. 2004. 植物生理实验. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学出版.

- 贺少轩, 梁宗锁, 蔚丽珍, 等. 2009. 土壤干旱对2个种源野生酸枣幼苗生长和生理特性的影响. 西北植物学报, **29**(7): 1387-1393.
- 金爱武. 2006. 现代毛竹培育技术及其传播: 问题和方法. 北京: 中国农业出版社.
- 李霞, 阎秀峰, 于涛. 2005. 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, **16**(12): 2353-2356.
- 李合生. 1999. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社.
- 李迎春, 樊卫国, 陈双林. 2008. 干旱胁迫对梨属4个重要种幼苗膜脂过氧化和抗氧化酶活性的影响. 浙江林学院学报, **25**(4): 437-441.
- 陆奇勇, 杨庆安, 张弼, 等. 2009. 毛竹笋期切秆育苗与造林技术研究. 中南林业科技大学学报, **29**(4): 31-36.
- 全国林木种子标准化技术委员会. 2000. 林木种子质量检验技术规程(GB 2772-1999). 北京: 中国标准出版社.
- 孙刚, 邓文鑫, 王陆军, 等. 2009. 安徽肖坑天然毛竹林生产力及其土壤养分特点. 经济林研究, **27**(3): 28-32.
- 孙圆圆, 孙永健, 吴合洲, 等. 2009. 水分胁迫对水稻幼苗氮素同化酶及光合特性的影响. 植物营养与肥料学报, **15**(5): 1016-1022.
- 吴志华, 曾富华, 马生健, 等. 2004. 水分胁迫下植物活性氧代谢研究进展(综述I). 亚热带植物科学, **33**(2): 77-80.
- 应叶青, 郭璟, 魏建芬, 等. 2009a. 水分胁迫下毛竹幼苗光合及叶绿素荧光特性的响应. 北京林业大学学报, **31**(6): 128-133.
- 应叶青, 丁笑章, 高培军, 等. 2009b. 毛竹覆盖促成栽培技术. 林业科技开发, **23**(3): 110-112.
- 喻晓丽, 蔡体久, 宋丽萍, 等. 2007a. 火炬树对水分胁迫的生理生化反应. 东北林业大学学报, **35**(6): 10-12.
- 喻晓丽, 邸雪颖, 宋丽萍. 2007b. 水分胁迫对火炬树幼苗生长和生理特性的影响. 林业科学, **43**(11): 57-61.
- 张玲玲, 孙芳芳, 温达志. 2009. 薇甘菊和飞机草抗氧化物和膜脂过氧化物对光照和土壤水分的响应. 植物生态学报, **33**(5): 974-983.
- 张明生, 谈锋. 2001. 水分胁迫下甘薯叶绿素a/b比值的变化及其与抗旱性的关系. 种子, (4): 23-25.
- 郑敏娜, 李向林, 万里强, 等. 2009. 水分胁迫对6种禾草叶绿体、线粒体超微结构及光合作用的影响. 草地学报, **17**(5): 643-649.
- 朱会芸. 2008. 不同年份降雨量对毛竹林冬笋生长与经营效益影响. 林业资源管理, (3): 90-92.
- 邹琦. 2000. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社.
- Larcher W. 1999. Physiological Plant Ecology. Tokyo: Springer-Verlag.
- Li HJ, Feng CB, Ben WM. 2000. Study on the water physiological characteristics of *Populus beijingensis*. *Acta Ecologica Sinica*, **20**: 417-422.

作者简介 应叶青, 女, 1973年生, 硕士, 副教授。从事现代种苗培育及竹林培育技术研究。E-mail: yeqing@zjfc.edu.cn

责任编辑 李凤芹
