

陈剑成, 罗睿, 瞿印权, 等. 干旱胁迫对凹叶厚朴光合生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(13): 114–119.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.13.032

干旱胁迫对凹叶厚朴光合生理特性的影响

陈剑成^{1,3}, 罗睿^{1,3}, 瞿印权¹, 陈思凯¹, 万娟¹, 陈凌艳²,

赖金莉², 龙智慧², 何天友², 郑郁善^{1,2,3}, 陈礼光³

(1. 福建农林大学林学院, 福建福州 350002;

2. 福建农林大学艺术学院园林学院, 福建福州 350002; 3. 福建中药材 GAP 工程技术研究中心, 福建福州 350002)

摘要:通过盆栽试验,以 6 d 为 1 个处理间隔,研究持续干旱胁迫 0~30 d 对 3 年生凹叶厚朴幼苗形态、土壤含水率(SWC)、叶片含水率(LWC)、叶片水势(LWP)、光合作用及叶绿素荧光变化的影响。结果表明,自然干旱胁迫 18 d,凹叶厚朴叶片出现发黄、斑点等伤害症状,胁迫 24 d,叶片边缘卷曲、失水下垂,胁迫 30 d,地上部分失水死亡;干旱胁迫 0~30 d,SWC 显著降低,LWC 在胁迫 6 d 后显著降低,LWP 在胁迫 12 d 后急剧下降;在干旱胁迫过程中,凹叶厚朴幼苗叶绿素受到降解,对光合作用造成直接影响,干旱胁迫时间延长,蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)持续下降,净光合速率(P_n)下降幅度较大,瞬时水分利用效率(PWUE)呈先升高后降低趋势;干旱胁迫 0~18 d 时,气孔因素起主导作用,干旱胁迫 >18 d,非气孔因素起主导作用;干旱胁迫 24 d 后,凹叶厚朴的光合结构遭受严重破坏,最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、非光化学猝灭系数(q_N)显著下降; P_n 、 T_r 、 G_s 、PWUE 与 SWC、LWP 极显著相关;随干旱胁迫的加剧,脯氨酸(Pro)含量呈先升高后降低趋势,丙二醛(MDA)含量呈逐渐上升趋势,叶绿素相对含量 SPAD 值逐渐降低。

关键词:凹叶厚朴;干旱胁迫;气体交换;叶绿素荧光;生理特性

中图分类号: S718.43 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)13-0114-06

凹叶厚朴 (*Magnolia officinalis* subsp. *biloba*) 为木兰科木兰属落叶乔木,树形雄伟,叶大阴浓,花大美丽,是良好的园林绿化和观赏树种^[1]。凹叶厚朴材质轻软易加工、纹理细密美观,是制造家具、雕刻、乐器的上等材料,同时,干燥的树皮、根皮富含厚朴酚和厚朴酮等多种生物活性成分,具有温中理气、消痰破积、抗菌、镇痛消炎的作用^[2-8],是一种集药用、经济和科研价值为一体的野生优良植物。

凹叶厚朴性喜凉爽潮湿、相对湿度大的山地气候,畏酷暑、不耐干旱贫瘠。近年来,由于人类对森林资源的过度利用,凹叶厚朴的生存环境恶化,再加上其自然繁衍能力衰退,凹叶厚朴种群数量出现大面积减少,被列为国家Ⅱ级重点保护濒危植物。杨旭等研究认为,野生状态下凹叶厚朴结实数量较少、出种率低,种实易受环境影响,干旱可能是限制凹叶厚朴生长发育和分布的关键因素^[9]。在我国大部分凹叶厚朴产区,凹叶厚朴生长过程中均会遇到季节性不同程度的干旱胁迫,这可能是导致凹叶厚朴濒危的原因之一。目前,对凹叶厚朴的研究主要集中在群体遗传学、药理作用、快繁体系构建、濒危生殖生物学、产品加工、生理特性、生长规律等方面^[10-15],而对水分生理的研究,仅见庄国庆等用 PEG 模拟干旱胁迫对厚朴生理生化影响的研究报道^[16],但不同干旱胁迫程度对光合生理的响应研究还十分缺乏,对濒危植物光合生

收稿日期:2017-01-04

基金项目:国家科技支撑计划(编号:2011BAI01B06);福建省科技重点项目(编号:2009Y0003)。

作者简介:陈剑成(1989—),男,福建莆田人,硕士研究生,从事药用植物栽培研究。E-mail: cjcheng15@139.com。

通信作者:陈礼光,副教授,主要从事森林培育研究。E-mail: fjclg@126.com。

[21] 陈双林,杨清平,郭子武. 主要环境因素对小佛肚竹出笋、成竹和畸形秆率的影响[J]. 四川农业大学学报, 2008, 26(1): 117–120.

[22] 陈玉华,宋丁全. 簕竹出笋成竹生长规律研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2005, 29(4): 109–112.

[23] 郑明生. 石竹出笋退笋规律研究[J]. 福建林业科技, 2001, 28(3): 86–88.

[24] 吕大勇,俞珊,黄甫昭,等. 寿竹出笋及竹笋-幼竹高生长规律[J]. 林业科技开发, 2012, 26(1): 76–78.

[25] 范怡,黄甫昭,丁雨龙,等. 肿节少穗竹出笋成竹生长规律[J]. 林业科技开发, 2013, 27(3): 69–72.

[26] 郑清芳,刘玉宝,翁金山,等. 黄甜竹笋用林出笋成竹生长规律研究[J]. 福建林学院学报, 1997, 17(3): 218–222.

[27] 胡集瑞. 施肥对毛竹笋产量和出笋规律的影响[J]. 福建林业科技, 2000(1): 34–35.

[28] 闫德民,董文渊,付建生. 稳态营养施肥对撑绿杂交竹出笋和新竹生长的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2013, 37(2): 103–107.

[29] 陈松河. 10 种园林竹类植物出笋及幼竹高生长节律[J]. 东北林业大学学报, 2007, 35(11): 11–12.

[30] 张玮,林振清,杨前宇,等. 椴竹出笋与幼竹生长规律[J]. 浙江农林大学学报, 2015, 32(3): 478–482.

[31] 王志强,杨海芸,王姝,等. 3 种地被竹出笋成竹生长规律比较研究[J]. 浙江林业科技, 2012, 32(2): 23–28.

[32] 何奇江,童晓青,叶华琳,等. 辣韭矢竹的出笋及幼竹生长节律[J]. 林业科学, 2007, 43(6): 143–145.

理适应力差的原因也未见分析。为此,本试验通过盆栽凹叶厚朴进行连续性干旱处理,探讨不同土壤水分状况对 3 年生凹叶厚朴光合生理特性的影响,揭示凹叶厚朴幼苗对于干旱胁迫的响应机制和适应能力,为凹叶厚朴引种栽培、造林应用初期的水分管理提供科学理论依据和技术参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验盆规格为内口径 30 cm,底径 20 cm,高 40 cm。培养基为泥炭土、珍珠岩、河沙,配比为 1:1:1,田间持水量为 28.5%。采用福建农林大学中药材 GAP 工程技术中心提供的 3 年生凹叶厚朴,移植后保持正常的光照和水分管理,缓苗 60 d,备用。

1.2 试验设计

试验在福建农林大学林学院温室进行,取凹叶厚朴幼苗 10 盆,苗高(60.5±0.5)cm,基径为(1.0±0.2)cm,其中 5 盆为对照组,每天正常浇水;2016 年 7 月 19 日将试验植株浇透水,并开始进行干旱胁迫处理,让土壤水分进行自然蒸腾;分别于 0、6、12、18、16、24、30 d 记录植株的形态变化,测定凹叶厚朴幼苗土壤含水率(SWC)、叶片含水率(LWC)、叶片水势(LWP);选取顶端第 3~5 片健康无斑点的叶片,挂好标签,测定其光合参数、叶绿素荧光参数;测定后的鲜叶用锡箔纸包裹,液氮速冻,置于-80℃超低温冰箱保存,测定相关生理指标。

1.3 测定方法

1.3.1 水分指标的测定 利用浙江托普云农科公司生产的 TZS-IW 型土壤水分速测仪测定土层深度为 12 cm 的土壤含水量;采用饱和称量法^[17]测定叶片含水量;剪取胁迫处理的叶片中部装入直径为 4 cm、高为 1 cm 的样品杯,采用美国 Decagon 公司生产的 WP4C 露点水势仪,封闭样品室测量叶片水势,平衡 5 min 记录读数,重复 4 次。

1.3.2 光合气体交换参数的测定 采用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 XT 型便携式光合测定仪 LI-COR 测定不同干旱胁迫间隔时间对凹叶厚朴净光合速率的光响应过程,不离体测定凹叶厚朴幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度

(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i),测定时间为上午 9:00—11:30,遇阴天推迟 1 d,重复 3 次,每重复记录 12 个数据。控制环境条件为:阻隔温度 25℃,干燥管钮置于中间,相对湿度为 70%~80%, CO_2 浓度为 400 $\mu\text{mol/mol}$,气孔率为 0.5,LED 红蓝光源光合有效辐射为 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。计算植物瞬时水分利用效率(PWUE)和气孔限制值(G_s),公式为:

$$PWUE = P_n / T_r;$$

$$G_s = 1 - C_i / C_o。$$

式中: C_o 为叶外 CO_2 浓度。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定 在光合参数测定后,采用美国产 OPTI-sciences OS-5p+ 便携式脉冲调制叶绿素荧光仪测定叶绿素荧光参数^[18],重复 4 次。测定前暗处理 30 min。

1.3.4 生理指标的测定 采用日本产 SPAD-502 plus 叶绿素计测定叶绿素相对含量;分别采用硫代巴比妥酸法测定、紫外吸收法测定丙二醛(MDA)、脯氨酸(Pro)含量^[19-20]。重复 4 次。紫外光度计采用 UV-265 型紫外可见分光光度计。

1.4 数据处理

采用 DPS 9.5 软件进行数据统计分析,LSD 法进行多重比较;采用 Pearson 相关系数分析生理指标间的相关性($P < 0.05$);采用 Excel 2003 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对凹叶厚朴叶片水分生理及土壤含水率的影响

由表 1 可以看出,在干旱处理 0~6 d 土壤含水量(SWC)持续减少,6 d 后变化趋势平缓,随着胁迫程度的加剧,胁迫 30 d 时土壤含水量甚至只有对照组的 13.86%;而处理组的叶片含水率和水势在 0~12 d 持续下降,分别下降了 5.4% 和 7.51%,随着胁迫程度加深,18 d 时 LWC 急剧下降,在 18~24 d 之间下降了 18.04%,24 d 后下降变缓;12~24 d 时 LWP 下降速率加快,24 d 后下降变缓,最终保持在-4.59 MPa 以上。LWC、LWP 的变化这可能是植物在逆境下的响应机制,通过减缓下降的速率,减少水分蒸发和提高水分利用率,以维持植物生理生化水平系列活动,是植物适应干旱胁迫的表现。

表 1 干旱胁迫对土壤水分、凹叶厚朴叶片含水量、叶片水势的影响

| 处理时间 (d) | 土壤含水率 | | 叶片含水率 | | 叶片水势 LWP(MPa) | |
|-------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|--------------------|-------------------|
| | 处理 | 对照 | 处理 | 对照 | 处理 | 对照 |
| 0 | 0.283 7±0.283 7a | 0.292 0±0.006 2a | 0.879 4±0.002 1a | 0.881 0±0.003 0a | -1.455 0±0.220 5a | -1.470 0±0.064 5a |
| 6 | 0.212 3±0.212 3b | 0.285 8±0.004 7ab | 0.869 2±0.000 6a | 0.876 5±0.006 0a | -1.810 0±0.286 9a | -1.410 0±0.089 8a |
| 12 | 0.161 2±0.211 2c | 0.301 0±0.002 9ab | 0.832 0±0.006 9b | 0.880 4±0.006 1a | -2.722 5±0.254 5b | -1.510 0±0.148 0a |
| 18 | 0.118 8±0.198 8d | 0.291 0±0.002 7b | 0.771 3±0.005 5c | 0.876 2±0.001 6a | -3.785 0±0.229 9c | -1.578 8±0.196 2a |
| 24 | 0.073 7±0.103 7e | 0.282 8±0.003 2b | 0.712 6±0.012 0d | 0.878 0±0.005 8a | -4.237 5±0.179 5cd | -1.420 0±0.040 8a |
| 30 | 0.039 3±0.039 3f | 0.285 5±0.002 4b | 0.583 2±0.020 3e | 0.875 3±0.006 0a | -4.852 5±0.353 6d | -1.505 0±0.043 5a |

注:同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。

从水分控制过程中,凹叶厚朴幼苗叶片由最初健康的油绿色到后面卷曲干枯变黄。在停止浇水 6 d 时,植物仍表现出比较饱满的亮绿色;在 12 d 时凹叶厚朴的叶片出现萎焉;随着胁迫程度的加深,18~24 d 时植株叶片蒸发耗水过快,萎焉加剧,45% 的嫩叶发黄,叶片边缘因缺水出现叶卷且下垂迹象,并伴有伤害发黄病状,是植物适应干旱逆境的特

征;在胁迫后期 30 d 时,叶片开始泛黄出现枯萎,36 d 后叶片脱落,40 d 无生长的现象。凹叶厚朴苗在 12 d 时仍有一定调节恢复能力,18 d 后超出极限范围,植物散失水分过多,叶片出现卷缩、干枯,甚至地上部分干枯死亡的现象。

2.2 干旱胁迫对凹叶厚朴叶绿素含量的影响

叶绿素是反映光能转化能力的重要参考指标之一。随着

干旱胁迫天数的增加,植株叶片 SPAD 呈降低的趋势(图 1)。胁迫 12 d 处理组与对照差异达显著水平($P < 0.05$),在土壤水分严重亏缺时(30 d),其含量仅为对照组的 66.92%。推测凹叶厚朴叶绿素 SPAD 在胁迫过程中造成降解,可能对光合进程造成了一定程度的影响。

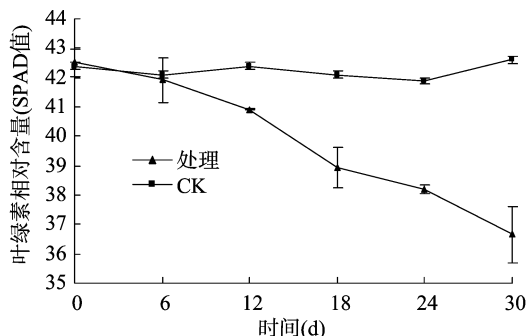


图1 干旱胁迫对凹叶厚朴幼苗叶绿素含量的影响

2.3 干旱胁迫对凹叶厚朴气体交换参数的影响

随着土壤含水量(SWC)的下降,凹叶厚朴幼苗光合气体交换参数 P_n 、 T_r 、 G_s 呈显著下降的趋势(图 2)。胞间 CO_2 (C_i) 在 0 ~ 18 d 时呈显著下降趋势,18 d 后显著上升($P < 0.05$);在 6 d 时, P_n 和 T_r 分别比对照组下降了 4.49%、

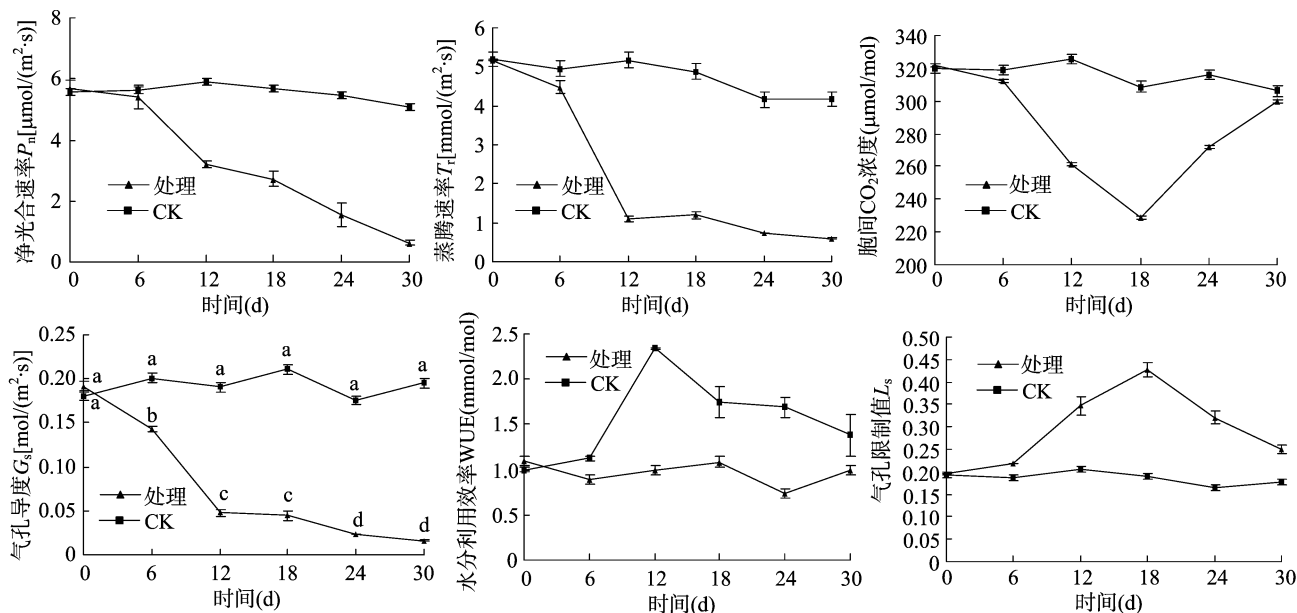


图2 干旱胁迫下凹叶厚朴幼叶气体交换参数的变化

2.4 干旱胁迫对凹叶厚朴叶绿素荧光参数的影响

随着干旱胁迫程度的加深,凹叶厚朴的初始荧光(F_0)呈先升高后下降的趋势(图 3)。在干旱胁迫前期光系统 II 电子开放程度逐渐增大,瞬时释放出大量的电子导致许多 PQ 电子门关闭,荧光 F_0 表现迅速上升,6 d 时升高了 6.84%,在 12 ~ 24 d 出现急剧上升,而在 24 ~ 30 d 变化不显著;表明此阶段其光系统 II 关闭电子门和光系统 I 捕获的电子数量两者随干旱程度趋于一个动态平衡过程,可能是光合机构启动调节机制应对干旱逆境;凹叶厚朴的最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、表现光合电子传递速率(ETR)随着干旱胁迫时间的延长和胁迫程度的加剧逐渐降低;0 ~ 18 d 期

4.87%,而气孔导度(G_s)下降至 0 d 时的 33.14%,且下降幅度较大。气孔导度(G_s)对干旱胁迫反应更敏感,可能原因是植物抵御干旱,而减小气孔开度,这也可能是凹叶厚朴响应干旱的一种重要机制;胞间 CO_2 浓度(C_i)在 18 d 之后,随着胁迫程度的加深,气孔导度(G_s)的进一步大量关闭, P_n 、 G_s 、 T_r 大幅度下降,而 C_i 则转变为上升,0 ~ 18 d 时 C_i 下降了 28.77%,18 ~ 30 d 上升了 30.90%, L_s 与 C_i 相反,0 ~ 18 d 上升了 118.37%,而 18 ~ 30 d 下降了 41.48%,表明在干旱时间 18 d 之前 P_n 的下降是气孔因素,而在 18 d 之后(即 SWC < 11.88%)对 P_n 限制因素则转为以非气孔因素。

水分利用效率(PWUE)表现为先显著上升后显著下降再上升的趋势(图 2)。在干旱胁迫的后期(12 d)达到最高值,相比对照组上升了 134.7%。表明干旱胁迫显著抑制了凹叶厚朴的 P_n 、 G_s 、 T_r ,不同程度地提高了 PWUE。随着 SWC 减少,凹叶厚朴受到干旱胁迫程度较严重,24 d 后 P_n 、 T_r 急剧下降,在干旱胁迫 30 d 时值最低。干旱胁迫 24 d 后凹叶厚朴光合机构遭受破坏,在 30 d 时, P_n 最小。在凹叶厚朴的保护栽培和药用造林应用中,应注意加强水分管理,保持土壤湿润,充足的水分是凹叶厚朴生长的关键,注意避免植株失水过多导致胞间产生过多的活性氧而对植株造成伤害。

间 F_v/F_m 仍处于较高值;24 d 后, F_v/F_m 出现较大波动,下降至 0.404,与对照组相比差异显著($P < 0.05$),30 d 时 F_v/F_m 仅有 0.40。推测干旱胁迫程度的加深造成光系统 II 中心复合物[捕光天线蛋白(LHC II)]对 2 个光系统分配值显著下降,凹叶厚朴开始受到胁迫。

随土壤含水量(SWC)降低,光化学淬灭系数(q_p)逐渐下降,而同期非光化学淬灭系数(q_N)却逐渐升高(图 3)。干旱胁迫下 q_N 值较对照组分别上升 180.43%、259.87%、381.69%、370.34%,在胁迫的后期 30 d 时急剧下降,其光合活性较 0 d 下降 16.10%,其变化均达到了显著水平($P < 0.05$)。

随土壤含水量(SWC)降低,电子传递速率(ETR)逐渐下降(图3)。6 d 时 ETR 明显下降(仅为对照的 86.84%),显著低于对照组($P < 0.05$);在 6 ~ 30 d 时,持续下降;30 d 时 ETR 值仅为对照的 25%,差异显著($P < 0.05$),说明光系统 II 的量子产量收干旱胁迫持续下降,光合状态的初级生产力降低。随着胁迫时间的延长和胁迫程度的加剧,0 ~ 18 d 时通过调节

光合状态的 Φ_{PSII} 下降速度来启动 q_N 途径以增加过剩光能的消耗, q_N 随 SWC 降低出现不同程度的上升,在 18 d 时凹叶厚朴叶片光保护能力达到峰值(对胁迫逆境有较好的响应),而 24 d 时开始出现下降,表明此时旱胁迫导致热耗散机制受损,超出光保护能力范围,产生光破坏并表现叶片伤害症状,发现对叶片叶绿素荧光参数敏感。

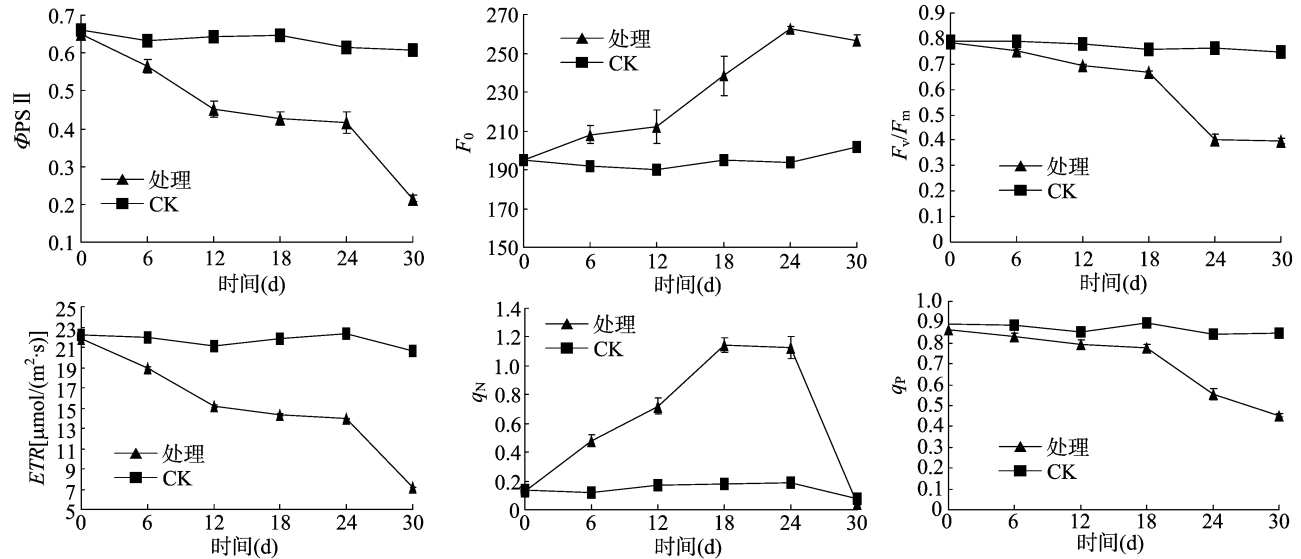


图3 干旱胁迫处理下凹叶厚朴幼叶叶绿素荧光参数的变化

2.5 凹叶厚朴光合生理指标之间的相关性分析

由表2可知,SWC与LWC、LWP及气体交换参数(P_n 、 G_s 、 T_r)、叶绿素荧光参数(F_v/F_m 、 q_P 、ETR)均极显著相关($P < 0.01$),与 C_i 、 L_s 显著正相关($P < 0.05$),与PWUE、 F_o 极显著负相关;水分生理指标3个参数除与 C_i 、 L_s 达到显著水平,与 P_n 、 G_s 、 T_r 均极显著正相关,但与PWUE是极显著负相关;LWC与 q_N 达到显著水平,SWC、LWC、LWP与 F_o 、 F_v/F_m 、ETR均极显著相关,而与 q_N 无显著相关;光能转化能力(P_n 、 G_s 、 T_r)与水分生理指标(SWC、LWC、LWP)、叶绿素荧光参数(F_o 、 F_v/F_m 、ETR)均极显著相关, C_i 与 F_o 、 q_N 极显著负相关, C_i 、 L_s 与 q_P 、ETR相关不显著,与其他测量参数达到显著水平;SPAD值与LWP、 C_i 、 L_s 、PWUE、 q_N 相关不显著,与 G_s 、 q_P

相关性达到显著水平,与其他测量参数相关性均达到极显著水平。

综合各项光合指标分析表明,光合生理指标和土壤水分含水量(SWC)显著相关。SWC与气体交换参数及叶绿素荧光参数之间的分配系数皆较大,水分是植物光合作用及叶绿素荧光参数变化主导因素之一。叶绿素荧光参数的变化反映了在干旱胁迫下凹叶厚朴光合机构运转状况和原初反应过程。在胁迫后期,接近土壤表层SWC的变化幅度越大。 P_n 、 T_r 、 F_v/F_m 和SPAD值与SWC呈极显著相关,是反映光抑制或干旱胁迫对光合作用影响的敏感指标。土壤水分亏缺影响凹叶厚朴外部形态和生理生化过程。

表2 凹叶厚朴光合生理指标之间相关性分析

| 指标 | SPAD | 水分生理 | | | 气体交换参数 | | | | | | 荧光参数 | | | |
|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|---------|----------|
| | | SWC | LWC | LWP | P_n | G_s | T_r | C_i | L_s | PWUE | F_o | F_v/F_m | q_N | q_P |
| SWC | 0.722 ** | | | | | | | | | | | | | |
| LWC | 0.927 ** | 0.729 ** | | | | | | | | | | | | |
| LWP | 0.584 ** | 0.537 ** | 0.677 ** | | | | | | | | | | | |
| P_n | 0.916 ** | 0.856 ** | 0.967 ** | 0.540 * | | | | | | | | | | |
| G_s | 0.892 ** | 0.806 ** | 0.969 ** | 0.517 * | 0.969 ** | | | | | | | | | |
| T_r | 0.891 ** | 0.802 ** | 0.946 ** | 0.480 * | 0.959 ** | 0.992 ** | | | | | | | | |
| C_i | 0.463 | 0.496 * | 0.498 * | 0.439 | 0.490 * | 0.492 * | 0.472 * | | | | | | | |
| L_s | -0.463 | -0.496 * | -0.498 * | -0.439 | -0.490 * | -0.492 * | -0.472 * | -10.00 ** | | | | | | |
| PWUE | -0.777 ** | -0.670 ** | -0.798 ** | -0.381 | -0.80 ** | -0.851 ** | -0.880 ** | -0.525 * | 0.525 * | | | | | |
| F_o | -0.761 ** | -0.697 ** | -0.922 ** | -0.584 ** | -0.966 ** | -0.936 ** | -0.909 ** | -0.497 * | 0.497 * | 0.789 ** | | | | |
| F_v/F_m | 0.899 ** | 0.738 ** | 0.957 ** | 0.705 ** | 0.903 ** | 0.941 ** | 0.926 ** | 0.536 * | -0.536 * | -0.837 ** | -0.811 ** | | | |
| q_N | -0.105 | 0.035 | -0.193 | -0.279 | -0.166 | -0.172 | -0.132 | -0.762 ** | 0.762 ** | 0.278 | -0.026 | -0.301 | | |
| q_P | 0.482 ** | 0.585 ** | 0.443 * | 0.147 | 0.490 * | 0.480 * | 0.519 * | 0.01 | -0.01 | -0.294 | -0.546 ** | 0.351 * | 0.383 * | |
| ETR | 0.934 ** | 0.759 ** | 0.920 ** | 0.583 ** | 0.910 ** | 0.904 ** | 0.899 ** | 0.45 | -0.45 | -0.789 ** | -0.824 ** | 0.896 ** | -0.075 | 0.538 ** |

2.6 干旱胁迫对凹叶厚朴幼苗 Pro、MDA 含量的影响

干旱胁迫下植物体内积累脯氨酸(Pro)进行渗透调节,Pro 具有一定的水合力,其含量大小反映抗旱能力的强弱,它的积累可增加植物的抗旱性或抗渗透胁迫能力。干旱胁迫下凹叶厚朴的 Pro 含量呈先增加后降低的趋势(图 4)。与对照组相比,干旱胁迫 6、12、18、24 d 的叶片 Pro 含量分别升高 46.34%、123.84%、251.17%、160.48%、132.53%,而 24 d 后又突然下降,30 d 后含量仅为对照组的 62.02%,推测可能是凹叶厚朴抵抗干旱能力超出耐受极限。表明随着干旱胁迫时

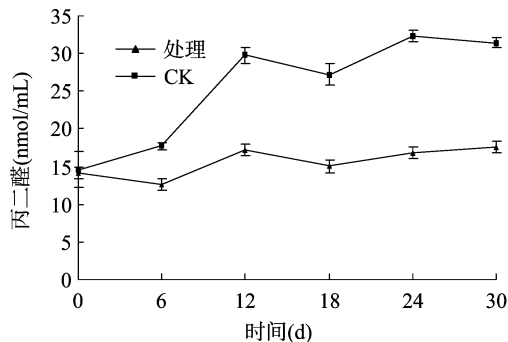
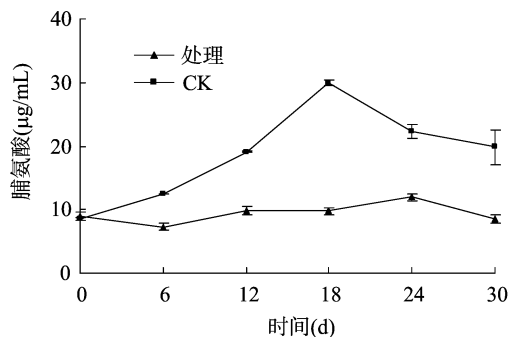


图4 干旱胁迫对凹叶厚朴幼苗 Pro、MDA 含量的影响

间的延长,凹叶厚朴幼苗叶片渗透物质(Pro)显著增加,干旱胁迫下凹叶厚朴叶片提高渗透物质浓度而增加保水能力。

丙二醛(MDA)的含量反映脂膜过氧化作用水平,其积累量可反映膜结构的受害程度^[21]。随土壤含水量(SWC)降低,丙二醛含量(MDA)总体呈上升的趋势(图 4)。与对照组相比,处理 24 d 凹叶厚朴幼苗叶片 MDA 含量达到峰值,显著升高 121.37% ($P < 0.05$),之后略有下降。表明在 24 d 时凹叶厚朴膜脂加剧氧化,活性氧自由基(ROS)积累增加,细胞膜系统受到一定程度的损害, P_n 下降幅度较大。



3 结论与讨论

在干旱半干旱地区,水分是影响树木生产力的关键因素,树木对水分的亏缺反应最为敏感。有研究表明,干旱是影响植物光合蒸腾的重要因素,通过影响树木的气孔开度、水分吸收机制来影响树木生长。通常情况下,随着土壤含水率(SWC)降低,植物生长发育、蒸腾耗水都会下降,其生理功能由最初变化到趋于稳定并使抗旱胁迫能力增强,是适应逆境胁迫的需要。胡义等对香樟干旱胁迫研究表明,土壤含水率 SWC 为 5.50% 时,香樟瞬时水分利用效率(PWUE)达到最高值^[22];柯世省对濒危物种夏蜡梅进行盆栽控水试验表明,SWC 在 12%~14% 时 PWUE 有所上升,植物 PWUE 和能量利用率趋于最大、最优化更有效实行水分的分配^[23]。本研究中,与胁迫处理 0 d 时相比,胁迫 6 d 的叶片含水量(LWC)、叶片水势(LWP)没有显著变化;随胁迫时间的延长,PWUE 逐渐升高,在胁迫 24 d,SWC 为 6.37% 时达到最大值,适度的水分亏缺仍可使植物获得较高的 PWUE,这与刘海燕等的研究结果^[24-25]一致。

随干旱胁迫时间的延长,土壤含水率持续下降,凹叶厚朴净光合速率在胁迫处理 12、18、24 d 时出现较大波动,水分环境因子对凹叶厚朴 P_n 、 T_r 的影响较大。胡继超等研究表明,干旱胁迫条件下,小麦 P_n 、 T_r 与 WSC 呈正相关,对水分生理反应比其他环境因子的影响更为强烈^[26]。李娟等研究发现,黄条金刚竹的叶片 P_n 、 T_r 与叶片 LWP 密切相关,受土壤可利用水分 WSC 的影响最为敏感^[27]。本研究结果表明,干旱胁迫下,凹叶厚朴 PWUE 与 LWC、LWP 呈负相关,PWUE、 G_s 与光合参数 P_n 、 T_r 、 G_s 呈显著或极显著负相关,胁迫处理 12 d 后,LWC、 G_s 、 T_r 有明显下降,凹叶厚朴通过关闭叶片气孔开度以减缓水分的流失速率,进而提高 PWUE 维持正常的生理活动。

气孔是调控光合作用(吸收 CO_2)、蒸腾作用(排出水分)

与外界气体交换的通道,气孔关闭是植物适应逆境的调节反应。胁迫处理 6 d 时,叶片 G_s 明显下降,表明气孔对干旱逆境响应敏感, G_s 关闭是植物抵御干旱胁迫的第一道防线;干旱胁迫处理 6~18 d,凹叶厚朴幼树叶片的 P_n 、 G_s 继续下降,同时 SAPD 值、ETR 也明显下降,说明凹叶厚朴 P_n 的下降与 G_s 、SPAD 值有关。Farquhar 等研究发现,外界环境胁迫下,植物光合作用降低可分为气孔关闭导致气孔限制、光合作用 RuBP 羧化酶降低的非气孔限制 2 种因素,判断标准是 C_i 的变化方向^[28]。本研究中,胁迫处理 0~18 d, P_n 、 G_s 伴随 C_i 降低,由水分亏缺造成气孔大量关闭,水分蒸腾减缓,空气中 CO_2 进入叶肉细胞受阻,此阶段是气孔限制起主导因素;胁迫 18~30 d, C_i 浓度逐渐回升,细胞呼吸作用导致 C_i 增加,但被胁迫植株的光合作用明显受到抑制,此阶段 P_n 的降低是非气孔限制起主导因素。另外,本研究表明,伴随干旱胁迫程度的加深,叶绿素含量呈下降趋势,这与 Wu 等的研究结果^[29-33]一致;干旱胁迫 24、30 d 时,凹叶厚朴的叶绿素含量相对较低,此时凹叶厚朴的叶绿体发生不可逆的破坏。

叶绿素荧光动力学是一种广泛应用于研究和检测植物干旱胁迫光合生理响应的理想方法,无损、快速、灵敏^[34-35]。本研究结果表明,随干旱胁迫时间的延长, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、ETR 逐渐降低, F_o 、 q_N 逐渐增高,表明 PS II 原初光能转化率下降,表观电子传递受到阻碍,原初反应受到明显抑制,凹叶厚朴启动叶黄素循环以调节光合色素吸收的光能,降低 PS II 反应中心的开放程度,避免 PS II 反应中心受到损伤或可逆失活,过多的能量以热和荧光的形式被耗散^[36-37]。胁迫处理 24 d 后, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_N 显著降低,光合系统和 PS II 酶活性受到不可逆的破坏^[38],天线色素热耗散功能、ETR、光合磷酸化系列过程受到抑制^[39], q_N 保护能力减弱,PS II 效能降低^[40]。

丙二醛(MDA)含量是衡量脂膜过氧化作用水平和受害程度的重要指标,其积累量越大,胞内过氧化物积累量越多,对膜结构导致氧化损害的程度越严重。Pro 是植物重要的渗

透调节物质,干旱胁迫下植物体内 Pro 含量迅速升高、细胞水势降低、保水能力增强以适应抗旱,避免植物受脱水伤害。胁迫处理 18 d 时,凹叶厚朴的 MDA 含量达到峰值,后又回落,叶片内卷下垂严重,部分干枯变黄,Pro 含量也较胁迫处理 0 d 时低,表明凹叶厚朴对干旱的响应较为敏感,其适应干旱的能力较弱。

总之,干旱胁迫处理 6 d 的凹叶厚朴对干旱具有一定的抵抗能力;12 d 时由于 SWC 水分供应持续下降,凹叶厚朴的叶绿素相对含量显著降低,气孔大量关闭,对光与 CO₂ 的利用能力降低,导致 P_n 降低, T_r 持续降低;干旱胁迫 12 ~ 18 d 时,凹叶厚朴光合色素减少,叶片部分气孔失去调节关闭能力,光合器官在一定程度上遭到破坏,直接或间接导致 P_n 急剧下降,凹叶厚朴的光合作用及叶绿素荧光参数有明显变化。在凹叶厚朴人工林的经营管理中,应制定科学合理的水肥管理措施,及时补充水分并进行遮阴处理。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1995.
- [2] 李平兰, 时向东, 吕燕妮. 常见中草药对两种肠道有益菌体外生长的影响 [J]. 中国农业大学学报, 2003, 8(5): 33–36.
- [3] 黄冰冰, 樊明文, 杨祥良, 等. 中草药对牙周病菌生长的影响 [J]. 第四军医大学学报, 2003, 24(5): 424–426.
- [4] 朱自平, 张明发, 沈雅琴. 厚朴的镇痛抗炎药理作用 [J]. 中草药, 1997, 28(10): 613–615.
- [5] 朱自平, 张明发, 沈雅琴, 等. 厚朴对消化系统的药理作用 [J]. 中国中药杂志, 1997, 22(11): 686–688.
- [6] 王承南, 夏传格. 厚朴药理作用及综合利用研究进展 [J]. 经济林研究, 2003, 21(3): 80–81, 84.
- [7] 王立青, 江荣高, 陈蕙芳. 厚朴酚与和厚朴酚药理作用的研究进展 [J]. 中草药, 2005, 36(10): 1591–1594.
- [8] 陈 笈, 王伯初. 厚朴的药理研究进展 [J]. 重庆大学学报 (自然科学版), 2005, 28(9): 136–139.
- [9] 杨 旭, 杨志玲, 王 洁, 等. 濒危植物凹叶厚朴种实特性 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(5): 1077–1081.
- [10] 杨 旭, 杨志玲, 雷 毓, 等. 濒危植物凹叶厚朴幼苗更新及环境解释 [J]. 林业科学, 2013, 49(12): 36–42.
- [11] 刘可云, 董 志, 朱 毅. 厚朴酚与和厚朴酚的药理学研究现状 [J]. 中成药, 2006, 28(5): 716–718.
- [12] 王 洁. 凹叶厚朴繁育系统研究及其濒危的生殖生物学原因分析 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012: 18–25.
- [13] 叶纪沟, 叶李琴. 厚朴的加工方法介绍 [J]. 现代中药研究与实践, 1993(1): 295–295.
- [14] 梁仰贞. 凹叶厚朴的栽培及其收获加工技术 [J]. 中国林副特产, 1996, 41(6): 6–9.
- [15] 马英姿, 许 欢, 王志毅, 等. 凹叶厚朴快繁技术体系的建立 [J]. 中草药, 2014, 45(12): 1769–1774.
- [16] 庄国庆, 陈万才, 李 锐, 等. 干旱胁迫对厚朴幼苗生理生化影响的研究 [J]. 种子, 2013, 32(2): 13–15.
- [17] 陈少瑜, 郎南军, 李吉跃, 等. 干旱胁迫下 3 树种苗木叶片相对含水量、质膜相对透性和脯氨酸含量的变化 [J]. 西部林业科学, 2004, 33(3): 30–33, 41.
- [18] Leckie B M, Jr N S C. Agroinfiltration as a technique for rapid

assays for evaluating candidate insect resistance transgenes in plants [J]. Plant Cell Reports, 2011, 30(3): 325–334.

- [19] 王爱国, 罗广华, 邵从本, 等. 大豆下胚轴线粒体产生超氧化物自由基的效率 [J]. 植物生理学报, 1986(2): 42–47.
- [20] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 210–228.
- [21] 李在军, 冷平生, 丛者福. 黄连木对干旱胁迫的生理响应 [J]. 植物资源与环境学报, 2006, 15(3): 47–50.
- [22] 胡 义, 胡庭兴, 胡红玲, 等. 干旱胁迫对香樟幼树生长及光合特性的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(4): 675–682.
- [23] 柯世省. 干旱胁迫对夏蜡梅光合特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2007, 27(6): 1209–1215.
- [24] 刘海燕, 李吉跃, 赵 燕, 等. 干旱胁迫对 5 个种源沙柳气体交换及水分利用效率的影响 [J]. 干旱区研究, 2007, 24(6): 815–820.
- [25] 尹 丽, 胡庭兴, 刘永安, 等. 干旱胁迫对不同施氮水平麻疯树幼苗光合特性及生长的影响 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(3): 569–576.
- [26] 胡继超, 曹卫星, 姜 东, 等. 小麦水分胁迫影响因子的定量研究 I. 干旱和渍水胁迫对光合、蒸腾及干物质积累与分配的影响 [J]. 作物学报, 2004, 30(4): 315–320.
- [27] 李 娟, 彭镇华, 高 健, 等. 干旱胁迫下黄条金刚竹的光合和叶绿素荧光特性 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(6): 1395–1402.
- [28] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317–345.
- [29] Wu F Z, Bao W K, Li F L, et al. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings [J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63(1/2/3): 248–255.
- [30] 郭有燕, 刘宏军, 孔东升, 等. 干旱胁迫对黑果枸杞幼苗光合特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2016, 36(1): 124–130.
- [31] 周光良, 罗 杰, 胡红玲, 等. 干旱胁迫对巨桉幼树生长及光合特性的影响 [J]. 生态与农村环境学报, 2015, 31(6): 888–894.
- [32] Gratani L, Varone L. Leaf key traits of *Erica arborea* L. *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-occurring in the Mediterranean maquis [J]. Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2004, 199: 58–69.
- [33] 吴玲利, 雷小林, 龚 春, 等. 干旱胁迫对白木通光合生理特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2015(11): 68–73.
- [34] 李潮海, 赵亚丽, 杨国航, 等. 遮光对不同基因型玉米光合特性的影响 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1259–1264.
- [35] 毕建杰, 刘建栋, 叶宝兴, 等. 干旱胁迫对夏玉米叶片光合及叶绿素荧光的影响 [J]. 气象与环境科学, 2008, 31(1): 10–15.
- [36] 冯志立, 冯玉龙, 曹坤芳. 光强对砂仁叶片光合作用光抑制及热耗散的影响 [J]. 植物生态学报, 2002, 26(1): 77–82.
- [37] 卜令铨, 张仁和, 常 宇, 等. 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应 [J]. 生态学报, 2010, 30(5): 1184–1191.
- [38] 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 等. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响 [J]. 生态学报, 2010, 30(14): 3941–3946.
- [39] 李 耕, 高辉远, 赵 斌, 等. 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响 [J]. 作物学报, 2009, 35(10): 1916–1922.
- [40] 王可珍, 许春辉, 赵福洪, 等. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响 [J]. 生物物理学报, 1997, 13(2): 123–128.