

李海霞,米银法,陈双臣. 干旱胁迫下 6 种观赏牡丹生理响应及耐旱性评价[J]. 江苏农业科学,2022,50(7):131-139.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.07.020

干旱胁迫下 6 种观赏牡丹生理响应及耐旱性评价

李海霞^{1,2}, 米银法², 陈双臣²

(1. 河南财政金融学院, 河南郑州 450000; 2. 河南科技大学园艺与植物保护学院, 河南洛阳 471003)

摘要:以 6 个观赏性状优良的牡丹植株(日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩、蓝芙蓉、乌金耀辉)为试材,研究其干旱胁迫及复水处理条件下的生理响应机制和品种间耐性差异,并选取 9 个具有代表性的生理指标为基础,应用隶属函数值法协同聚类分析对供试牡丹的抗旱性进行综合评价和分级。结果表明,随着干旱程度加剧,6 个供试牡丹品种 MDA 含量、 O_2^- 产生速率、可溶性蛋白含量以及 SOD 活性呈升高趋势;各品种 POD 活性前期升高后期降低。乌金耀辉和蓝芙蓉可溶性糖含量逐渐升高,日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩可溶性糖含量则先升后降。岛津、乌金耀辉和蓝芙蓉脯氨酸含量、CAT 活性逐渐升高,而日月锦、八千代椿、霓虹幻彩脯氨酸含量、CAT 活性则先升高后降低。日月锦、岛津、乌金耀辉、蓝芙蓉 APX 活性随胁迫程度的增加逐渐增强,而八千代椿和霓虹幻彩 APX 则先升后降。6 个供试牡丹渗透调节物质和酶活性响应程度品种间显著不同,或在中度干旱或在重度干旱时含量(活性)最高,但都显著高于各自的对照。可见干旱胁迫下,牡丹植株能够有效激活细胞内部的抗氧化机制用于猝灭活性氧自由基,并增强自身的渗透调节功能,通过渗透调节物质及抗氧化酶间的协同作用降低胁迫时的危害。此外本研究还表明,及时地对根际进行复水,能够有效恢复牡丹植株生长,缓解干旱胁迫对植株造成的伤害。本研究经综合比较、抗性分级后,最终综合评价结果为抗旱性较强的一级品种为蓝芙蓉和乌金耀辉;抗旱性一般的二级品种为日月锦、岛津、霓虹幻彩;抗旱能力最差的三级品种为八千代椿。该结论可为牡丹的栽培引种、砧木选择、品种选育、田间管理等提供理论基础和实践依据。

关键词:观赏牡丹;干旱胁迫;生理响应;耐旱评价

中图分类号: S685.110.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2022)07-0131-09

随着全球气候变暖,极端高温干旱灾害天气时常发生^[1],干旱胁迫已被列为限制全球农业发展、亟待解决的主要因素。汪娅琴等研究认为,干旱逆境致使植物体内活性氧自由基大量积累,迫使细胞膜脂过度氧化、植物内部生理代谢紊乱^[2-3],造成植物减产、绝收,甚至死亡。但遭遇干旱时植物往往也会启动自身的响应机制进行主动防御,如芍药遭受干旱胁迫时,Karl Rosenfield、Da Fu Gui 等 2 个品种叶片的丙二醛(MDA)、可溶性糖、脯氨酸含量及抗坏血酸过氧化氢酶(APX)活性随胁迫加重逐渐升高;超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性逐渐升高;经隶属函数进一步评价后,芍药品种 Karl Rosenfield 抗旱能力显著高于 Da Fu Gui 品种^[4]。干旱胁迫下的油用牡丹凤丹遭受干旱胁迫时,叶内活性氧(ROS)含量增加,SOD 活性随胁迫

程度的增加先升后降;脯氨酸含量及 POD、APX 活性逐渐升高^[5]。干旱逆境条件下,随着胁迫程度的增强,越橘 MDA、脯氨酸含量及过氧化物酶(CAT)活性逐渐升高^[6]。这些研究都表明,植株遭受干旱胁迫时,株内渗透调节物质及 SOD、POD 在清除活性氧代谢方面起到了重要作用。许多研究表明,植物不同品种之间的抗旱能力存在着显著差别。如随干旱程度的增强,干旱胁迫下海棠叶可溶性糖、MDA 含量及 POD 活性呈升高趋势;但不同海棠品种间 SOD 活性变化显著不同,吉美海棠先降低后升高;光辉海棠趋势则与之相反^[7]。此外许多研究还认为,干旱逆境时,植物品种间这些生理指标的变化,可采用隶属函数法进行品种抗性评价,并且品种指标隶属函数平均值越大,表明其抗旱性越强^[2-3,8-9]。如李林瑜等研究干旱胁迫下的小檗发现,叶脯氨酸、MDA 含量逐渐增加,SOD、POD 活性先升后降;并依据这些生理指标,用隶属函数评价法对 2 个品种的小檗进行了抗旱能力鉴定,评价结果表明,黑果小檗幼苗抗旱能力较差,而红果小檗幼苗抗旱能力较强。

虽然干旱胁迫下植物生理代谢机制和品种抗

收稿日期:2021-06-15

基金项目:国家自然科学基金(编号:31872157);国家重点研发计划(编号:2018YFD1000800);河南省杰出青年基金(编号:202300410152)。

作者简介:李海霞(1982—),女,河南郑州人,硕士,讲师,从事园林植物与城市生态教学研究。E-mail:lihaixia0123456789@126.com。

性鉴定方面的研究很多,但对于国内外重要的园林观赏植物——牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr.),此方面研究相对贫乏,尤其是牡丹品种抗旱能力鉴定及评价方面的研究,国内外也鲜见报道。因此,本研究选取观赏性状比较优秀的6个牡丹品种,开展抗旱生理方面的研究,这对今后牡丹的栽培引种、砧木选择、品种选育、田间管理等方面都有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验设计

选取日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩、蓝芙蓉、乌金耀辉6个牡丹品种3年生分株苗为试材(由洛阳国际牡丹园提供)。各品种基本开花性状如表1所示。试验于河南省农业科学院进行。2018

年8月初进行盆栽,盆栽时选择苗势健壮、生长均匀且无病害的优良苗,统一修整后种植在高28 cm、内径为30 cm的瓦盆中,1盆2株。每个品种栽种12株。正常肥水管理、精心呵护使其生长良好。养护至2019年5月8—14日,参照文献[11]的方法每天18:00对盆栽进行称质量并及时补水。1周内盆栽牡丹土壤相对含水量控制在80%,5月15日开始取样,并以此作为对照(CK)。15日后停止浇水进行控水处理,并让各盆栽自然干旱。测得第2、第4、第6天时的相对含水量分别为64%(轻度干旱)、42%(中度干旱)、28%(重度干旱)。试验第7天时,观测到各处理材料大部分叶片明显萎蔫,此时进行复水处理,使土壤相对含水量升至80%,之后控水1 d。

表1 各牡丹品种基本开花特性

品种	花型	花色	花径×高度 (cm×cm)	花期
日月锦	荷花型	红色	20×3	晚花型
岛津	菊花或蔷薇型	纯红、半红半粉、红条粉条相间等色	18×6	早中型
乌金耀辉	蔷薇型,有时呈菊花	花墨紫红色	16×5	中型
蓝芙蓉	千层台阁型	粉蓝色	19×9	中型
八千代椿	菊花型	花胭脂红色	20×10	中晚型
霓虹幻彩	千层台阁型	花洋红色	15×7	中型

1.2 测定项目

在试验处理次日即5月15日(CK)及控水后第2、第4、第6、第8天的10:00进行取样,用于各项指标测定。取样时统一采摘各牡丹植株基部以上第3~5节位的叶片,采摘后即刻存放于事先备好的冰盒内,用于实验室指标测定。按照李合生的酸性茚三酮法、蒽酮比色法、硫代巴比妥酸法、考马斯亮蓝G-250染色法^[12],分别进行脯氨酸、可溶性糖、丙二醛(MDA)和可溶性蛋白含量的测定。参照王学奎的方法^[13]进行超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性测定。其中SOD、CAT、POD活性分别采用氮蓝四唑(NBT)法、紫外吸收法和愈创木酚法进行测定。超氧阴离子(O₂⁻·)产生速率参照王爱国等的方法^[14]进行测定;抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性参照Nakano等的方法^[15]进行测定。每个测定指标重复3次,用Excel 2003进行数据处理、DPS V9.51进行聚类分析。

1.3 不同牡丹品种抗旱性综合评价

干旱胁迫下以测得的9个具有代表性的生理指标为基础,应用模糊数学隶属函数值法^[2-3,16],比较各牡丹品种指标隶属函数平均值大小,进行相关分

析与综合评价,来确定其耐旱性。隶属函数公式:与抗旱性正相关时: $K_{xy} = (W_{xy} - W_{ymin}) / (W_{ymax} - W_{ymin})$;负相关时: $K_{xy} = 1 - (W_{xy} - W_{ymin}) / (W_{ymax} - W_{ymin})$ 。式中: K_{xy} 表示x品种y指标的隶属函数值; W_{xy} 表示x品种y指标的测定值; W_{ymin} 、 W_{ymax} 分别为各品种y指标的最小值及最大值。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下各牡丹品种叶内MDA含量变化
植物遭受逆境胁迫时细胞膜脂会被过氧化为MDA,因而其含量高低可用来衡量细胞膜脂的过氧化程度。由图1可知,随着干旱胁迫程度的增加,6种牡丹叶内MDA含量呈逐渐升高趋势;土壤重度胁迫时(相对含水量为28%)叶内MDA含量最高,蓝芙蓉、乌金耀辉2个品种与其余4个品种(日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩)间差异显著($P < 0.05$)。其中,蓝芙蓉、乌金耀辉分别比对照增加了1.27、1.95倍;日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩分别比对照增加了2.67、2.36、2.96、2.62倍。可见,遭受水分干旱胁迫时,所试的6个牡丹品种中蓝芙蓉、乌金耀辉2个品种叶内MDA含量及增幅相对较

低,所受到伤害相对较轻;而日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩所受到伤害相对较重。由图 1 还可以看出,供试品种中蓝芙蓉、乌金耀辉、日月锦、八千代椿、霓虹幻彩经复水处理后叶内 MDA 含量均显著降低。可见及时地进行复水可有效减轻干旱对这些牡丹植株的伤害,利于恢复正常生长。但 6 种牡丹品种间对复水时的响应也存在显著差异。经复水

后蓝芙蓉、乌金耀辉叶内 MDA 含量较低,与轻度干旱时差异不显著,说明复水能使这 2 个品种恢复到轻度干旱时的水平。相对而言,日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩 4 个品种复水后,叶内 MDA 仍保持较高含量,说明这 4 个品种对短时间内复水恢复正常生长的响应机制较为滞后,明显不如蓝芙蓉、乌金耀辉 2 个品种应对迅速。

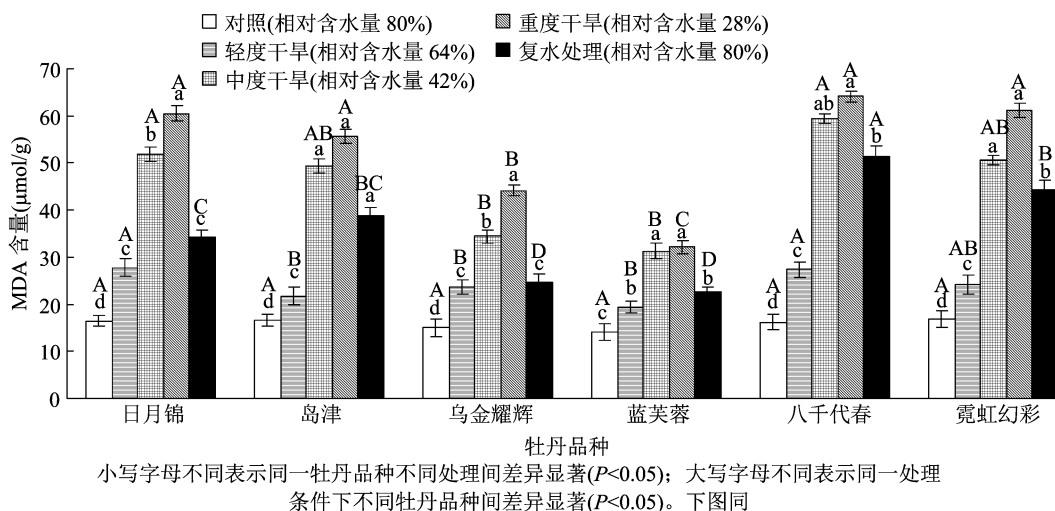


图1 干旱胁迫下 6 种牡丹叶内丙二醛含量变化

2.2 干旱胁迫下各牡丹品种叶内 O_2^- 含量变化

如图 2 所示,遭受干旱胁迫时 6 个牡丹品种叶内 O_2^- 产生速率随干旱胁迫程度的加深呈逐渐升高趋势,均在重度胁迫时最高,品种间差异显著 ($P < 0.05$)。其中,蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津、日月锦、八千代椿、霓虹幻彩最高值时分别比对照增加 1.38、1.50、1.70、1.94、2.75、2.60 倍。可见遭受干旱胁迫时, O_2^- 对蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津造成的毒害最轻,日月锦次之,八千代椿、霓虹幻彩最重。但复水后,各品种牡丹叶内 O_2^- 产生速率又显著降低,且蓝芙蓉和日月锦复水后叶内 O_2^- 产生速率与

轻度干旱胁迫时无显著差异,表明这 2 个品种经复水处理后 O_2^- 产生速率能够恢复到轻度胁迫时的 O_2^- 状态;而岛津、霓虹幻彩经复水处理后 O_2^- 产生速率与中度干旱胁迫时差异不显著,表明这时岛津、霓虹幻彩 O_2^- 产生速率能恢复到中度干旱胁迫时的平衡状态。但乌金耀辉、八千代椿复水处理后 O_2^- 产生速率则不能恢复到轻-中度干旱胁迫时的状态。因此就 O_2^- 产生速率而言,复水处理条件下蓝芙蓉和日月锦自行抑制 O_2^- 产生的生理应对机制显著好于乌金耀辉、岛津、八千代椿、霓虹幻彩。

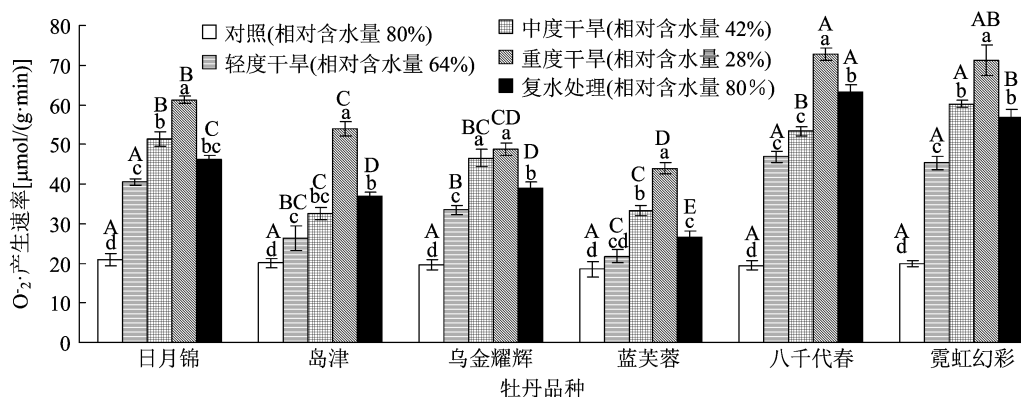


图2 干旱胁迫下 6 种牡丹叶内 O_2^- 生成速率差异

2.3 干旱胁迫下各牡丹品种叶内可溶性蛋白含量变化

可溶性蛋白、可溶性糖等渗透调节类物质是研究植物应对逆境生理的重要指标,也常被用作品种鉴定与抗性评价的重要依据。由图 3 可知,供试的 6 个牡丹品种叶内可溶性蛋白含量随土壤干旱胁迫程度的加深而呈逐渐升高趋势,并在重度干旱时含量最高。最大值时蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津、日月

锦、八千代椿、霓虹幻彩分别比对照增加了 235%、184%、154%、112%、111%、84%。可见遭受土壤干旱胁迫时供试牡丹品种叶内可溶性蛋白含量差异显著。由图 3 还可以看出,复水后 6 个供试牡丹品种生长环境得以改善,可溶性蛋白含量均有趋于恢复较轻胁迫时的趋势,尤其是日月锦、岛津、蓝芙蓉 3 个品种还能恢复到轻度胁迫时的水平。

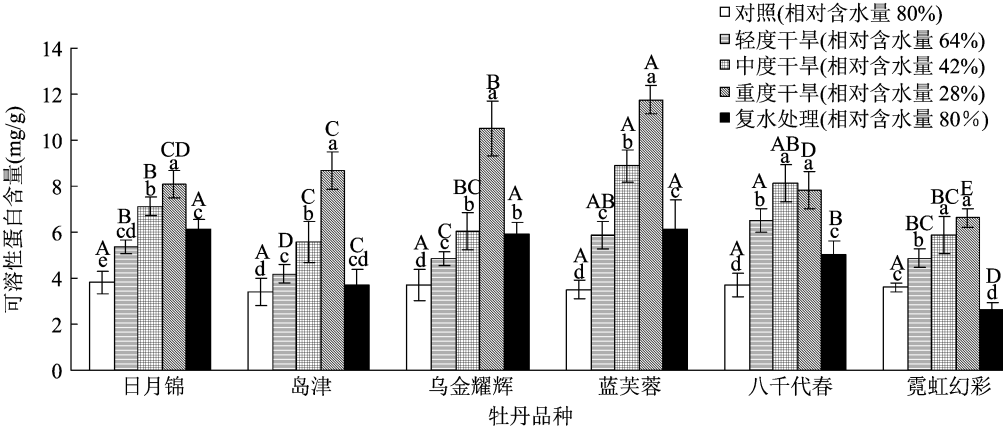


图3 干旱胁迫下 6 种牡丹叶内可溶性蛋白含量变化

2.4 干旱胁迫下各牡丹品种叶内可溶性糖含量变化

由图 4 可知,牡丹植株正常供水(土壤含水量为 80%)时,6 个供试牡丹品种叶内可溶性糖含量维持在一个较低水平,且品种之间差异并不显著。但随着土壤持水量的减少诱发了根部干旱胁迫,这种逆境条件显著触发了各牡丹品种叶内可溶性糖含量的迅速提高。乌金耀辉和蓝芙蓉品种叶内可溶性糖含量随胁迫程度的加剧而逐渐升高,都在重度胁迫时最高;但日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩品种叶内可溶性糖含量随胁迫程度的加剧先升高后降低,在中度胁迫时最高。最大值时乌金耀

辉、蓝芙蓉、日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩分别比对照增加了 57.81%、77.58%、65.27%、48.07%、49.15%、59.75%。复水处理后,6 个品种的可溶性糖含量较中度(日月锦)或中-重度(乌金耀辉、蓝芙蓉、岛津、八千代椿、霓虹幻彩)时显著降低,尤其是岛津、乌金耀辉、蓝芙蓉 3 个品种都可以恢复到土壤正常供水时的水平,即与对照无显著差异。可见 6 个供试牡丹品种在遭受干旱胁迫和复水处理后,品种之间叶内可溶性糖含量都存在显著差异。这也表明牡丹在遭受干旱逆境时,能够迅速启动内部生理调节机制,通过快速增加可溶性糖含量的方式来维持较好的细胞渗透势,进一步增强根部

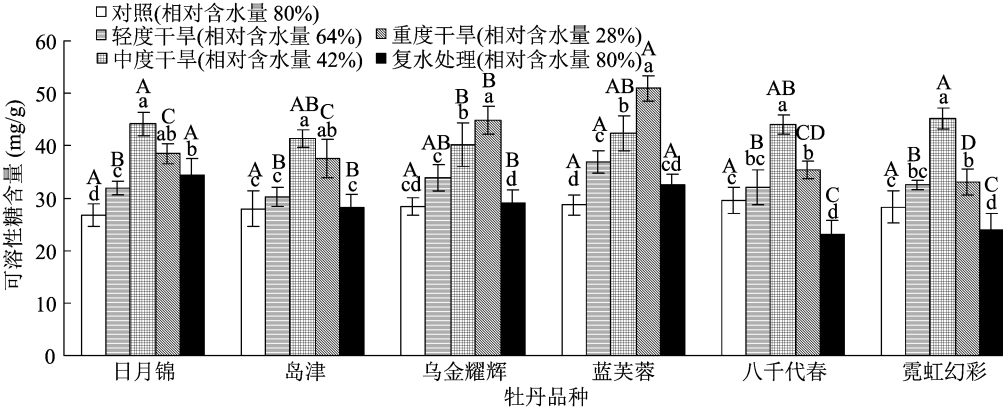


图4 干旱胁迫下 6 种牡丹叶内可溶性糖含量变化

抵御干旱缺水的能力。这和遭受干旱胁迫时的菊花叶内可溶性糖含量的变化结论^[17]一致。

2.5 干旱胁迫下各牡丹品种叶内游离脯氨酸含量变化

由图 5 可知,与对照相比,干旱胁迫时所有供试牡丹品种叶内脯氨酸含量均显著增加,而游离的脯氨酸是植物应对逆境时重要的渗透调节物质之一,其含量的高低与植物的抗逆能力呈显著正相关,通常来讲耐旱能力强的品种比耐旱性差的品种响应迅速且升幅大^[18]。因此图 5 表明,遭遇干旱胁迫时 6 个牡丹品种都启动了自身的生理调节机能,通过增加脯氨酸的含量来降低细胞渗透势,更利于抵御

干旱逆境。但随着胁迫程度的加深,6 个牡丹品种叶内脯氨酸含量变化不尽相同。岛津、乌金耀辉和蓝芙蓉品种叶内脯氨酸含量逐渐升高;但日月锦、八千代椿、霓虹幻彩脯氨酸含量先升高后降低。最大值时蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津增幅较大,分别比对照增加了 3.99、3.42、2.89 倍;而日月锦、八千代椿、霓虹幻彩增幅相对较小,分别比对照增加了 2.54、2.40、2.13 倍。可见遭遇干旱胁迫时 6 个牡丹品种叶内脯氨酸含量差异显著,且蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津比日月锦、八千代椿、霓虹幻彩脯氨酸的调节响应机制和降低细胞渗透势、缓解干旱伤害的能力都更加迅速有效。

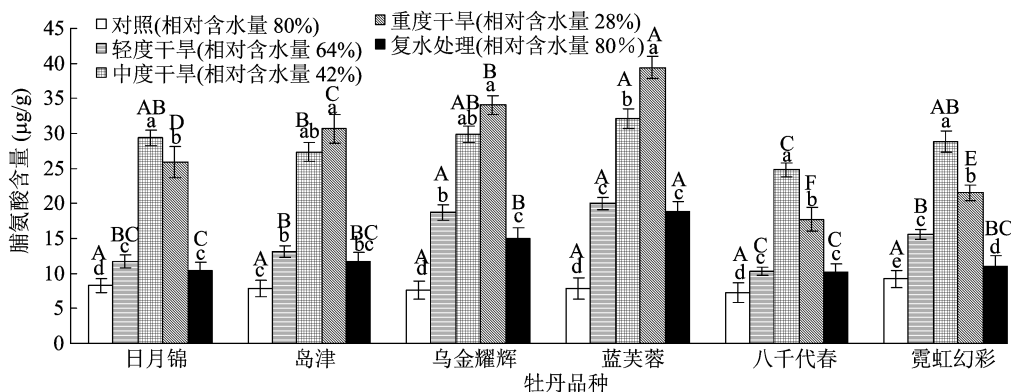


图5 干旱胁迫下 6 种牡丹叶内脯氨酸含量变化

2.6 干旱胁迫下各牡丹品种叶内 SOD、POD、CAT 活性变化

许多研究表明,植物遭受逆境胁迫时产生的对细胞膜极具伤害性的高能态氧,如 H_2O_2 、 O_2^- 等主要是由抗氧化酶系统得以有效清除的^[6,17],而最重要的核心抗氧化功能酶则主要包括 SOD、POD、CAT、APX 等^[5],因而研究植物抗逆生理中这些酶活性的高低及其变化趋势,对弄清植物抗性机理、进行品种抗性鉴定及评价都具有重要意义。由图 6 可以看出,干旱胁迫逆境明显激活了供试牡丹叶内 SOD 的活性,6 个品种叶内 SOD 活性比对照均显著增强,并且随胁迫程度增加而呈逐渐升高的趋势,均在重度干旱胁迫时达到最大。最大值时蓝芙蓉、日月锦、乌金耀辉、岛津、霓虹幻彩、八千代椿分别比对照增加了 61.79%、41.80%、39.84%、35.77%、32.67%、29.32%。可见蓝芙蓉、日月锦、乌金耀辉 3 个品种清除 O_2^- 能力明显强于其余 3 个品种。同时由图 6 还可以看出,经复水后 6 个品种叶 SOD 活性基本都能恢复到中度或轻度干旱时的水平。

随着干旱胁迫程度的增加,6 个供试品种叶 POD 活性呈前期升高后期降低的变化趋势,都在中度胁迫时达到最高,重度胁迫时又显著降低 ($P < 0.05$),但仍高于对照。这与干旱胁迫时的绣球叶 POD 活性变化结果^[16]一致。POD 活性最高时蓝芙蓉、霓虹幻彩、乌金耀辉、岛津、日月锦、八千代椿分别比对照增加了 1.80、1.43、1.41、1.36、1.32、1.37 倍。就 CAT 活性而言,蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津 3 个品种 CAT 活性随干旱胁迫程度的增加逐渐升高,重度胁迫达到最高,此时分别比对照增加了 139%、116%、91%;但日月锦、霓虹幻彩、八千代椿 3 个品种 CAT 活性随干旱胁迫程度的增加表现为先升后降的趋势,中度胁迫时达到最高,分别比对照增加了 97%、93% 和 76%。

复水处理后,6 个牡丹品种间 POD、CAT 活性变化不同。其中,日月锦、蓝芙蓉 2 个品种 POD 活性比重度干旱时显著增高;岛津、乌金耀辉、八千代椿 3 个品种 POD 活性与重度干旱时差异不显著。与各自重度干旱时的 CAT 活性相比,除日月锦显著增大、八千代椿差异不显著之外,其余 4 个品种显著降

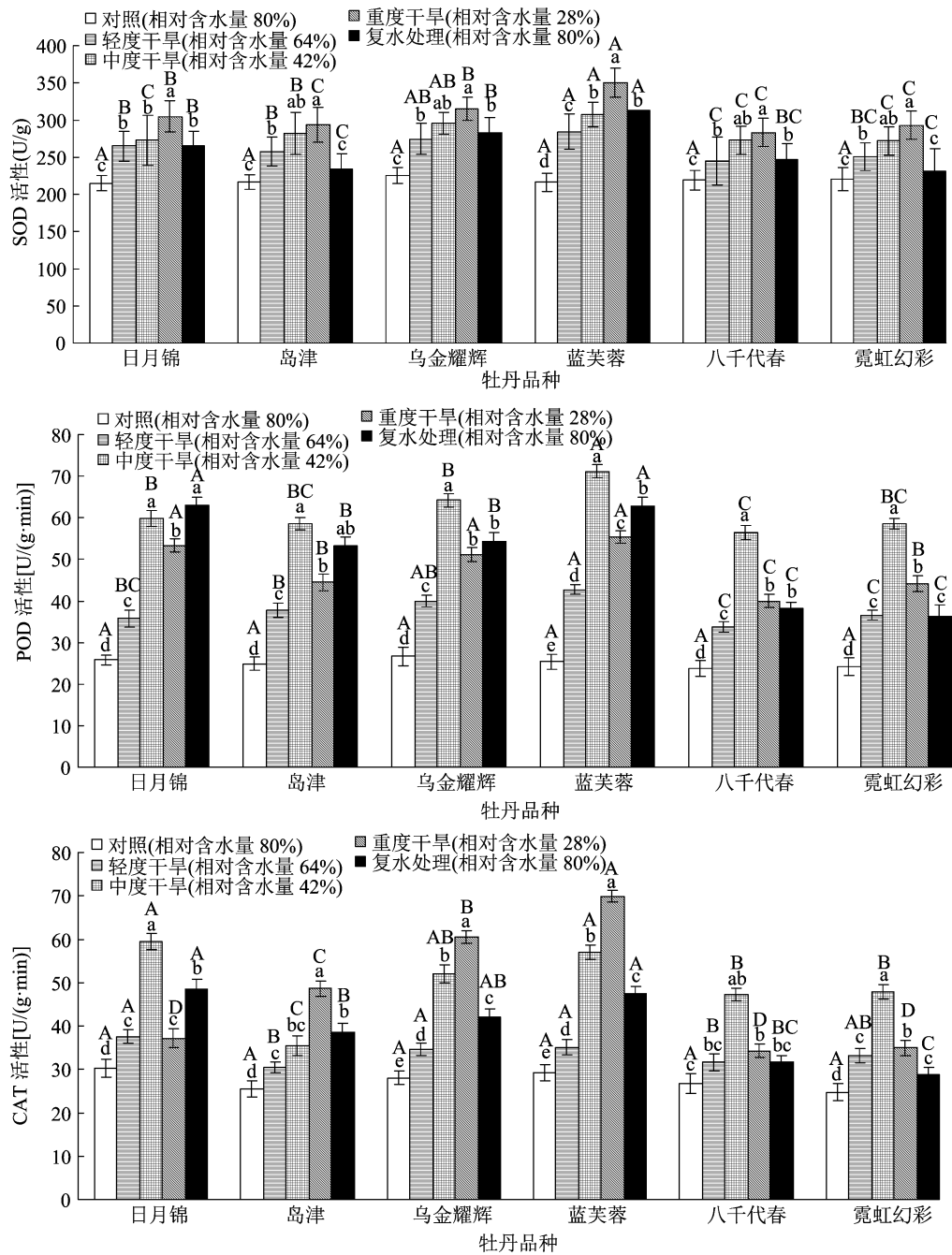


图6 干旱胁迫下 6 种牡丹叶内 SOD、POD、CAT 活性变化

低,但仍高于对照。表明供试牡丹叶内的 POD、CAT 活性都及时响应了复水处理,但复水处理后活性仍高于对照,这可能与干旱胁迫后期 6 种牡丹叶内仍具有相对较高含量的 H_2O_2 、 $O_2^{\cdot -}$ (图 2) 需要清除有关。

2.7 干旱胁迫下各牡丹品种叶内 APX 活性变化

植物抗逆生理代谢中 APX 的主要功能是清除叶绿体过剩的 H_2O_2 。由图 7 可以看出,土壤含水量正常时供试牡丹植株长势良好,叶内 APX 活性较低,且各品种之间并无显著差异。但遭受干旱胁迫

时各牡丹叶内 APX 活性得以激活,即使在复水处理后的短时间内,也维持在一个比对照显著较高的活性状态。其中日月锦、岛津、乌金耀辉、蓝芙蓉 APX 活性随胁迫程度的增加逐渐增强,重度干旱时最高且分别比对照增加了 78%、56%、141%、171%。但八千代椿和霓虹幻影 2 个品种 APX 活性则随胁迫程度的增加先升高后降低,中度干旱时最高且分别比对照增加了 47%、78%。由此可见,干旱逆境时几种牡丹依赖 APX 活性的增强,在清除叶绿体过剩 H_2O_2 方面,均发挥了有效的防御机能,只是品种间

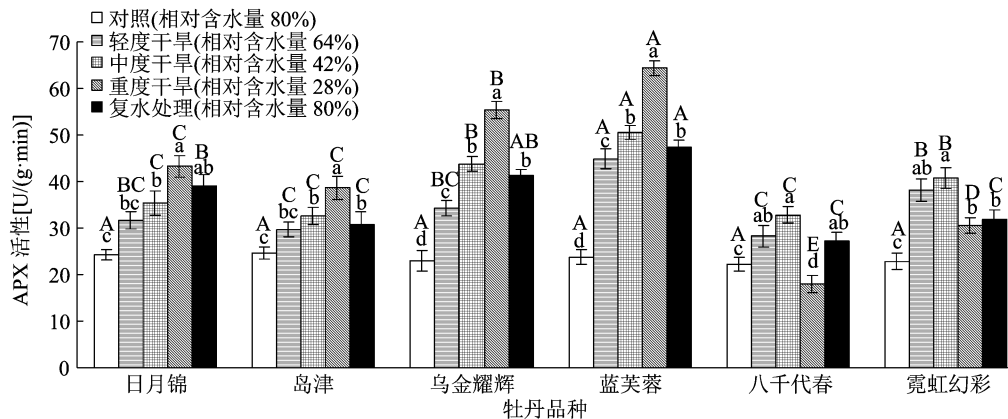


图7 干旱胁迫下 6 种牡丹叶内 APX 活性变化

抗性有所差异。

2.8 抗旱性综合评价

逆境下植物抗性强弱,并非由某个单一或少量的几个生理指标所能决定^[16,19],而是调节机制下的许多生理指标相互协作、共同作用时的综合反映。为此,本研究以干旱胁迫下与牡丹抗性密切相关的几类重要的指标性物质,即脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白、MDA、O₂⁻含量及 SOD、POD、CAT、APX 活性等为基础,采用模糊数学中的隶属函数法,对试材品种进行抗旱能力综合评价。为了保持本次综合评价的公平和科学性,评价时综合考虑了 3 种不同胁迫条件下(即轻度、中度和重度干旱)的

各品种的隶属函数值(表 2),求得总值(表 3),而后按品种函数值的高低进行抗性排序。最终结果耐旱能力综合表现由强到弱的顺序为蓝芙蓉>乌金耀辉>日月锦>岛津>霓虹幻彩>八千代椿(表 3)。为了将供试牡丹进行科学有效的抗性分级,又对 6 个牡丹品种的抗旱性做了进一步的聚类分析,图 8 结果表明,归为一级、抗旱性较强的为蓝芙蓉和乌金耀辉;归为二级、抗旱性一般的为日月锦、岛津、霓虹幻彩;归为三级、最不抗旱的为八千代椿。

3 讨论与结论

许多研究认为,植物遭受逆境胁迫时酶活性得

表 2 6 种牡丹品种生理指标隶属函数值

处理	品种	隶属函数值								
		MDA 含量	O ₂ ⁻ ·含量	可溶性蛋白含量	可溶性糖含量	脯氨酸含量	SOD 活性	POD 活性	CAT 活性	APX 活性
轻度干旱	日月锦	0.00	0.25	0.50	0.25	0.15	0.51	0.23	1.00	0.20
	岛津	0.73	0.82	0.00	0.00	0.29	0.33	0.45	0.00	0.08
	乌金耀辉	0.48	0.53	0.29	0.56	0.87	0.76	0.69	0.58	0.36
	蓝芙蓉	1.00	1.00	0.73	1.00	1.00	1.00	1.00	0.65	1.00
	八千代椿	0.06	0.00	1.00	0.27	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00
	霓虹幻彩	0.43	0.06	0.29	0.34	0.54	0.16	0.32	0.37	0.59
中度干旱	日月锦	0.27	0.32	0.47	0.79	0.63	0.02	0.23	1.00	0.15
	岛津	0.36	1.00	0.00	0.24	0.35	0.28	0.15	0.00	0.00
	乌金耀辉	0.89	0.49	0.14	0.00	0.70	0.68	0.53	0.69	0.62
	蓝芙蓉	1.00	0.97	1.00	0.43	1.01	1.00	1.00	0.90	1.00
	八千代椿	0.00	0.25	0.77	0.76	0.00	0.02	0.00	0.49	0.01
	霓虹幻彩	0.31	0.00	0.09	1.00	0.55	0.00	0.15	0.52	0.45
重度干旱	日月锦	0.11	0.40	0.29	0.31	0.37	0.32	0.86	0.08	0.54
	岛津	0.26	0.65	0.40	0.25	0.60	0.16	0.29	0.40	0.44
	乌金耀辉	0.62	0.83	0.76	0.66	0.75	0.47	0.72	0.74	0.80
	蓝芙蓉	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
	八千代椿	0.00	0.00	0.23	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	霓虹幻彩	0.09	0.06	0.00	0.00	0.17	0.14	0.27	0.02	0.27

表 3 6 种牡丹品种抗旱性综合评价排序

品种	综合评分	排名
日月锦	10.25	3
岛津	8.53	4
乌金耀辉	16.21	2
蓝芙蓉	25.69	1
八千代椿	4.15	6
霓虹幻彩	7.19	5

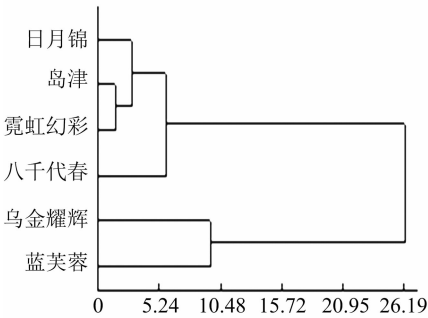


图8 干旱胁迫下 6 种牡丹抗性聚类分析

以改变,原本处于动态平衡的活性氧产生与清除机制受到破坏,致使主要包括 $O_2^{\cdot -}$ 、 H_2O_2 在内的 ROS 活性氧自由基大量积累,大量的高能态活性氧自由基能够降解磷脂,损害细胞膜,导致细胞膜脂发生脱脂化或过氧化^[20],造成细胞膜透性增加并产生大量 MDA,严重时引起细胞凋亡。因而 MDA 可以反映细胞膜损伤程度,其含量的高低常用作衡量植物遭受逆境胁迫严重程度的重要指标^[21]。

本研究结果表明,几个供试牡丹品种随着干旱程度的增加 MDA 和 $O_2^{\cdot -}$ 含量逐渐升高,尤其是严重干旱时两者含量升至最高。说明几个种牡丹在受到干旱胁迫时,叶内细胞膜都受到了活性氧自由基的毒害,发生了细胞膜脂化和磷脂降解现象。但就供试的 6 个品种而言,蓝芙蓉和日月锦 2 个品种叶内 $O_2^{\cdot -}$ 含量及增幅相对较低,表明所受伤害相对较轻;而乌金耀辉、岛津、八千代椿、霓虹幻彩则含量高增幅大,说明所受伤害相对较重。同时也表明 6 个牡丹品种对干旱胁迫逆境的抵御能力存在差异。逆境条件下,纵使环境变得不利于植物生长,内部生理代谢发生紊乱,但植物也并非自甘受损地保持沉默、被动坐以待毙,反而往往会启动响应机制进行主动防御,产生某些特定蛋白和渗透调节物质,譬如 SOD、POD、CAT、APX 等保护酶类和可溶性糖、可溶性蛋白以及脯氨酸等渗透调节物质。前者清除活性氧后者调控水流、离子或者去除有毒基团^[22],多渠道、全方位地缓解植物所受伤害,提高其

抗逆性。所以植物抗性生理研究中这些活性保护酶类和渗透调节物质,也是被广泛认可的重要研究指标和鉴定品种抗逆能力强弱的重要依据。结合本研究结果表明,6 种供试牡丹渗透调节物质响应程度品种间明显存在差异,其中可溶性蛋白含量随干旱程度的加深而逐渐升高,均重度干旱时最高。乌金耀辉和蓝芙蓉可溶性糖含量随胁迫程度的加剧逐渐升高;日月锦、岛津、八千代椿、霓虹幻彩则先升高后降低。岛津、乌金耀辉和蓝芙蓉脯氨酸含量逐渐升高;但日月锦、八千代椿、霓虹幻彩则先升高后降低。3 种渗透调节物质表现出的响应性虽有不同,但都显著高于各自的对照,在中度干旱或在重度干旱时含量最高。可见根际干旱时几个供试牡丹都能借助于增加渗透物质含量的应对方式,达到降低细胞渗透势维持良好膨压、避免胞质脱水过度的目的,进一步改善根际干旱吸水^[23]。就品种间 3 种渗透调节物质差别来讲,基本都是蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津表现的响应机制更为迅速有效,降低细胞渗透势的能力更强,而日月锦、八千代椿、霓虹幻彩则表现相对较弱。

从保护酶活性响应情况来看,SOD 的重要作用是把高能态的 $O_2^{\cdot -}$ 化解成 H_2O_2 和无毒的 $O_2^{\cdot -}$,因而在歧化和清除 $O_2^{\cdot -}$ 方面发挥着关键性保护酶的功能。 $O_2^{\cdot -}$ 转化而来的 H_2O_2 又可以在 CAT 的作用下进一步被分解为无毒的 H_2O 和 $O_2^{\cdot -}$ 。同时真核细胞中普遍存在的 POD,也能以具有强氧化性的 H_2O_2 作电子受体,催化诸多的底物分子参与反应。因此 POD 和 CAT 一样均在降低或清除 H_2O_2 造成的植物细胞毒害方面,发挥着至关重要的作用,POD 的活性与组织细胞抗性强弱以及生理代谢也存在着密不可分的代谢关系^[9-10,22]。至于 APX,其主要作用是参与清除 $O_2^{\cdot -}$ 自由基和降解 H_2O_2 ,减少对细胞的毒害,进一步保护叶绿体和细胞组分。因此 SOD、CAT、POD、APX 之间的协同工作,在抑制细胞脂化、防止细胞膜系统过度受损方面都至关重要。本研究中干旱胁迫逆境明显激活了供试牡丹叶内 SOD 活性(图 6),6 个品种叶 SOD、CAT、POD 和 APX 活性均显著高于对照,随胁迫程度增加而逐渐升高,POD 活性前期升高后期降低,中度胁迫时活性最高;蓝芙蓉、乌金耀辉、岛津 CAT 活性随干旱胁迫程度的增加逐渐升高,而日月锦、霓虹幻彩、八千代椿则先升后降。日月锦、岛津、乌金耀辉、蓝芙蓉 APX 活性随胁迫程度的增加逐渐增强;八千代椿和

霓虹幻彩则先升后降。由此可见,干旱逆境时几种牡丹依赖几种关键保护酶活性的增强,有效地清除了叶绿体过剩 H_2O_2 和 $\text{O}_2^{\cdot-}$,充分均发挥了有效的防御机能。只是品种间抗性有所差异。譬如,蓝芙蓉、乌金耀辉 SOD 活性增加幅度显著高于其余几个品种,证明它们歧化清除 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的能力明显强于其他几个品种,因而蓝芙蓉、乌金耀辉中相应的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 生成速率也较低,这 2 个品种细胞膜脂过氧化程度也就明显较轻,因此最直接的表现即为这 2 个品种的膜脂过氧化产物 MDA 含量也较低。这种理论推测也正好与本研究这 2 个品种叶内 MDA 含量和增幅都显著低于其余品种的结论吻合。就供试的 6 个牡丹品种来讲,整个胁迫过程中 POD、CAT、APX 在清除 H_2O_2 方面均发挥了重要作用,但随着干旱胁迫程度的加重,抗性较弱的品种如日月锦、霓虹幻彩、八千代椿等, H_2O_2 过量的积累又反过来抑制了它们保护酶活性的增强^[18],因而表现出前升后降的变化趋势^[17]。此外本研究还表明,及时地对根际进行复水,能够有效地恢复牡丹植株生长,缓解干旱胁迫对植株造成的伤害,这在干旱地区或干旱季节牡丹栽培时我们应该加强重视。

采用多性状指标隶属函数值法,能科学有效地进行作物品种间抗逆性能力强弱鉴定^[3,16,19]。因此,本研究以此为依据,对 6 个牡丹品种抗旱能力进行了综合比较,并利用聚类分析法进行了抗性分级,最终综合评价结果为:抗旱性较强的一级品种是蓝芙蓉和乌金耀辉;抗旱性一般的二级品种是日月锦、岛津、霓虹幻彩;最不抗旱的三级品种是八千代椿。这种分级结果在牡丹的砧木选择和抗性育种方面,也给我们提供了可参考的理论依据。

总而言之干旱胁迫条件下,牡丹植株的生理响应机制是一个十分复杂的内部多系统代谢调节过程,诸多问题尚待进一步探求。

参考文献:

- [1] 李金航,朱济友,Jandug C M B,等. 干旱胁迫环境中黄栌幼苗叶功能性状变异与产地地理-气候因子的关系[J]. 北京林业大学学报,2020,42(2):68-78.
- [2] 汪姬琴,郭小兰,李培培,等. 4 个兔眼蓝莓品种对持续干旱的生理响应及其抗旱性评价[J]. 经济林研究,2021,39(3):186-196.
- [3] 莫言玲,郑俊鸺,杨瑞平,等. 不同西瓜基因型对干旱胁迫的生理响应及其抗旱性评价[J]. 应用生态学报,2016,27(6):1942-1952.
- [4] Wang Q, Zhao R, Chen Q H, et al. Physiological and biochemical responses of two herbaceous peony cultivars to drought stress[J]. HortScience, 2019, 54(3):492-498.
- [5] Zhao D Q, Zhang X Y, Fang Z W, et al. Physiological and transcriptomic analysis of tree peony (*Paeonia section Moutan* DC.) in response to drought stress[J]. Forests, 2019, 10(2):135.
- [6] 乌凤章. 11 个北高丛越橘品种对干旱胁迫的响应[J]. 经济林研究, 2020, 38(1):36-45.
- [7] 孙晓刚,张雪,丁绍文,等. 干旱胁迫对 2 种海棠品种叶片生理和光合特性的影响[J]. 东北林业大学学报,2019,47(12):28-32,66.
- [8] 黄莉娟,赵丽丽,唐华江,等. 不同毛花雀稗种质对干旱胁迫的响应及其抗旱性评价[J]. 西南农业学报,2019,32(11):2557-2563.
- [9] 种培芳,单立山,苏世平,等. 甘肃旱区 5 个经济林树种的苗期抗旱性综合评价[J]. 干旱地区农业研究,2017,35(1):198-204,247.
- [10] 李林瑜,方紫妍,艾克拜尔·毛拉,等. 自然干旱胁迫对两种小檗幼苗生长和生理生化指标的影响[J]. 北方园艺,2020(4):80-86.
- [11] 李军,孔祥生,李金航,等. 逐渐干旱对牡丹生理指标的影响[J]. 北方园艺,2014(16):50-53.
- [12] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000.
- [13] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2 版. 北京:高等教育出版社,2006.
- [14] 王爱国,罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系[J]. 植物生理学通讯,1990,26(6):55-57.
- [15] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. Plant and Cell Physiology, 1981, 22(5):867-880.
- [16] 蔡建国,章毅,孙欧文,等. 绣球抗旱性综合评价及指标体系构建[J]. 应用生态学报,2018,29(10):3175-3182.
- [17] 王自布,潘木引,冉晓燕. PEG-6000 模拟干旱胁迫对菊花的生理响应[J]. 贵州师范学院学报,2019,35(3):18-22.
- [18] 李磊,吴永彬,倪建中,等. 干旱胁迫对 3 种野牡丹科植株形态和生理特性的影响[J]. 广东农业科学,2017,44(6):49-56,173.
- [19] 刘丙花,赵登超,梁静,等. 4 个品种核桃砧木幼苗干旱生理响应及抗旱性评价[J]. 经济林研究,2020,38(1):11-19.
- [20] Sarker U, Oba S. Drought stress effects on growth, ROS markers, compatible solutes, phenolics, flavonoids, and antioxidant activity in *Amaranthus tricolor*[J]. Applied Biochemistry and Biotechnology, 2018, 186(4):999-1016.
- [21] Chen X M, Qiu L L, Guo H P, et al. Spermidine induces physiological and biochemical changes in southern highbush blueberry under drought stress[J]. Brazilian Journal of Botany, 2017, 40(4):841-851.
- [22] 孙欧文,杨倩倩,章毅,等. 四个绣球品种对高温干旱复合胁迫的生理响应机制[J]. 植物生理学报,2019,55(10):1531-1544.
- [23] 李永洁,李进,徐萍,等. 黑果枸杞幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 干旱区研究,2014,31(4):756-762.