

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2014.01.020

王满莲, 韦霄, 孔德鑫, 等. 干旱胁迫与复水对块根紫金牛生理特性的影响[J]. 广西植物, 2014, 34(1):105–110

Wang ML, Wei X, Kong DX, et al. Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Ardisia corymbifera* var. *tuberifera* seedlings[J]. *Guihaia*, 2014, 34(1):105–110

干旱胁迫与复水对块根紫金牛生理特性的影响

王满莲, 韦霄*, 孔德鑫, 柴胜丰, 邹蓉

(广西植物功能物质研究与利用重点实验室, 广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

摘要: 以岩溶特有药用植物块根紫金牛为试材, 研究土壤水分胁迫及复水条件下其叶片光合参数、相对含水量、质膜透性、渗透调节物质含量的变化特性。结果表明: 水分胁迫下, 块根紫金牛的叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均几乎接近零点, 但胞间 CO₂ 浓度上升, 即非气孔因素限制是光合速率下降的主要原因。水分胁迫不影响块根紫金牛单位面积的总叶绿素和类胡萝卜素含量, 但干旱处理的 Chl a/b 和 Car/Chl 分别显著低于和高于对照。水分胁迫下, 块根紫金牛的叶片相对含水量、相对电导率和丙二醛含量显著增大, 即膜系统受到一定的伤害; 块根紫金牛叶片脯氨酸含量显著降低, 可溶性蛋白含量无显著变化, 可溶性糖含量显著增大, 但增大幅度不大, 说明其在干旱胁迫下的渗透调节能力较弱。复水处理后, 块根紫金牛全部指标均能恢复到对照水平, 说明其对干旱胁迫较为敏感, 主要采取避旱策略。

关键词: 块根紫金牛; 干旱胁迫; 复水; 光合参数; 渗透调节

中图分类号: Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2014)01-0105-06

Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Ardisia corymbifera* var. *tuberifera* seedlings

WANG Man-Lian, WEI Xiao*, KONG De-Xin, CHAI Sheng-Feng, ZOU Rong

(Guangxi Key Laboratory of Functional Phytochemicals Research and Utilization, Guangxi Institute of Botany,

Guangxi Zhuang Autonomous Region and Academia Sinica, Guilin 541006, China)

Abstract: In order to understand the physiological adaptation mechanism and recovery mechanism of karst plant under drought, this study was conducted with karst endemic medicinal plant *Ardisia corymbifera*. The physiological characteristics, including photosynthetic parameters, leaf relative water content, leaf membrane permeability, and osmotic regulation substances content of *A. corymbifera* seedlings under drought stress and re-watering conditions were studied. The results showed that under water stress, the leaf net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate of *A. corymbifera* were close to zero, but the intercellular CO₂ concentration increased, suggesting that the non stomatal limitation was the main cause of the decline of photosynthetic rate. Water stress did not affect the total chlorophyll and carotenoid content per unit area of *A. corymbifera*, but the Chl a/b and Car/Chl was significantly lower and higher than that in control, respectively. Under water stress, the leaf relative water content, relative conductivity and MDA content of *A. corymbifera* increased significantly, while the membrane system was injured. Under

收稿日期: 2013-08-22 修回日期: 2013-12-18

基金项目: 广西自然科学基金(2012GXNSFBA053069); 广西科技攻关项目(0992003B-37); 广西科技创新能力建设项目(桂科能 0992028-10); 广西植物研究所基本业务费项目(10001)。

作者简介: 王满莲(1978-), 女, 湖南洞口人, 副研究员, 主要从事植物生理生态研究, (E-mail) Wangml1978@163.com。

*通讯作者: 韦霄, 研究员, 主要从事生物多样性保育研究, (E-mail) weixiao@gxib.cn。

drought stress, the proline content of *A. corymbifera* reduced significantly, soluble protein content did not show significant change, the soluble sugar content increased significantly, but increased marginally, these results suggested that osmotic adjustment ability of *A. corymbifera* to drought was weak. After re-watering, all these parameters could recover and reach the normal level. This study suggested that *A. corymbifera* was sensitive to drought stress and mainly employed avoidance strategies.

Key words: *Ardisia corymbifera*; drought stress; rehydration; photosynthetic parameter; osmotic regulation

块根紫金牛 (*Ardisia corymbifera* var. *tuberifera*) 为紫金牛科植物。其干燥块根是广西民间瑶族常用药。用于治疗咽喉肿痛, 胃脘痛, 月经不调, 贫血骨拆, 跌打损伤, 风湿痹痛等(陆益新等, 1989)。块根紫金牛为广西岩溶特有珍稀药用植物, 主要分布于广西的龙州、大新、宁明、德保、扶绥和靖西等县的石山上, 分布区域十分狭窄(黄燮才, 2003)。由于其野生资源十分有限, 加上城市化的发展、毁林开荒和过度采挖利用, 使得块根紫金牛处于濒危状态。发育在湿润地区的岩溶地貌是一种多变水环境, 临时性水分胁迫频繁发生, 但持续时间短, 很容易为频繁的降雨所解除(朱守谦, 2003), 岩溶植物总是在反复“干旱—复水”的环境中生存。因此, 加强植物与水分变化关系的研究具有重要的理论意义。植物适应干旱胁迫的策略大体上可分为避旱策略和耐旱策略。受干旱胁迫时, 避旱植物比耐旱植物反应更为敏感, 往往通过增加对根生物量的投入以吸收更多水分, 关闭气孔以减少水分散失, 停止生长或落叶来减少蒸发面积和对光能的吸收(Chaves *et al.*, 2003)。而耐旱植物则能在很低的水势下保持着较高的气孔导度和光合作用, 这与其较强的渗透调节能力有关, 如通过降低渗透势或积累渗透调节物质(Morgan, 1984)。

关于植物在干旱胁迫下的生理响应机制及抗旱机理已有较多研究(刘长成等, 2011; 李燕等, 2007; Chaves *et al.*, 2004)。但以往研究多集中于植物对干旱逆境的适应能力及其反应, 对旱后复水条件下植物生长和生理功能恢复状况的研究较少(孙继亮等, 2012)。块根紫金牛具有发达的块根, 林下及山顶均有分布, 为具有较大药用开发价值的岩溶药用植物, 因此, 笔者通过模拟自然干旱及复水, 从气体交换、光合色素、渗透调节等角度, 研究块根紫金牛耐旱性及其对干旱胁迫的适应策略, 以期块根紫金牛人工栽培技术措施的制定提供理论依据, 为岩溶区植被恢复工作提供参考。

1 材料与方法

试验地设在桂林雁山广西植物研究所试验场。于 2011 年 4 月 15 日, 选择大小基本一致的 2 年生块根紫金牛幼苗移栽于装土 1.5 L 的营养袋(棕色石山土), 置于透光率为 30% 的通风玻璃房内, 共 30 盆。试验期间加强肥水管理, 每月施复合肥一次, 随时防治病虫害。于 2012 年 10 月 15 日进行水分胁迫试验, 试验期间天气晴朗。试验包括 3 个处理, 每个处理 10 盆, 随机选 4 株进行指标测定。处理 1 为对照, 每 2 d 浇水一次, 以便土壤水达到田间持水量; 处理 2 为干旱胁迫, 浇水至饱和后停止供水, 当 10% 以上植株嫩叶中午出现萎蔫现象时进行生理指标测定(连续 10 d 不浇水); 处理 3 为干旱后复水处理, 在干旱胁迫结束后恢复浇水, 直到 100% 的植物叶片膨胀、浓密、变绿(复水 7 d)。各处理选择完全展开的叶片进行各项指标测定, 其中对照与水分胁迫处理的测定日期相同, 复水处理单独测定。

2012 年 10 月 25 日(晴天)用 Li-6400 便携式光合作用系统进行水分胁迫和对照处理的光合日进程测定, 11 月 1 日(晴天)进行复水后光合日进程测定: 从 9:00~16:00 每隔 1 h 测定一次, 每片叶子 5 次取值, 分别取平均值。其中生理指标包括净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)和叶片与空气间的水汽压亏缺(VPD)等, 环境参数包括光合有效辐射(PAR)、气温(Ta)、叶温(Tl)、大气 CO₂ 浓度(Ca)、空气相对湿度(RH)等。

生理指标测定: 按 Lichtenthaler 和 Wellburn (1983) 的方法测定总叶绿素和类胡萝卜素含量; 按邹琦(2000)的方法测定相对含水量(RWC); 按姜孝成等(1996)的方法测定叶片的相对电导率; 丙二醛、脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量按李合生等(2000)的方法测定。

用单因素方差分析(One-ANOVO)分析块根紫金牛不同处理下各生理参数的差异, 所用软件为 SPSS11.5(SPSS Inc., USA)。利用 Sigma Plot11.0

(SPSS Inc., USA) 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化

如图 1:A 所示, 胁迫与复水测定日全天的光合有效辐射 (PAR) 均呈先升后降的趋势, 上午 9:00 时为 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 至 13:00 达最大值

$420 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 以后又逐渐减小, 16:00 时的 PAR 值低于 9:00; 如图 1:B 所示, 气温与光合有效辐射的变化趋势基本一致, 但全天最高值出现在 14:00 时, 16:00 时的气温高于 9:00 时, 且复水测定日的气温稍低于胁迫测定日; 如图 1:C 所示, 空气相对湿度的日变化趋势与气温相反, 呈先降后升的趋势, 最低值出现在 13:00 左右时, 且复水测定日的空气相对湿度稍低于胁迫测定日。

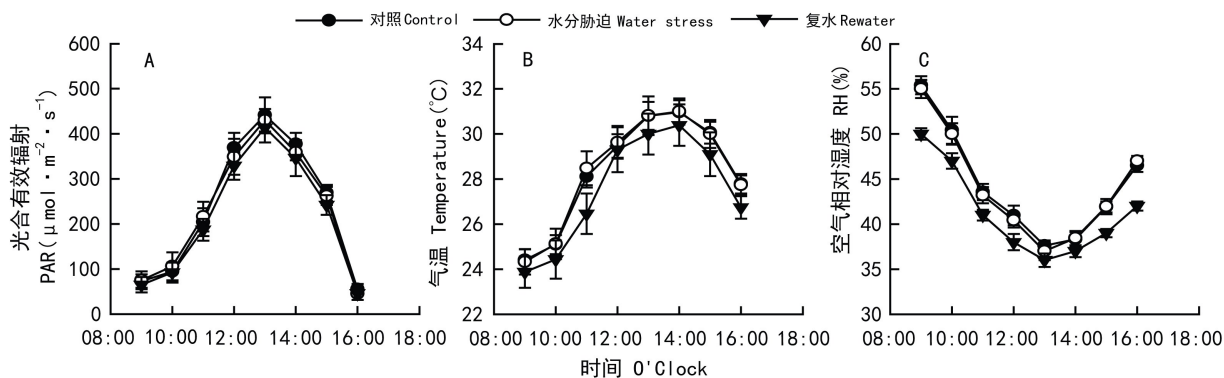


图 1 环境因子日进程

Fig. 1 Diurnal course of variation in environmental factors

2.2 块根紫金牛叶片光合生理参数的日变化

如图 2:A 所示, 对照与复水处理块根紫金牛的叶片净光合速率 (Pn) 值接近, 日变化趋势一致, 均呈“单峰型”, 峰值出现在上午 13:00 左右, 没有发生光合作用“午休”现象; 水分胁迫处理全天叶片 Pn 值均很低, 日变化趋势也呈“单峰型”, 但峰值出现在上午 11:00 左右。如图 2:B 所示, 以上三种处理的气孔导度 (Gs) 和蒸腾速率 (Tr) 日变化趋势均与 Pn 基本一致, 其中复水处理的 Gs 和 Tr 值均与对照接近, 水分胁迫处理的 Gs 和 Tr 值全天均低于对照; 三种处理的胞间 CO_2 浓度 (Ci) 日变化总体呈先降后升的趋势, 其中对照与复水处理的 Ci 值接近, 均低于水分胁迫处理的 Ci 值。

2.3 干旱胁迫和复水对块根紫金牛叶片光合色素含量的影响

水分胁迫块根紫金牛叶片的总叶绿素含量和类胡萝卜素含量均与对照和复水处理间无显著差异 (图 3:A, B), 但干旱胁迫显著影响总叶绿素 a 与总叶绿素 b 的比率和类胡萝卜素与总叶绿素的比率 (图 3:C, D), 干旱胁迫处理的 Chla/Chlb 显著低于、Car/Chla+b 显著高于对照, 但复水后均能恢复到对照水平。

2.4 干旱胁迫和复水对块根紫金牛叶片相对含水量和质膜相对透性的影响

如图 4 所示, 干旱胁迫显著影响块根紫金牛叶片的相对含水量和相对电导率, 其中干旱胁迫处理的叶片相对含水量显著低于对照和复水, 相对电导率显著高于对照和复水, 而对照与复水处理的以上两个参数均无显著差异, 即复水后块根紫金牛叶片的以上两个参数均能恢复到对照水平。

2.5 干旱胁迫和复水对块根紫金牛叶片抗性生理指标的影响

水分胁迫处理下块根紫金牛叶片的丙二醛含量显著高于对照和复水处理, 但对照与复水处理间无显著差异, 表明复水后丙二醛含量基本能下降到干旱胁迫前水平 (图 5:A)。干旱胁迫时, 块根紫金牛叶片的游离脯氨酸含量显著降低, 可溶性糖含量显著增高, 但复水处理后, 游离脯氨酸含量和可溶性糖含量均迅速恢复到对照水平 (图 5:B, C)。干旱胁迫时, 块根紫金牛叶片的可溶性蛋白含量与对照和复水处理间无显著差异 (图 5:D)。

3 结论与讨论

光合作用日进程反映一天中植物进行物质积累

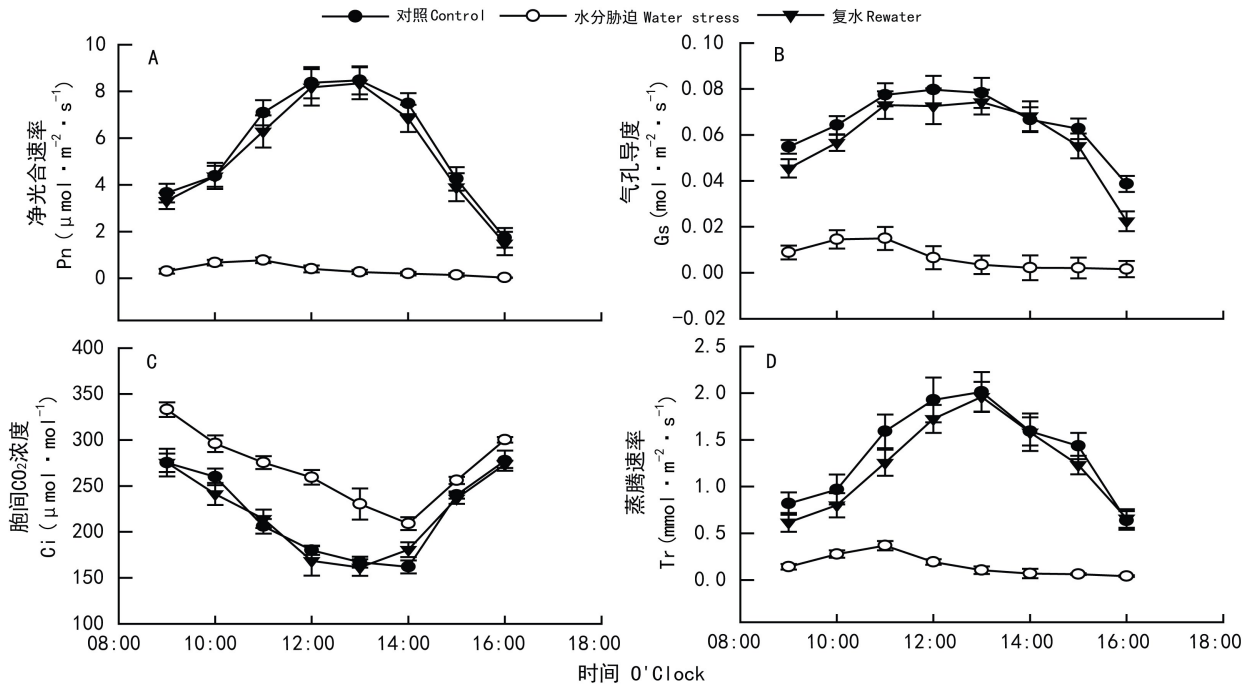


图 2 块根紫金牛光合生理参数的日变化

Fig. 2 Diurnal course of variation in photosynthetic variables of *A. corymbifera* leaves

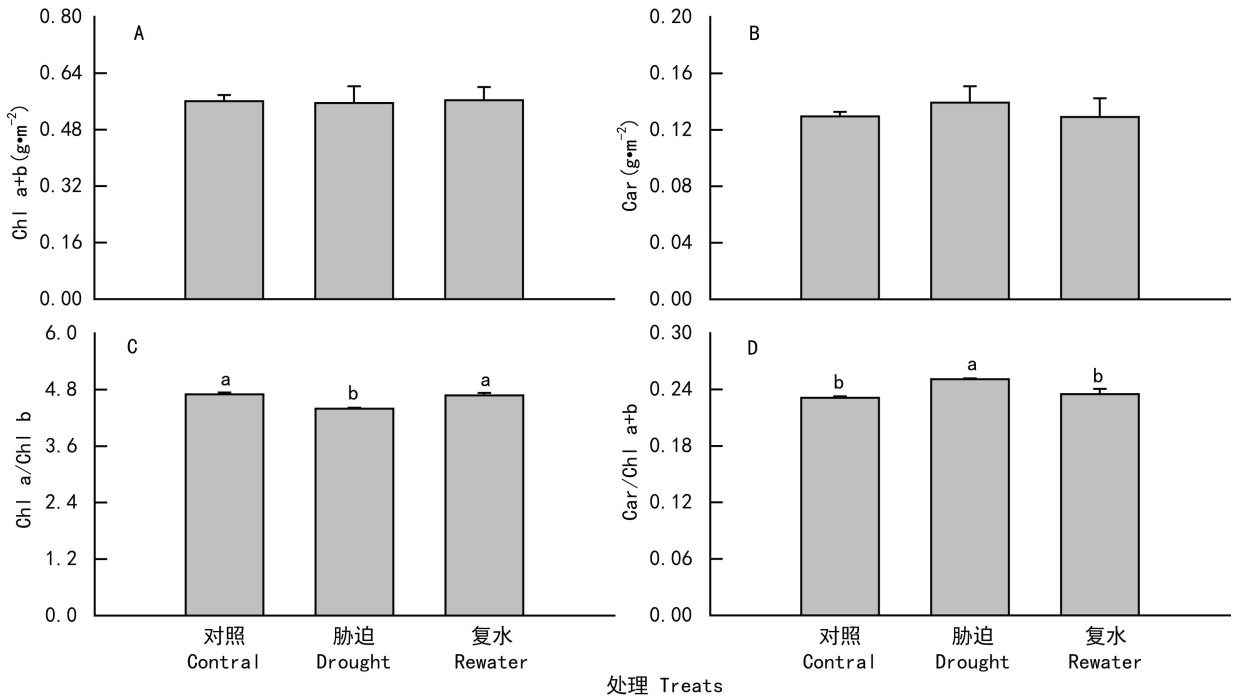


图 3 干旱胁迫和复水对块根紫金牛叶片光合色素含量的影响

Fig. 3 Effects of drought stress and rehydration on the content of photosynthetic pigments in *A. corymbifera* leaves

与生理代谢的持续能力,是分析外界环境因子影响植物生长的重要手段 (Mandal, 2004)。本试验光合测定的最大光合有效辐射为 $420 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,

此时块根紫金牛对照处理的净光合速率 (P_n) 日变化呈“单峰型”,没有出现光合“午休”现象,水分胁迫处理全天的 P_n 值很低,远低于对照处理,日变化虽

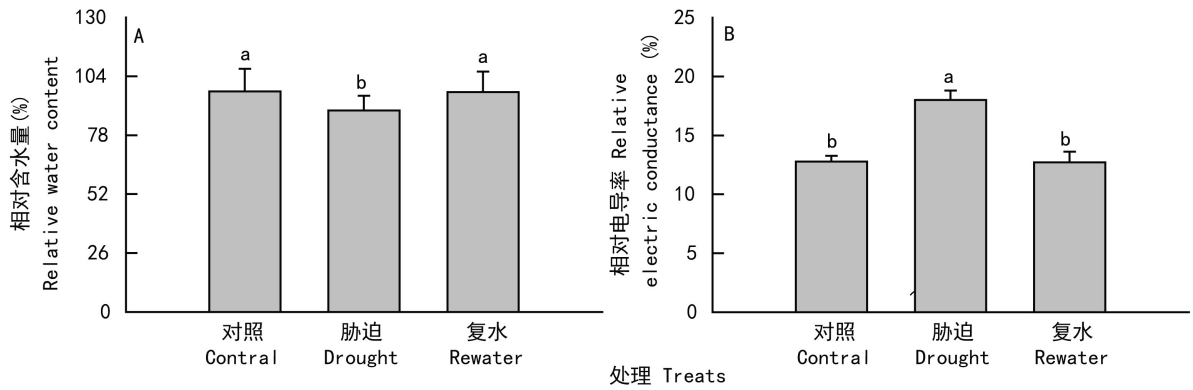


图 4 干旱胁迫和复水对块根紫金牛叶片相对含水量和相对电导率的影响

Fig. 4 Effects of drought stress and rehydration on relative water content and relative electric conductance of *A. corymbifera* leaves

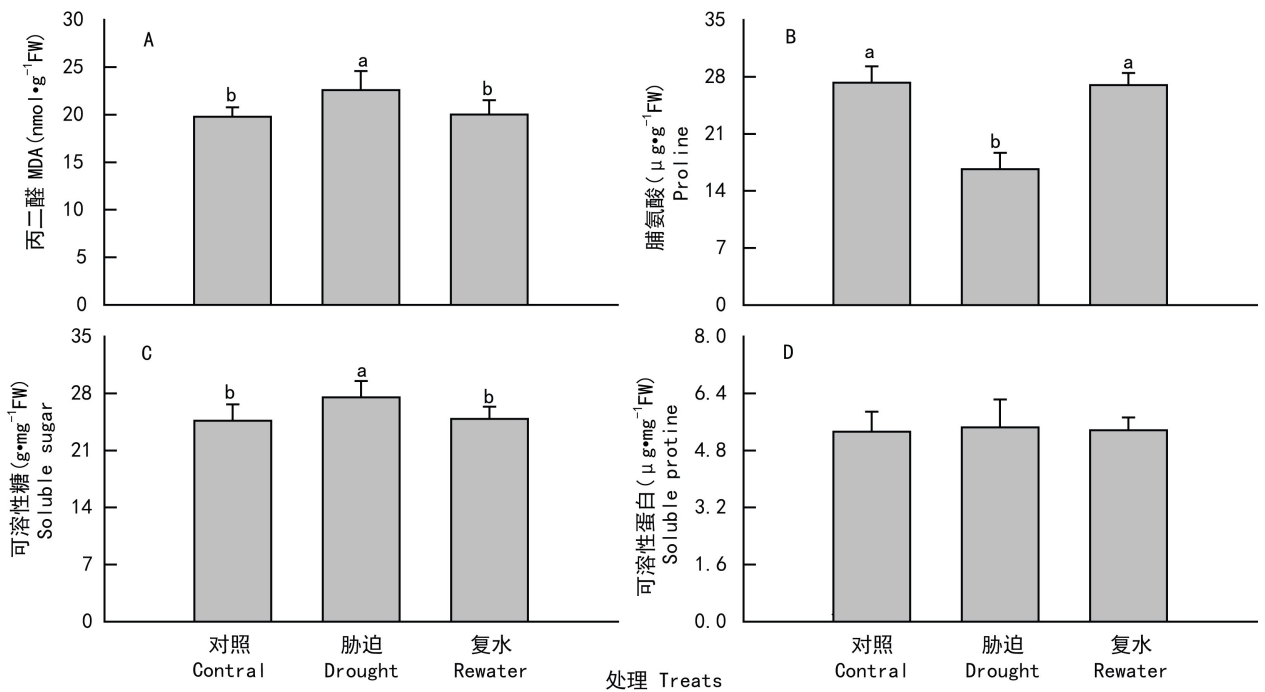


图 5 干旱胁迫和复水对块根紫金牛叶片抗性生理指标的影响

Fig. 5 Effects of drought stress and rehydration on physiological resistance indices of *A. corymbifera* leaves

然也呈“单峰型”，但其峰值出现在光强不是很高的上午，说明其发生了严重的“午休”现象，但复水后 P_n 很快恢复到对照水平。影响植物光合作用的因素分为气孔因素和非气孔因素，Farquhar *et al.* (1982) 认为，当光合速率下降时，如果气孔导度下降 (G_s) 而胞间 CO_2 浓度 (C_i) 也降低，说明光合速率的降低主要是由于气孔因素限制所致；如果 G_s 下降而 C_i 升高，则表明此时光合速率下降的主要原因是叶肉细胞光合能力的降低即非气孔因素限制所致。11:00~14:00，水分胁迫处理块根紫金牛的 P_n 下降时， G_s 下降而 C_i 升高了，表明水分胁迫下块根紫

金牛光合速率下降的主要原因是非气孔因素限制，气孔因素不是影响叶片光合“午休”的主要因素。整个日进程中，块根紫金牛水分胁迫处理的 P_n 均远低于对照，其 G_s 低于而 C_i 高于对照，但复水后各参数均恢复到对照水平，表明只要土壤水分胁迫不解除，叶肉细胞光合能力下降全天均是光合速率下降的主要因素，但水分胁迫解除后，块根紫金牛叶肉细胞光合能力很快就能恢复到对照水平，表明其水分胁迫解除后的生理修复能力很强。水分胁迫处理块根紫金牛的 G_s 和蒸腾速率 (Tr) 全天均低于对照， G_s 降低有利于减少蒸腾水分散失，是保护性适应。

干旱还导致植株叶片总叶绿素含量降低(任安芝等,2005);但在本研究中,块根紫金牛叶片单位面积光合色素含量对干旱胁迫不敏感。总叶绿素 a 和总叶绿素 b 的比率对水分胁迫的响应也有不同的报道,多数研究认为水分胁迫下总叶绿素 a/b 下降,可能原因是总叶绿素 a 不及总叶绿素 b 稳定,在活性氧的作用下更易被分解破坏(徐文铎等,1993)。总叶绿素 a 为光合反应中心色素,水分胁迫下较低的总叶绿素 a 含量可能导致光合速率降低。类胡萝卜素和总叶绿素的比率由于水分胁迫而增加意味着在土壤干旱过程中,类胡萝卜素的降解可能低于叶绿素的降解。这种不同色素之间降解上的差异可能是植物本身的一种调控反应,将干旱引起的伤害降到最小程度,或是一种对不良环境的适应性反应。类胡萝卜素既是光合色素,又是内源抗氧化剂,除在光合作用中具有一定功能外,还可吸收剩余能量,淬灭活性氧,从而防止膜脂过氧化(Willeken *et al.*, 1994)。水分胁迫下块根紫金牛类胡萝卜素与总叶绿素比率升高,有利于清除植物组织内部因干旱诱导产生的活性氧,是对干旱胁迫生境的一种保护性反应。

水分胁迫下,块根紫金牛的 RWC 显著降低,但降低幅度不大,表明叶片的保水能力较强;在干旱胁迫下,植物由于持续脱水,膜的功能受损或结构破坏,相对膜透性持续增大,导致细胞内电解质外渗。水分胁迫块根紫金牛的相对电导率显著增大,表明其膜功能或结构受到一定的损伤或破坏,但复水后能够完全恢复到对照水平。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化作用的中间产物,其含量变化可以反映植物遭受逆境伤害的程度(Wang *et al.*, 2004)。水分胁迫处理块根紫金牛的 MDA 含量显著高于对照,表明膜系统受到一定的过氧化伤害。干旱胁迫下,植物通过主动积累可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸等溶质来降低渗透势,维持细胞渗透平衡,这是植物的一种重要抗旱生理机制(孙彩霞等,2002)。水分胁迫下,块根紫金牛叶片脯氨酸含量显著降低,可溶性蛋白含量无显著变化,可溶性糖含量显著增大,但增大幅度不大,说明在干旱胁迫下渗透调节能力较弱。

综上所述,水分胁迫对块根紫金牛生理代谢造成了一定的影响,同时块根紫金牛也通过增大类胡萝卜素与总叶绿素比率和可溶性糖含量来减小伤害。水分胁迫条件下块根紫金牛的净光合速率几乎接近零点,但复水后全部指标均能恢复到对照水平,

说明其对干旱胁迫较为敏感,主要采取避旱策略。本试验中块根紫金牛的根系尚未膨大成块根,植株叶片密集,土壤量少且表面没有覆盖物,原生境中块根紫金牛产生大量的块根,分布于岩缝石隙的不同空间,植株叶片稀疏,夜间还可吸收露水,推测其野外避旱能力远大于本试验条件。

参考文献:

- 黄燮才. 2003. 中国民间草药原色图谱[M]. 南宁:广西科学技术出版社:25
- 李合生. 2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社:20-55
- 朱守谦. 2003. 喀斯特森林生态研究(Ⅲ)[M]. 贵阳:贵州科技出版社:12-13
- 邹琦. 2000. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社:45
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. 2003. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant[J]. *Funct Plant Biol*, **30**:239-264
- Farquhar GD, Shahey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, **33**:317-345
- Jiang XC(姜孝成), Fu JR(傅家瑞), Huang SQ(黄胜琴). 1996. Relation between desiccation sensitivity and membrane permeability of developing clausena lansium seeds(黄皮种子发育过程中脱水敏感性与细胞膜透性的关系)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **38**(9):725-729
- Li Y(李燕), Xue L(薛立), Wu M(吴敏). 2007. Research advances in mechanisms of tree species drought resistance(树木抗旱机理研究进展)[J]. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **26**(11):1857-1866
- Lichtenthaler HK, Wellburn AR. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents[J]. *Biochem Soc T*, **60**(3),591-592
- Liu ZC(刘长成), Liu YG(刘玉国), Guo K(郭柯). 2011. Ecophysiological adaptations to drought stress of seedlings of four plant species with different growth forms in karst habitats(四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性)[J]. *Chin J Plant Ecol*(植物生态学报), **35**(10):1070-1082
- Lu XY(陆益新), Huang GB(黄广宾), Liang CF(梁畴芬). 1989. Study on the endemic plants from Guangxi(广西特有植物的研究:续一)[J]. *Guihaia*(广西植物), **9**(2):119-186
- Mandal KG, Sinha AC. 2004. Nutrient management effects on light interception, photosynthesis, growth, dry matter production and yield of Indian mustard(*Brassica juncea*)[J]. *J Agron Crop Sci*, **190**(2):119-129
- Morgan JM. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, **35**:299-319
- Ren AZ(任安芝), Gao YB(高玉葆), Wang A(王巍), *et al.* 2005. Photosynthetic pigments and photosynthetic products of endophyte-infection and endophyte-free *Lolium perenne* L. under drought stress conditions(干旱胁迫下内生真菌感染对黑麦草光合色素和光合产物的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **25**(2):225-231
- Sun JL(孙继亮), Li LL(李六林), Tao ST(陶书田), *et al.* 2012. Effects of drought stress and rehydration on physiological char-