

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201403030

刘爱荣,张远兵,张雪平,等. 彩叶草对模拟干旱胁迫的生理响应[J]. 广西植物,2015,35(5):656—662

Liu AR,Zhang YB,Zhang XP,et al. Physiological responses of *Coleus blumei* to simulated drought stress[J]. *Guihaia*,2015,35(5):656—662

彩叶草对模拟干旱胁迫的生理响应

刘爱荣,张远兵,张雪平,王雪娟,黄守程,谢宜勤

(安徽科技学院,安徽凤阳233100)

摘要:采用盆栽试验,对彩叶草进行PEG-6000浓度为0(对照)、5%、10%、15%、20%(W/V)模拟干旱胁迫,研究在干旱胁迫下彩叶草的生长、渗透调节能力及抗氧化酶活性的变化。结果表明:与对照相比,随着PEG-6000浓度的增加,鲜质量、干质量、含水量、水势、根系脱氢酶活性、无机离子含量包括 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等均呈下降趋势; NO_3^- 含量呈先下降后上升趋势;硝酸还原酶活性、可溶性蛋白含量、可溶性糖含量、超氧化物歧化酶活性均呈先上升后下降趋势;脯氨酸含量、游离氨基酸含量、过氧化物酶活性、过氧化氢酶活性、超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)产生速率、质膜透性则呈上升趋势。因此,模拟干旱胁迫对彩叶草生长有抑制作用,且随着PEG-6000浓度增加,其生长受抑制和水分胁迫程度加重;模拟干旱胁迫下,彩叶草不积累 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 NO_3^- 等无机离子进行渗透调节,而积累脯氨酸、可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸等有机小分子物质进行渗透调节,但这4种小分子物质增加幅度不尽相同;轻度模拟干旱胁迫虽增强彩叶草抗氧化酶活性,但仍表现轻度的氧化伤害;重度模拟干旱胁迫加重彩叶草氧化伤害。研究结果可为彩叶草耐旱生理机制的研究积累资料,也为其节水型栽植和养护提供依据。

关键词:模拟干旱;彩叶草;生长;渗透调节;抗氧化酶

中图分类号: Q945.79 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)05-0656-07

Physiological responses of *Coleus blumei* to simulated drought stress

LIU Ai-Rong, ZHANG Yuan-Bing, ZHANG Xue-Ping,
WANG Xue-Juan, HUANG Shou-Cheng, XIE Yi-Qin

(Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China)

Abstract: In the present study, *Coleus blumei* seedlings were treated with PEG-6000 at the concentrations of 5%, 10%, 15%, or 20% as the simulated drought stress, and without PEG-6000 treatment as control to investigate the changes of the growth, osmotic adjustment ability and the antioxidant enzyme activities of *C. blumei*. The results demonstrated that, comparing with the control, the fresh and dry biomass, water content and potential, root dehydrogenase activity and the contents of inorganic ion (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) declined gradually as the increase of PEG-6000 concentrations. The content of NO_3^- decreased at first and then increased, but lower than that of the control; On the contrary, nitrate reductase (NR) activity, soluble protein content and soluble sugar content increased at first and then decreased, and the contents of the latter two parameters were higher than that of the controls; in addition, proline and free amino acid content elevated in a PEG-6000-dose dependant manner. We noticed that the superoxide dis-

收稿日期: 2014-08-16 修回日期: 2015-03-26

基金项目: 安徽省科技攻关计划项目(1301031030);安徽省农业科技成果转化项目(1404032007);安徽省教育厅自然科学基金项目(KJ2013B08);安徽省省级学科建设重大项目(皖教社科[2014]28号);安徽科技学院重点学科风景园林(AKZDXK2015B01);安徽科技学院自然科学基金(Zrc2013375)。

作者简介: 刘爱荣(1966-),女,安徽怀宁人,硕士,教授,主要从事植物逆境生理研究,(E-mail)liuar@ahstu.edu.cn。

mutase (SOD) activities also initially increased and then decreased, and reached the peak under 10% PEG-6000 treatment. However, peroxidase (POD) activities, catalase (CAT) activities, O_2^- production rates and membrane permeability were greatly improved as the increase of PEG-6000 concentrations. Comprehensive analysis showed that moderate simulated drought stress (5%–10% PEG-6000) resulted in the decreased absorption of inorganic ion and water in *C. blumei* root, but enhanced ability of NO_3^- reduction, suggesting that the inhibition on growth and the degree of water deficit were not detrimental, and thus ornamental values were hardly impaired. However, severe simulated drought stress (15%–20% PEG-6000), caused significant loss of inorganic ion absorption and deficit of water as well as the decrease of NO_3^- assimilation, which further aggravated the inhibitory effect on growth and osmotic stress, and finally destroyed its ornamental value. We observed that *C. blumei* seedlings did not accumulate inorganic ion, such as K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} and NO_3^- ; however, it indeed accumulated organic small molecules, such as proline, soluble protein, soluble sugar and free amino acid, to maintain the osmotic balance in spite of the increasing rate of these molecules were not parallel. Although moderate simulated drought stress could enhance the antioxidant enzyme activities (SOD, POD and CAT) of *C. blumei* seedlings, slight oxidative injuries were observed. As the increase of PEG-6000 concentration, the notable elevation of O_2^- generation rate might result from the decreasing activity of SOD, a key enzyme for scavenging O_2^- ; although POD and CAT, another two important antioxidant enzymes, could be significantly induced when suffering from the drought stress. As a result of imbalance of these antioxidant enzymes, the injury of membrane lipid peroxidation was inevitable. These findings will provide some useful experimental basis for elucidating the physiological mechanisms of *C. blumei* drought tolerance, and also contribute to water-saving planting and maintaining of *C. blumei* in practice.

Key words: simulated drought stress; *Coleus blumei*; growth; osmotic adjustment; antioxidant enzyme

近年来,随着城市化进程的不断深入,城市人口迅速增加,社会经济快速发展,水资源短缺的问题日益显露,尤其是在干旱少雨的季节以及干旱、半干旱地区,水资源亏缺的形势十分严峻,已成为生态城市建设的重要制约因素之一。因此,为建植耐旱型园林绿地,选择节水抗旱绿化植物,是当前生态城市园林绿化发展的趋势之一(刘昕岑等,2010)。

彩叶草(*Coleus blumei*)为唇形科鞘蕊花属,因长势快、适应性较强,故栽培简单、易繁殖,且其色彩丰富、观赏期长,现已成为城市园林绿化中常见的多年生草本观叶植物(袁菊红等,2013)。关于彩叶草的耐寒性(吴中军等,2009;郭绍霞等,2009)、耐盐性(刘爱荣等,2013)的研究已有报道。赵晓军等(2011)认为干旱抑制彩叶草生长和光合速率,并提出叶绿素荧光对彩叶草水分胁迫十分敏感,而关于在干旱胁迫下,彩叶草耐旱渗透调节能力和抗氧化能力等报道少见。有研究报道植物在干旱胁迫下,一方面,其正常代谢途径发生改变,主动积累细胞内的溶质(即渗透调节物质)浓度,降低渗透势,维持一定的膨压,减少细胞过度脱水,是植物进行渗透调节,适应干旱胁迫的生理机制之一(Morgan, 1984; Buchanan *et al.*, 2004);另一方面还可能引起体内活性氧的大量积累,膜脂过氧化加重,蛋白质、核酸等分子受到破坏,细胞结构受损,生物膜泄漏,正常

生理功能失调等一系列氧化伤害(郝文芳等,2013; Xu *et al.*, 2004);而超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶系统为植物体内重要的活性氧(Reactive oxygen species, ROS)自由基清除系统,在抵抗干旱胁迫引起氧化伤害中起重要作用(郝文芳等,2013;刘文等,2011)。因此,本试验采用不同浓度 PEG-6000 模拟干旱处理彩叶草,探究干旱胁迫对其生长、渗透调节物质积累和抗氧化能力的影响,为耐旱生理机制研究、耐旱阈值的确定积累资料,也为彩叶草的科学栽植和养护,节省水资源,建设节水型城市绿地提供参考。

1 材料与方 法

1.1 彩叶草植株培养及 PEG-6000 模拟干旱处理

彩叶草扦插苗由安徽科技学院生命科学院园艺专业实习基地提供。先准备装有等量干净细砂的塑料盆(高 11 cm,直径 8 cm),选取生长一致的彩叶草嫩枝扦插于其中,每盆 4 株,共 60 盆,并置于日光温室中,温度 20~30 °C,相对湿度 70%~85%,日光温室内的自然光强。先用自来水浇灌,待插口生根后,改用完全 Hoagland 营养液浇灌,以后其它培养措施一致。用 PEG-6000 进行模拟干旱处理。处理浓度为 0(对照)、5%、10%、15%、20% (W/V),

对照为完全 Hoagland 营养液,5%~10%的 PEG-6000 溶液均用完全 Hoagland 营养液配制,每处理 12 个重复。为保持 PEG-6000 浓度恒定,每天定时、定量浇灌持水量 3 倍的处理液,约 2/3 处理液流出。模拟干旱胁迫 15 d 后测定单株鲜质量和干质量,8 株/处理,该文所有测定指标均重复 3 次/处理,结果以平均值表示。

1.2 单株鲜质量、单株干质量、含水量、水势、根系脱氢酶活性和硝酸还原酶(NR)活性的测定

从塑料盆中将供试彩叶草植株完整取出,依次用自来水、去离子水快速冲洗干净,植株表面水分用吸水纸吸干,称鲜质量。将新鲜植株置于烘箱中,在 105 ℃条件下杀青 10 min,后将温度调至 65 ℃,烘干后称干质量。含水量=(鲜质量-干质量)/鲜质量×100%。打磨彩叶草生长植株叶片,取生长一致部位叶片测定水势(刘爱荣等,2013)。根系脱氢酶活性采用三苯基氯化四氮唑法测定(王学奎,2006);NR 活性用磺胺比色法测定(王学奎,2006)。

1.3 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、NO₃⁻、可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖和游离氨基酸等含量的测定

取上述烘干样品同一叶位叶片研磨,过 1 mm 筛,称取 50 mg,置马弗炉中,500 ℃条件下灰化。先用少量浓 HNO₃ 溶解灰分,再用无离子水定容后,该溶液用于无机离子 Na⁺、K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 等含量测定(刘爱荣等,2013)。取相同叶位新鲜叶片,NO₃⁻ 含量测定用硝基水杨酸比色法(王学奎,2006)。可溶性蛋白含量按照考马斯亮蓝 G-250 法测定,用磺基水杨酸法提取脯氨酸,茚三酮显色法测定其含量,用苯酚法显色法测定可溶性糖含量,茚三酮显色法测定游离氨基酸含量(王学奎,2006)。

1.4 抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT)、O₂⁻·产生速率和质膜透性的测定

用氯化硝基四氮唑蓝(NBT)法测定 SOD 活性,SOD 活性单位以抑制 NBT 光化还原的 50% 为 1 个酶活性单位(U)表示(Chou *et al.*,2000)。用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,以每 1 min A₄₇₀ 变化 0.01 为 1 个过氧化氢酶活性单位(U)(王学奎,2006),用 U·g⁻¹·min⁻¹ 表示。用紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性,以每 1 min A₂₄₀ 下降 0.1 表示 1 个酶活性单位(U),以 U·g⁻¹·min⁻¹ 表示(王学奎,2006)。用羟胺法测定 O₂⁻·产生速率(李忠光等,2005);用电导率法测定质膜透性(王学奎,2006)。

1.5 数据统计与分析

对原始实验数据采用 Microsoft Office Excel 2010 软件计算处理;采用 DPS(3.0)软件进行方差分析和多重比较。

2 结果与分析

2.1 鲜质量、干质量、含水量和水势

与对照相比,在 5%~15%的 PEG-6000 模拟干旱胁迫下,彩叶草枝叶保持挺立,叶色变化不明显,但生长已明显受阻,且随着 PEG-6000 浓度增加,抑制效应加重。在 20%的 PEG-6000 模拟干旱胁迫下,彩叶草枝叶明显萎蔫(图 1)。

5%~20%的 PEG-6000 模拟干旱胁迫,鲜质量比对照降低了 22.13%~63.68%,且差异极显著。5%的 PEG-6000 胁迫,干质量比对照下降了 5.60%,差异极不显著;10%~20%的 PEG-6000 胁迫,比对照降低了 7.57%~28.03%,差异极显著(图 2:A)。在模拟干旱胁迫下,含水量和水势分别比相应对照下降了 1.08%~5.63%和 25.88%~158.24%;PEG-6000 为 5%处理,两者与相应对照相比,差异均极不显著;PEG-6000 为 10%~20%处理,两者均极显著低于相应对照(图 2:B)。

2.2 根系脱氢酶活性和硝酸还原酶(NR)活性

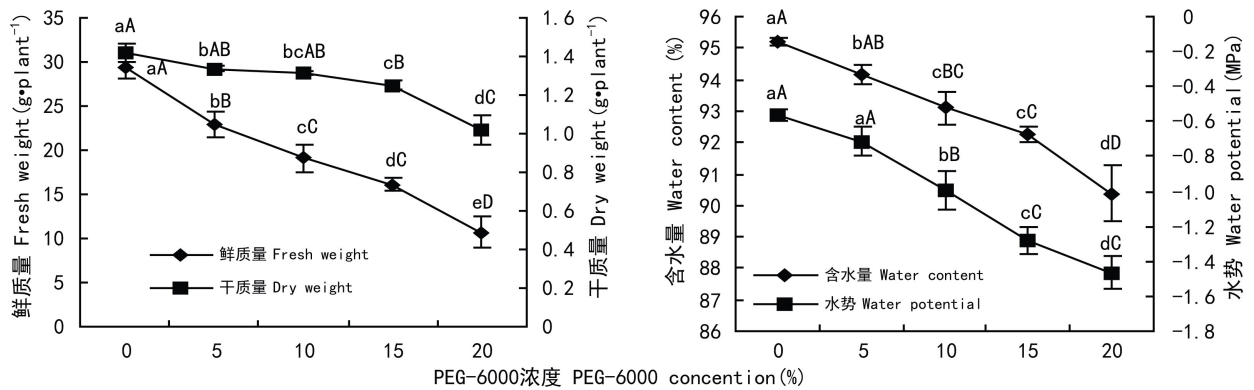
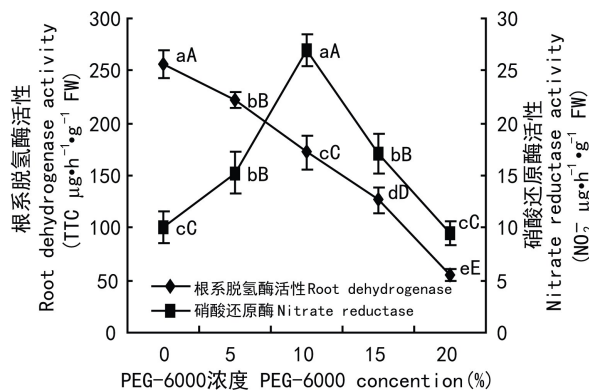
PEG-6000 为 5%~20%胁迫,根系脱氢酶活性与对照相比下降了 13.46%~78.37%,且差异极显著。在模拟干旱胁迫下,NR 活性呈先上升后下降趋势。PEG-6000 为 5%~10%胁迫,其活性比对照上升了 51.61%~167.74%,且差异极显著;PEG-6000 为 15%处理,其活性高于对照的 69.89%,差异极显著,但低于 PEG-6000 为 10%处理的 36.55%;PEG-6000 为 20%处理,其活性比对照降低了 6.24%,差异极不显著(图 3)。

2.3 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、NO₃⁻、可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖和游离氨基酸含量

与对照相比,模拟干旱胁迫下 K⁺、Na⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 含量下降幅度分别为 19.84%~37.74%,11.77%~37.90%,17.21%~34.43%和 3.72%~16.62%。PEG-6000 为 5%~20%胁迫,K⁺、Na⁺、Ca²⁺ 含量均极显著低于对照。PEG-6000 为 5%~15%胁迫,与对照比 Mg²⁺ 含量差异极不显著;PEG-6000 为 20%胁迫,Mg²⁺ 含量极显著低于对照(图 4:A,B)。在模拟干旱胁迫下,NO₃⁻ 含量呈先下降



图 1 PEG-6000 模拟干旱胁迫 15 d 的彩叶草植株

Fig. 1 *Coleus blumei* plants under simulated drought stress by PEG-6000 for 15 d图 2 模拟干旱胁迫下彩叶草单株鲜质量、单株干质量、含水量和水势的变化 同一曲线上的不同小写和大写字母表示在 $P < 0.05$ 或在 $P < 0.01$ 水平上处理之间差异显著,下同。Fig. 2 Changes in single plant fresh weight, single plant dry weight, water content and water potential of *Coleus blumei* under stimulated drought stress A curve with different small and capital letters mean significant differences among the treatments at $P < 0.05$ or $P < 0.01$, respectively, the same below.图 3 模拟干旱胁迫下根系脱氢酶活性和 NR 活性的变化
Fig. 3 Changes in the activities of root dehydrogenase and nitrate reductase under stimulated drought stress

后上升趋势;PEG-6000 为 5%~10%胁迫,其含量比对照下降了 51.00%~61.49%,且差异极显著;PEG-6000 为 15%~20%胁迫的含量极显著地高于 5%~10%胁迫,但仍极显著低于对照,分别为对照的 80.00%~84.04%,且 15%和 20%的 PEG-6000 胁迫之间,差异极不显著(图 4:C)。

PEG-6000 为 5%~10%处理,可溶性蛋白和可溶性糖含量分别比相应对照增加了 40.04%~58.66%和 170.72%~205.12%;与 PEG-6000 为 10%处理相比,PEG-6000 为 15%~20%处理,两者含量均呈下降趋势,但高于相应对照的 27.12%~9.71%和 202.41%~152.57%。在 5%~20%的 PEG-6000 胁迫下,脯氨酸和游离氨基酸含量均呈上升趋势,与相应对照相比,分别增加了 0.15 倍~

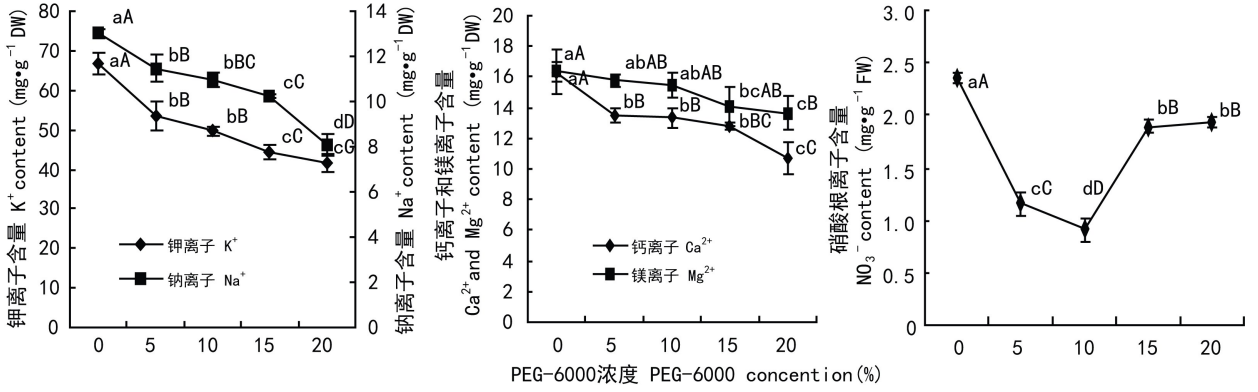


图4 模拟干旱胁迫下 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 NO_3^- 含量的变化

Fig. 4 Changes in the contents of K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} and NO_3^- under stimulated drought stress

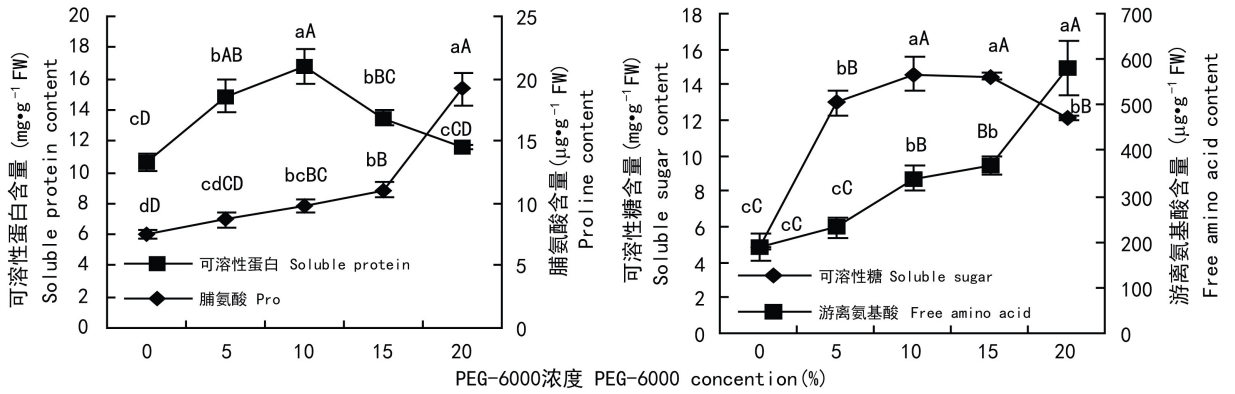


图5 模拟干旱胁迫下游离氨基酸、可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的变化

Fig. 5 Changes in the contents of free amino acid, soluble sugar, soluble protein and proline under stimulated drought stress

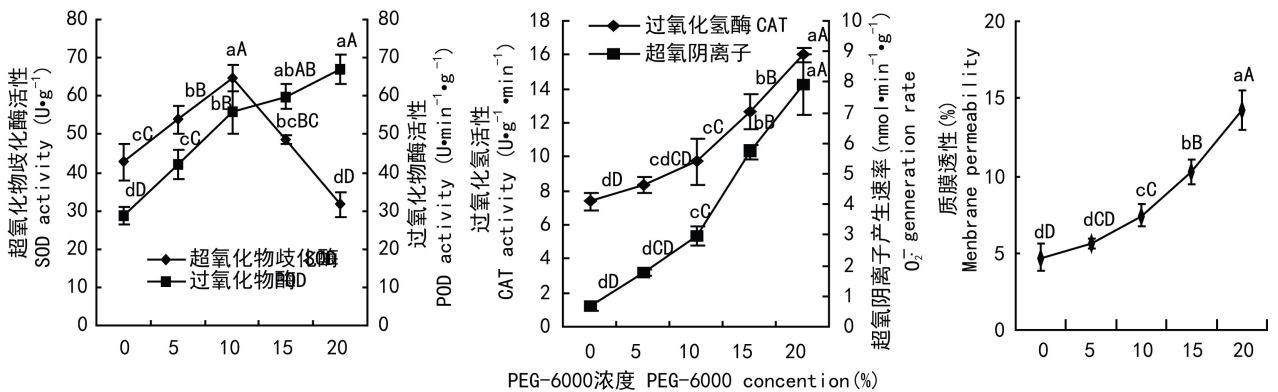


图6 模拟干旱胁迫对彩叶草抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT)、 $O_2\cdot^-$ 产生速率、质膜透性的影响

Fig. 6 Effects of stimulated drought stress on activity SOD, POD activity, CAT activity, $O_2\cdot^-$ generation rate and membrane permeability of *Coleus blumei*

1.56倍和0.22倍~2.07倍。5%的PEG-6000处理,脯氨酸和游离氨基酸含量与相应对照相比,差异极不显著;10%~20%的PEG-6000为处理,其含量与相应对照相比,差异极显著(图5:A,B)。

2.4 抗氧化能力

植物对逆境不同抵抗能力常与体内抗氧化酶活性水平有关(赵栋等,2010)。在模拟干旱胁迫下,SOD活性呈先上升后下降趋势;PEG-6000为

5%~10%处理,其活性比对照增加了 26.00%~51.54%,差异极显著;PEG-6000 为 15%处理,其活性比对照增加了 13.92%,差异极显著,但低于PEG-6000 为 5%~10%处理;而 PEG-6000 为 20%处理,其活性则比对照下降了 25.72%,差异极显著。PEG-6000 为 5%~20%胁迫,POD 活性比对照增加了 47.38%~133.88%,差异极显著(图 6:A)。PEG-6000 为 5%~20%胁迫,CAT 活性和质膜透性比相应对照分别增加了 12.91%~116.63%和 18.58%~204.04%;PEG-6000 为 5%处理,CAT 活性和质膜透性与相应对照相比,差异极不显著;PEG-6000 为 10%~20%处理,则均极显著高于相应对照(图 6:B,C)。PEG-6000 为 5%~10%胁迫, $O_2^{\cdot-}$ 产生速率比对照增加了 1.57 倍~3.32 倍;PEG-6000 为 5%处理, $O_2^{\cdot-}$ 产生速率与对照增加相比,差异极不显著;PEG-6000 为 15%~20%处理, $O_2^{\cdot-}$ 产生速率比对照增加了 7.28 倍~10.48 倍,差异极显著(图 6:B)。

3 讨论

在模拟干旱胁迫下,彩叶草鲜质量、干质量、含水量、水势均下降,显示干旱胁迫对其生长有抑制作用并引起渗透胁迫,且随着 PEG-6000 浓度增加,其生长受抑制和渗透胁迫程度加重。PEG-6000 为 5%~15%胁迫,其生长虽然受抑制,但仍保持枝叶挺立,其色彩变化不明显;由于其生长适宜温度为 15~30 °C(周满红等,2011),在温暖季节其生长速度较快,易造成枝叶过于茂盛,因此,可以适度控制浇水,起抑制其快速生长作用,从而达到节水目的。而 PEG-6000 为 20%胁迫,生长严重受抑制,且枝叶不挺立,出现萎蔫现象,其观赏品质急剧下降。

根系主要作用是吸收水分和无机营养,其中主动吸收这两类物质能力与其呼吸作用有关的根系脱氢酶活性密切相关(王学奎,2006)。彩叶草在模拟干旱胁迫下根系脱氢酶活性下降,表明模拟干旱胁迫抑制了根系呼吸作用,故也抑制了根系主动吸收水分和无机营养的能力,这从模拟干旱胁迫下彩叶草含水量和无机离子如 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量的下降加以验证。植物体内的硝酸还原酶(NR)催化 NO_3^- 还原成 NO_2^- 的反应,是 NO_3^- 还原的第一个重要的调节酶和限速酶,可反映对 NO_3^- 的利用能力(Deckard *et al.*,1973;张智猛等,2011)。在模

拟干旱胁迫下,彩叶草 NR 活性呈先上升后下降趋势,表明 PEG-6000 为 5%~10%处理,增强对 NO_3^- 的还原利用,是对轻度干旱的积极适应;PEG-6000 为 15%~20%处理,对 NO_3^- 的还原利用能力下降,引起 NO_3^- 的积累,而这与在模拟干旱胁迫下 NO_3^- 含量的变化是一致的。

渗透调节指植物生长在渗透胁迫条件下,其细胞在渗透上有活性和无毒害作用的小分子物质的主动净增长过程。有研究表明通过渗透调节物质调节渗透压是植物在逆境初期缓减胁迫压力的一种重要途径(Yang *et al.*,2005)。本试验中,在模拟干旱胁迫下, Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量均呈下降趋势,脯氨酸和游离氨基酸含量呈增加趋势,可溶性蛋白和可溶性糖含量呈先增加后减小趋势,但均高于对照,说明彩叶草不通过积累 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} ,而是通过积累有机小分子物质如脯氨酸、游离氨基酸、可溶性蛋白和可溶性糖进行渗透调节,这和刘爱荣等(2012)在研究模拟干旱下佛甲草(*Sedum lineare*)不积累无机离子而积累有机小分子物质进行渗透调节的试验结果是一致的;本试验结果还显示,重度干旱胁迫对其可溶性蛋白和可溶性糖积累能力有一定的抑制作用。另从这 4 种有机小分子物质积累量比较,可溶性蛋白和可溶性糖积累量高于游离氨基酸和脯氨酸积累量 1~2 数量级,说明前两者在降低渗透势的作用大于后两者。赵可夫等(1999)认为在渗透调节中积累有机小分子的能耗远大于积累无机离子的能耗,因此彩叶草在抵抗干旱胁迫中能耗较大,致使其生长受抑制。

当植物在受到干旱胁迫时,机体会利用多种机制来抵御干旱侵袭(李州等,2013),其中增强抗氧化系统也是适应干旱逆境的重要机制之一,为了保护自身免受 ROS 的伤害,形成了 ROS 清除系统来清除氧自由基(Asada,2006)。崔秀妹等(2012)研究认为当受到逆境胁迫时,植物体内 ROS 产生与清除机制失衡,造成细胞中活性氧迅速积累,对膜脂、蛋白质和其它细胞组分造成伤害,严重导致细胞死亡。本研究中,在 PEG-6000 为 5%~10%处理,SOD、POD、CAT 均呈上升趋势,说明轻度干旱胁迫,增强 3 种抗氧化酶活性,并增强 ROS 的清除,但清除能力有限,产生了少量 ROS 积累和引起轻度膜质伤害,这可从 $O_2^{\cdot-}$ 产生速率和质膜透性的增加得以证实,因而氧化伤害导致其生长的抑制效应也较轻。PEG-6000 为 15%~20%处理,SOD 活性呈下降趋

势,POD、CAT活性均呈上升趋势,表明重度干旱胁迫,SOD、POD、CAT不能协同作用共同清除ROS,因此氧化伤害加剧,这与 O_2^- 产生速率和质膜透性的继续增加是一致的,对生长的抑制效应也因此加重。贾学静等(2013)研究了随模拟干旱PEG-6000浓度增加,金心吊兰(*Chlorophytum capense*)叶片 O_2^- 产生速率、SOD和POD活性呈上升趋势,可能原因是在干旱胁迫下,不同植物和不同胁迫强度抗氧化酶系统的活性表现也不尽相同。

总之,轻度模拟干旱引起彩叶草根系活力轻度下降,根系主动吸收无机离子能力虽然下降,而利用 NO_3^- 能力增强,并积累脯氨酸、可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸等有机小分子物质进行渗透调节,且增强3种抗氧化酶活性,氧化伤害程度轻,其生长受抑制和水分亏缺程度也较轻,观赏品质几乎不受影响。重度模拟干旱导致根系活力进一步下降,利用 NO_3^- 能力减弱,但仍可积累脯氨酸、可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸等有机小分子物质进行渗透调节,然而清除 O_2^- 的关键酶SOD活性下降,抗氧化酶系统中的POD和CAT活性虽然增强,而 O_2^- 产生速率仍进一步加快,氧化伤害加重,故对其生长的抑制作用和水分亏缺加重,其观赏品质也急剧下降。

参考文献:

- Asada K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplast and their functions[J]. *Plant Physiol*, **141**(2): 2391-2396
- Buchanan BB, Gruissem W, Jones RL. 2004. Biochemistry & Molecular Biology of Plants[M]// Bay EA, Bailey-Serres E, Weretilnyk E. Responses of plant to abiotic stress. Beijing: Science Press: 956-965
- Chou H, Park JO. 2000. Mercury-induced oxidative stress in tomato seedlings[J]. *Plant Sci Ed*, **156**(1): 1-9
- Cui XM(崔秀妹), Liu XB(刘信宝), Li ZH(李志华), et al. 2012. Effects of salicylic acid on growth and photosynthetic characteristic of *Melilotoides ruthenica* in branching stage under different water stress(不同水分胁迫下水杨酸对分枝期扁蓿豆生长及光合生理的影响)[J]. *Acta Patacul Sin* (草业学报), **21**(6): 82-93
- Deckard EL, Lambert RJ. 1973. Nitrate reductase activity in corn leaves as related to yields of grain protein[J]. *Crop Sci*, **13**(4): 343-350
- Guo SX(郭绍霞), Ma Y(马颖), Li M(李敏). 2009. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic characteristics of *Coleus blumei* (丛枝菌根真菌对彩叶草耐寒性的影响)[J]. *J Qingdao Agricul Univ: Nat Sci Ed* (青岛农业大学学报·自然科学版), **26**(3): 174-176
- Hao WF(郝文芳), Zhao J(赵洁), Cai CH(蔡彩虹), et al. 2013. Dynamic response of antioxidant enzymes and osmotic adjustment substances to drought and enhanced UV-B radiation in three *Lespedeza*s (3种胡枝子抗氧化酶和渗透调节物质对干旱和增强UV-B辐射的动态响应)[J]. *Acta Sci Circum* (环境科学学报), **33**(8): 2349-2358
- Jia XJ(贾学静), Dong LH(董立花), Ding CB(丁春邦), et al. 2013. Effects of drought stress on reactive oxygen species and their scavenging systems in *Chlorophytum capense* var. *mediopictum* leaf(干旱胁迫对金心吊兰叶片活性氧及其清除系统的影响)[J]. *Acta Patacul Sin* (草业学报), **22**(5): 248-255
- Li Z(李州), Peng Y(彭燕), Su XY(苏星源). 2013. Physiological responses of white clover by different leaf types associated with anti-oxidative enzyme protection and osmotic adjustment under drought stress(不同叶型白三叶抗氧化保护及渗透调节生理对干旱胁迫的响应)[J]. *Acta Patacul Sin* (草业学报), **22**(2): 257-263
- Li ZG(李忠光), Gong M(龚明). 2005. Improvement of measurement method for superoxide anion radical in plant(植物中超氧阴离子自由基测定方法的改进)[J]. *Acta Bot Yunnan* (云南植物研究), **27**(2): 211-216
- Liu AR(刘爱荣), Zhang YB(张远兵), Tan ZJ(谭志静), et al. 2012. Effect of drought stress with PEG-6000 on growth and osmotic of *Sedum lineare* Thunb(模拟干旱对佛甲草生长和渗透调节物质积累的影响)[J]. *Acta Patacul Sin* (草业学报), **21**(3): 156-162
- Liu AR(刘爱荣), Zhang YB(张远兵), Zhong ZH(钟泽华), et al. 2013. Effects of salt stress on the growth and osmotic accumulation of *Coleus blumei* (盐胁迫对彩叶草生长和渗透调节物质积累的影响)[J]. *Acta Patacul Sin* (草业学报), **22**(2): 211-218
- Liu W(刘文), Gong J(巩健), Zhang CR(张承仁), et al. 2011. Effects of UV-B radiation and drought on physiology and antioxidant enzyme in transgenic rice(紫外和干旱胁迫对转基因水稻生理和抗氧化酶的影响)[J]. *Seed* (种子), **30**(9): 14-17
- Liu XC(刘昕岑), Fan GS(樊国盛). 2010. The development present situation and prospect of the construction of a conservation oriented garden in China(我国节约型园林建设的发展现状及展望)[J]. *Chin Sci & Technol* (中国科技纵横), **23**: 85-86
- Morgan JM. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, **35**: 299-319
- Wang XK(王学奎). 2006. The Experimental Principle and Technology of Plant Physiology and Biochemistry (植物生理生化实验原理和技术)[M]. 2版(2nd Ed). Beijing(北京): High Education Press(高等教育出版社)
- Wu ZJ(吴中军), Zhao YT(赵亚特). 2009. Effect of low temperature stress on physiological and biochemical characteristics of *Coleus blumei* seedlings(低温胁迫对彩叶草幼苗生理生化特性的影响)[J]. *J Southwest Univ: Nat Sci Ed* (西南大学学报·自然科学版), **31**(2): 132-135
- Xu QZ, Huang BR. 2004. Antioxidant metabolism associated with summer leaf senescence and turf quality decline for creeping bentgrass[J]. *Crop Sci*, **44**(2): 553-560
- Yang Y, Yao Y, Xu G, et al. 2005. Growth and physiological responses to drought and elevated ultraviolet-B in two contrasting populations of *Hip-pophae rhamnoides*[J]. *Physiol Plant*, **124**(4): 431-440