

土壤干旱对黄土高原乡土树种水分代谢与渗透调节物质的影响^x

王海珍^{1,2}, 梁宗锁^{1,2}, 韩蕊莲¹, 韩路²

(1 中国科学院、水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西杨陵 712100;

2 塔里木大学 植物科技学院, 新疆阿拉尔 843300)

摘要: 以黄土高原 4 个乡土树种的幼苗为试验材料, 采用盆栽方式模拟土壤干旱环境, 研究土壤干旱对不同树种水分代谢与渗透调节物质的影响。结果表明, 大叶细裂槭、虎榛子叶水势、叶片含水量下降迅速, 叶片离体保水能力降幅明显; 白刺花、辽东栎则表现为叶水势、叶片含水量缓慢下降, 组织相对含水量在中度胁迫下略有上升。白刺花在不同水分处理条件下离体叶片保水力明显高于其它树种。4 个树种可溶性糖含量随土壤干旱程度加剧明显增加, 可溶性蛋白质含量在树种之间变化较为复杂, 无明显规律性。 K^+ 离子含量和游离脯氨酸含量在中度水分胁迫下均有不同程度升高。白刺花在土壤干旱进程中, 可溶性蛋白质含量、 K^+ 离子含量和游离脯氨酸含量均明显高于其它树种。综合水分代谢和渗透调节物质来看, 水分胁迫条件下, 白刺花以保持高水势、减少组织水分散失和增加渗透调节物质来提高细胞原生质浓度, 增强其抗旱性。

关键词: 乡土树种; 水分代谢; 渗透调节; 抗旱性

中图分类号: Q945.17 文献标识码: A

Effect of soil water stress on water metabolism and osmotic adjustment substance of native tree species of Loess Plateau

WANG Hai-zhen^{1,2}, LIANG Zong-suo^{1*}, HAN Rui-lian¹, HAN Lu²

(1 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resources, College of Life Science, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Institute of Plants Science and Technology of Tarim Agriculture Reclamation University, Alar, Xingjiang 843300, China)

Abstract: Using four local species of Loess Plateau as experiment materials and pot culture experiments simulating different soil water status, this paper mainly deals with effect of soil water stress on water metabolism and osmotic adjustment substance of different tree species of Loess Plateau. The results showed that leaf water potential, water content and leaf water retention capability of *Acer stenoobum* Rehd. var. *megalophyllum* and *Ostryopsis davidiana* descended rapidly. Leaf water potential and water content of *Sophora viciifolia* and *Quercus liaotungensis* descending slowly. Leaf water retention capability of *Sophora viciifolia* surpassed significantly others tree species under different soil water stress. Soluble sugar content of four materials increased obviously with soil water stress ascending and soluble protein content among four species had no obvious regular. K^+ content and Pro increased under media water stress. During

^x 收稿日期: 2003-10-14; 修改稿收到日期: 2004-03-26

基金项目: 中国科学院西部之光人才基金项目; 知识创新项目(KZCX01-6)

作者简介: 王海珍(1971-), 女, 汉族, 硕士, 讲师, 主要研究植物水分生理生态。

* 通讯联系人。Correspondence to: LIANG Zong-suo, E-mail: Liangz819@163.net

soil drought stress, soluble protein content, K^+ content and Pro of *Sophora viciifolia* surpassed obviously others tree species. According to water metabolism and osmotic adjustment substance, *Sophora viciifolia* has fine drought capability.

Key words: native tree species; water metabolism; osmotic adjustment; drought

干旱半干旱区树木经常遭受各种自然逆境的胁迫,而水分胁迫在众多自然逆境中位居首位,其它种类的环境胁迫都是首先通过水分胁迫造成细胞膜系统状态发生改变而触发一系列水分伤害反应的,因而水分胁迫严重限制林木的正常生长发育。研究表明,水分胁迫在多种水平上干扰树木生理活动的正常进行以及不同的生理过程对水分胁迫的响应和适应程度^[1],而植物种的特性是决定水分利用的重要因素,树种的变化会引起生态环境中水分消耗的改变^[2,3]。因此,在黄土高原区造林树种的选择尤为重要,因为它直接关系到造林的成败,水土保持效益以及林业可持续发展等重大问题。要选择出适应的树种就必须对所选树种的水分关系进行深入研究,了解其生物学特性及抗旱适应性,才能找到适应性广、水土保持效益好的树种,满足在黄土高原多样而复杂的生境条件下建立复合植被及树种多样性的要求。本研究以黄土高原常见的4个乡土树种为材料,研究其不同土壤水分条件下水分代谢与渗透调节物质的变化,探讨其适应干旱环境的机理,为黄土高原造林树种的选择提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料选用黄土高原常见的4个乡土树种:辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、大叶细裂槭(*Acer stenolobum* Rehd. var. *megalophyllum*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、白刺花(狼牙刺 *Sophora viciifolia*)天然实生幼苗(采自陕西省安塞县安塞水土保持试验站),平均株高、地径分别为52.4 cm, 0.82 cm; 26.2 cm, 0.74 cm; 29.4 cm, 0.52 cm; 23.6 cm, 0.57 cm。

1.2 试验方法

2002年3月27日,选择大小基本一致的苗木于植入高27 cm,上口直径35 cm,下口径22 cm的塑料桶中,桶中均装过筛原状土14 kg,土壤为黑垆土,含水量10.75%,田间持水量26%。在桶栽条件下设置3个水分处理:适宜水分(70%~75%田间持水量)、中度干旱(50%~55%田间持水量)、重度干旱(40%~45%田间持水量),土壤含水量分别为18.2%~19.5%、13%~14.5%、10.4%~

11.7%。各处理重复3次,每桶3株。

盆栽桶放置于中国科学院水土保持研究所的可移动防雨棚下,晴天正常照光。栽植苗木后正常浇水使之正常萌芽,生长2个月左右,开始按试验设计进行水分处理,不浇水待土壤水分自然消耗至设定标准后,用称重法控制土壤含水量在设定范围内,并补充其水分消耗,准确记录加水量。

1.3 测定指标

在干旱胁迫一个月时进行以下各指标的测定,重复3次

(1) 叶水势 定期于9:00~10:00采中上部功能叶,用小液流法测定叶水势。

(2) 叶片组织含水量 烘干称重法测定。

(3) 相对含水量(RWC)和水分饱和亏(WSD) 水饱和法测定。

(4) 叶片持水力 取功能叶在离体条件下悬挂于室内,自然缓慢脱水,间隔24h称重,将叶片烘干,称取干重,以脱水时间对叶片含水量作图。

(5) 可溶性蛋白质 考马斯亮蓝G-250染色法,参照^[4]

(6) 可溶性糖 蒽酮比色法测定^[4]。

(7) 游离脯氨酸 磺基水杨酸提取,茚三酮显色法测定^[4]。

(8) K^+ 含量 火焰光度计法测定。

2 结果与分析

2.1 土壤干旱对各树种叶水势的影响

植物叶水势代表植物水分运动的能量水平,反映了植物组织水分状况,它是衡量植物抗旱的一个重要生理指标^[5]。从图1可见,不同土壤水分处理对4个树种叶水势存在明显的影响。4个树种叶水势随土壤水分降低而下降,大叶细裂槭、虎榛子的叶水势较白刺花、辽东栎叶水势下降幅度大。在适宜水分下四个树种叶水势有明显差异。中度和重度干旱胁迫下,大叶细裂槭、虎榛子的叶水势与白刺花差异显著,而白刺花与辽东栎间差异不显著。随土壤干旱加剧,大叶细裂槭与虎榛子的叶水势下降较快,白刺花与辽东栎则仍能保持相对较高的叶水势,表现出对干旱具有较强的适应能力,抗旱性强。

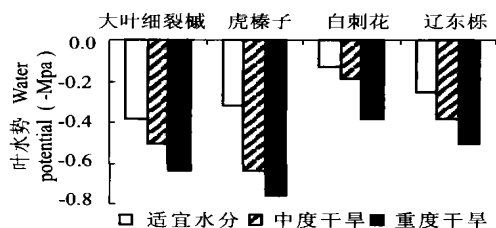


图1 各树种叶水势的变化

Fig. 1 Changes of water potential of tree species

2.2 土壤干旱对4个树种叶片含水量的影响

土壤干旱条件下植物叶片含水量的高低可以反映其在水分胁迫下叶片保水能力的强弱。由图2可以看出,4个树种叶片含水量均表现为适宜水分下高于中度及重度干旱胁迫下。大叶细裂槭在整个水分胁迫过程中,叶片含水量略高于辽东栎,但低于白刺花。白刺花在不同水分处理中叶片含水量始终处于最高,反映其叶片具有很强的保水力,即使在重度水分亏缺下仍能保持较高的水分含量。虎榛子则相反,叶含水量始终处于最低值,严重干旱下叶含水量降低到50%以下,说明虎榛子的叶片含水量对土壤水分的变化较敏感,其叶片的保水力较差。

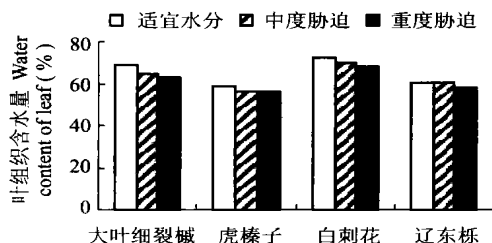


图2 各树种叶组织含水量的变化

Fig. 2 Changes of water content of tree species

2.3 土壤干旱对4个树种叶片相对含水量和水分饱和和的影响

植物组织相对含水量(RWC)、水分饱和和(WSD)是反映植物水分状况,研究植物水分关系的重要指标。由图3和图4可以看出,各树种叶片相对含水量和水分饱和和在不同土壤水分条件下的变化不同。不同干旱胁迫下,虎榛子、白刺花的RWC差异不大。大叶细裂槭的RWC在处理间相对差异较大,基本上呈“漏斗”形。虎榛子叶片RWC在不同处理中均较高,由于在干旱胁迫下叶片表面蜡质化,它的饱和鲜重增加少,因而RWC反而比适宜水分下的高,虎榛子的叶片RWC最高、水分饱和和最小,是由于其在干旱环境下叶片大量失水、表皮角质

化、蜡质化,叶片耐旱性增强。

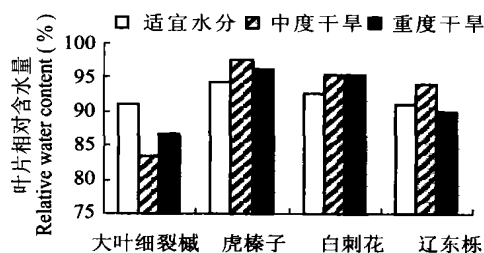


图3 各树种叶片相对含水量的变化

Fig. 3 Changes of relative water content of tree species

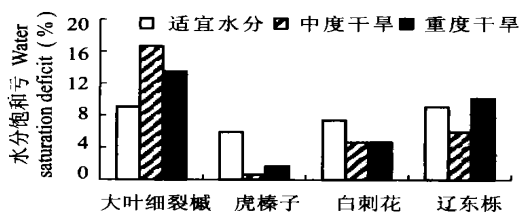


图4 各树种叶片水分饱和和的变化

Fig. 4 Changes of water saturation deficit of tree species

2.4 土壤干旱对各树种离体叶片保水力的影响

从图5可以看出,不同树种在不同土壤水分条件下,离体叶片的持水力不同。适宜水分下,大叶细裂槭离体叶片保水力最强,其次为白刺花。中度干旱和重度干旱下,白刺花离体叶片的保水率明显高于其它树种;而大叶细裂槭在干旱胁迫下它的叶片保水力迅速下降。辽东栎和虎榛子离体叶片保水力居中,辽东栎和虎榛子随土壤水分减少,叶片保水力逐渐增强。从叶片持水力来看,白刺花的抗旱性最强,辽东栎次之。

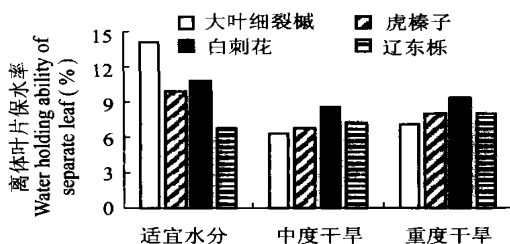


图5 各树种离体叶片保水力的变化

Fig. 5 Changes of water holding ability of separate

leaves of tree species <http://www.cnki.net>

2.5 土壤干旱对4个树种可溶性糖含量的影响

作为有机渗透调节物质的可溶性糖主要有蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖等,在干旱逆境下随干旱时间的延长和胁迫程度加大其含量增加。可溶性糖的积累在细胞的渗透调节中具有双重作用:一方面可以降低细胞的渗透势以维持细胞的膨压,防止细胞内大量的被动脱水^[6];另一方面可溶性糖的过量积累通常会对光合作用产生反馈抑制。由图6(8月9日测定)可见,4个树种在土壤水分减少时叶片可溶性糖含量均增加,其中虎榛子在中度干旱下含量最高,是适宜水分下的2倍,在重度干旱下又有所下降,但仍然是适宜水分下的1.93倍。土壤干旱引起叶片可溶性糖增加最多的是白刺花,中度和重度干旱下其含量分别是适宜水分下的3.09、3.78倍。辽东栎在中度和重度干旱下可溶性糖含量差异不大,为适宜水分下的2.6倍左右。大叶细裂槭随土壤水分的减少可溶性糖含量分别增加1.3、1.5倍。

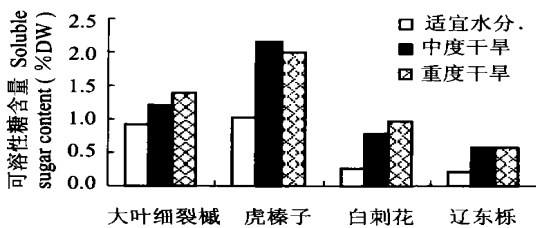


图6 各树种可溶性糖含量的变化

Fig. 6 Changes of soluble sugar content of tree species

2.6 土壤干旱对4个树种可溶性蛋白质含量的影响

可溶性蛋白质具有较强的亲水胶体性质,可影响细胞的保水力^[7]。从图7可见,在土壤干旱下不同树种叶片可溶性蛋白质含量变化不同。白刺花随土壤水分含量减少,可溶性蛋白质含量降低,而虎榛子变化趋势正相反。大叶细裂槭在中度干旱下可溶性蛋白质含量降低,在重度干旱下则升高,而辽东栎变化趋势与之相反,在中度干旱下升高,在重度干旱下降低,变化幅度很大,中度干旱下可溶性蛋白质含量分别是适宜水分和重度干旱下的3.61、1.85倍,其蛋白质含量对水分变化较敏感;而虎榛子的变化幅度非常小,蛋白质含量较稳定。白刺花可溶性蛋白质含量随土壤水分干旱程度加剧呈降低趋势。此结果与孙国荣^[8]、阎秀峰^[9]研究树苗在干旱胁迫下可

溶性蛋白质含量变化趋势一致。说明干旱胁迫下,蛋白质的合成受阻、或蛋白质分解加速,导致其含量下降。

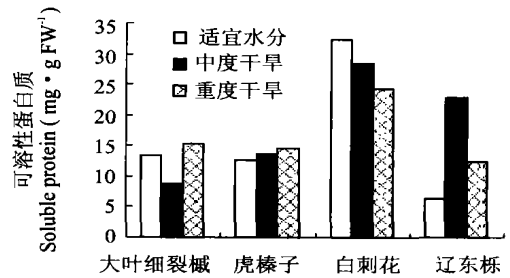


图7 叶片可溶性蛋白质含量的变化

Fig. 7 Changes of soluble protein of leaves

2.7 土壤干旱对4个树种K⁺含量的影响

研究表明, K⁺ 是高等植物在逆境条件下的渗透调节物质^[9]。K⁺ 与气孔调控有关,主要参与调节保卫细胞的渗透势。K⁺ 是渗透调节物质中一种重要的无机离子,在水分胁迫时含量增加^[10,11]。不同树种在不同土壤水分条件下 K⁺ 含量变化不同(见图8)。随干旱胁迫加剧,大叶细裂槭叶片 K⁺ 先升高后下降,在严重干旱下 K⁺ 含量较适宜水分低 38.82%;虎榛子随干旱胁迫加剧,叶片 K⁺ 含量下降缓慢,重度干旱下的 K⁺ 含量比适宜水分低 11.1%。白刺花和辽东栎叶片 K⁺ 的含量总体呈上升趋势,重度干旱下高于适宜水分,分别高出 8.42%、9.33%。4个树种中白刺花 K⁺ 含量较高,说明其调节气孔的能力强,抗旱性较强。

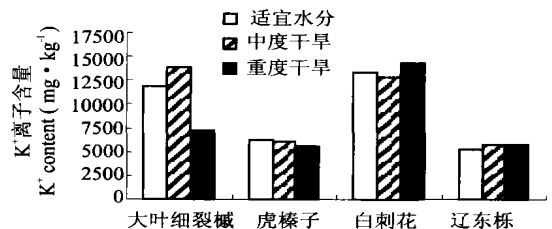


图8 各树种 K⁺ 含量的变化

Fig. 8 Changes of K⁺ content of tree species

2.8 土壤干旱对4个树种游离脯氨酸含量的影响

测定结果表明(图9),4个树种在不同水分处理下脯氨酸含量变化明显不同。总体来看,随干旱胁迫加剧,4个树种游离脯氨酸含量呈先上升后下降的趋势,中度干旱胁迫下游离脯氨酸含量均明显高于

适宜水分。游离脯氨酸含量以白刺花上升的幅度最大,虎榛子上升的幅度最小。重度干旱胁迫下仅虎榛子游离脯氨酸含量高于适宜水分 18.5%,其它树种均下降。白刺花在不同水分胁迫下游离脯氨酸含量均最高。

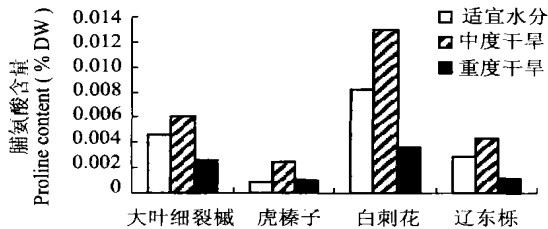


图 9 各树种游离脯氨酸含量的变化

Fig. 9 Changes of proline content of tree species

3 讨论

在土壤干旱胁迫进程中,黄土高原四个乡土树种水分代谢发生了明显的变化。大叶细裂槭、虎榛子、叶水势、叶片含水量下降迅速,相对含水量变幅不大,叶片离体保水力降低明显。说明两树种适应黄土高原低水多变环境的生理生态机制主要是降低组织水势,保持组织含水量相对稳定,增强组织保水力,减少水分散失。白刺花、辽东栎则表现叶水势、叶片含水量缓慢下降,组织相对含水量在中度干旱胁迫下略有上升。辽东栎离体叶片保水力随土壤干旱加剧呈上升趋势,白刺花在不同水分处理条件下离体叶片保水力明显高于其它树种。反映两树种适应黄土高原低水多变环境的生理生态机制主要以高水势下维持细胞吸水和正常水分代谢,增强叶片持水能力,增加组织含水量。

植物忍耐水分胁迫在很大程度上依赖于它们通过溶质积累以保持细胞膨压的渗透调节能力,从而保证其相对稳定生长^[13]。适宜水分下可溶性糖积累是其形成渗透调节能力的主要溶质分子。黄土高原乡土树种随土壤水分亏缺加剧,可溶性糖含量呈上升趋势,中度和重度干旱胁迫下显著高于适宜水分。

白刺花在水分胁迫下可溶性糖含量增加极其显著,平均是适宜水分下的 3.44 倍。接合水势看,适度水分胁迫使叶水势缓慢降低,可使苗木叶片中积累更多的可溶性糖,在水势降低同时使渗透势降低,以维持植株正常生长所需的膨压^[14]。随土壤干旱加剧各树种可溶性蛋白质含量变化无明显规律,较为复杂。白刺花呈下降趋势,虎榛子呈上升趋势、大叶细裂槭和辽东栎分别在重度和中度胁迫下有所上升。研究表明,可溶性蛋白质可以作为一种有机渗透调节物质在水分胁迫时起保护作用。在水分胁迫条件下,在蛋白质含量变化的同时,往往也伴随着蛋白质组分的变化,这种质变的作用很可能在抗旱过程中起着更大的作用^[7]。以上分析说明,蛋白质含量的变化非常复杂,随干旱胁迫的程度、时间以及植物种类的不同而不同,蛋白质的功能多,特别是作为酶的蛋白质,其结构和活性对土壤水分变化敏感。蛋白质既可作为结构物质,也可以作为亲水性胶体在渗透调节中起作用。不同的树种可能有所不同,在不同干旱胁迫下变化也不同,但其含量变化幅度不失为判断树种对水分亏缺敏感程度的指标之一。四个树种 K^+ 含量在不同水分亏缺下变化不同。大叶细裂槭和辽东栎分别在中度和重度干旱胁迫下明显增高,白刺花 K^+ 含量在各处理中均显著高于其它树种。表明干旱条件下其叶细胞仍具有较强的代谢调节能力,增加 K^+ 浓度可起到抗脱水作用。此外,不同的树种在不同的土壤水分条件下, K^+ 含量的变化不同,与干旱胁迫的时间及胁迫强度大小有关,还与树种本身的抗旱性有关,不同树种在干旱胁迫时参与渗透调节的离子种类可能不同,这还有待进一步的研究证实。随干旱胁迫加剧四个乡土树种游离脯氨酸呈先上升后下降的趋势,中度胁迫下游离脯氨酸含量均明显高于适宜水分。说明干旱逆境下,树种游离脯氨酸含量的增加能提高原生质的亲水性,有助于细胞组织持水和防止脱水能力^[15],增强其抗旱性;同时游离脯氨酸含量的增加也可能是干旱胁迫造成的伤害反应之一。

参考文献:

- [1] YE J SH(叶金山), WANG Z R(王章荣). Changes in some important physiological characters of the hybrid tulip tree and parents under water stress[J]. Scientia Silvae Sinicae(in Chinese)(林业科学), 2002, 38(3), 20-26(in Chinese).

- [2] HAN R L(韩蕊莲), LIANG Z S(梁宗锁). Water consumption characteristics of adaptable seedling in Loess Plateau[J]. Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报), 1994, 5(2): 210- 213(in Chinese).
- [3] LI H J(李洪建), WANG M B(王孟本), CAI B F(柴宝峰). A study on Physiology and ecology characteristics of water of *Populus beijingensis*[J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2000, 20(3): 417- 422(in Chinese).
- [4] GAO J F(高俊凤). Experiment technique of plant physiology[M]. World press, 1999.
- [5] RUAN CH J(阮成江), LI D Q(李代琼). Study on seabuckthorn stomatal conductance and environmental factors in the Loess hilly region [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica(西北植物学报), 2001, 21(6): 1 078- 1 084(in Chinese).
- [6] RANNY T G, BASSUK N L, WHITLOW T M. Osmotic adjustment and solute constitutes in leaves and roots of water stressed cherry (*Prunus*) trees [J]. Amer. Soc. Hort. Sci., 1991, 116(4): 684- 688.
- [7] SUN G R(孙国荣), ZHANG R(张睿), JIANG L F(姜丽芬), et al. Effect of drought stress on water metabolism and osmotic adjustment substance of *Betula platyphylla* seedling[J]. Bulletin of botanical research(植物研究), 2001, 21(3): 413- 415(in Chinese).
- [8] YAN X F(阎秀峰), LI J(李晶), ZU Y G(祖元刚), et al. Effect of drought stress on activity of cell defense enzymes and lipid peroxidation in leaves of *Pinus koraiensis* seedling[J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 1999, 19(6): 850- 854(in Chinese).
- [9] HELLEBUSO J A. Osmoregulation. Ann Rev plant physiol, 1976, 27: 485- 505.
- [10] LI D Q(李德全), ZOU Q(邹琦), CHENG B S(程炳嵩), et al. Osmotic adjustment substance and osmoregulation of different resistant-drought wheat cultivar under soil water stress[J]. Journal of plant physiology(植物生理学报), 1992, 18(1): 37- 44(in Chinese).
- [11] GAO A L(高爱丽), ZHAO X M(赵秀梅) QIN X(秦鑫), et al. Correlation of resistant drought and osmotic adjustment substance of wheat under water stress[J]. Bulletin of botanical research(植物研究), 1991, 11(1): 58- 63(in Chinese).
- [12] MA Z R(马宗仁). Study on free praline accumulation of *Elymus* and *E. sibiricus* under water stress[J]. Grassland of china(中国草地), 1991, (4): 12- 16(in Chinese).
- [13] WANG Z, QUEBEDEAUX B, STUTE G W. Osmotic adjustment : effect of water stress on carbohydrates in apple under water stress [J]. Aust. J. Plant physiol., 1995, 22: 747- 754.
- [14] LI T H(李天红), LI SH H(李绍华). Effect of water deficiency stress on components and contents of the No-structured carbohydrates in the Tissue-cultured Apple seedlings[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin(中国农学通报), 2002, 18(4): 35- 39(in Chinese).
- [15] WANG H CH(王洪春). Studying progress on plant resistance and cell membranes structure and function[J]. Plant physiology communications. (植物生理学通讯), 1985, (2): 60- 66(in Chinese).