

干旱胁迫及复水对香樟幼树生理特性及生长的影响

胡 义¹, 胡庭兴^{1*}, 陈 洪¹, 王 彬¹, 李 晗²

(1 四川农业大学 林学院, 四川雅安 625014; 2 四川农业大学 生态林业研究所, 成都 611130)

摘 要: 通过盆栽和持续干旱处理研究了轻度干旱(持续干旱 2~4 d)、中度干旱(持续干旱 6~8 d)和重度干旱胁迫(持续干旱 10~16 d)及复水对香樟(*Cinnamomum camphora*)幼树生理特性和生长的影响, 为香樟育苗、造林及合理的水分管理提供理论依据。结果显示: (1) 干旱胁迫下香樟幼树地径生长量(Z_d)和树高生长量(Z_h)受到了抑制; 轻度、中度干旱处理(土壤体积含水量从正常状态下降到 7%)下叶片相对含水量(LRWC)与对照差异不显著, 重度干旱处理(土壤体积含水量下降到 3%)下显著低于对照。(2) 轻度、中度干旱处理的超氧阴离子和过氧化氢含量与对照无显著差异, 重度干旱处理较对照显著上升。(3) 在活性氧酶促清除系统中, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性在轻度干旱时显著上升, 而过氧化氢酶(CAT)活性在重度干旱时才显著上升, 在复水 48 h 后 3 种酶活性均恢复到对照水平。(4) 在轻度、中度干旱处理中叶片丙二醛(MDA) 含量无显著变化, 而在重度干旱下显著升高, 且复水 48 h 后未见显著降低。(5) 在渗透调节物质中, 轻度干旱时可溶性蛋白(SP) 含量开始显著升高, 中度干旱时可溶性糖(SS) 含量显著升高, 重度干旱时脯氨酸(Pro) 含量显著上升; 复水 48 h 后 Pro 含量显著降低, 而可溶性蛋白和可溶性糖含量无显著变化。研究发现, 香樟幼树在轻度干旱胁迫下能通过自身抗氧化酶系统和渗透调节物质维持正常生长, 而在中度和重度干旱胁迫条件下, 其水分生理状况变差, 膜系统遭受伤害, 酶活性受到抑制, 最终导致其形态生长和地上部分生物量积累受限。

关键词: 香樟幼树; 干旱胁迫; 复水; 生理特性; 生长

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Physiological Properties and Growth of *Cinnamomum camphora* Saplings under Drought Stress and Rewatering

HU Yi¹, HU Tingxing^{1*}, CHEN Hong¹, WANG Bin¹, LI Han²

(1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China; 2 Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: A pot experiment was conducted to investigate the effects of continuously drought stress(stopped watering for 0 d, 2 d, 4 d, ... 16 d, respectively) and rewatering on the growth and physiological properties of *Cinnamomum camphora*. The results showed that: (1) The diameter increment(Z_d) and the height increment(Z_h) were both inhibited under drought stress, Leaf relative water content(LRWC) under mild and moderate drought(stopped watering for 2—8 d and soil volumetric water content(SWC) decreased to 7%) were not significantly lower than that in control(D_0), but significantly lower than those under severe drought(stopped watering for more than 10 d and soil volumetric water content decreased to 3%). (2) The concentration of O_2^- and H_2O_2 significantly increased under severe drought stress. (3) The activities of superoxide dismutase(SOD) and peroxidase(POD) were promoted significantly during mild and moderate

收稿日期: 2014-05-27; 修改稿收到日期: 2014-12-12

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAC09B05); “十二五”四川省农作物育种攻关项目(2011NZ0098-10)

作者简介: 胡 义(1991—), 男, 硕士, 主要从事森林培育学相关研究。E-mail: 136249864@qq.com

* 通信作者: 胡庭兴, 教授, 博士生导师, 主要从事森林培育学相关研究。E-mail: hutx001@aliyun.com

drought stress while catalase(CAT) activity increased significantly in severe drought stress, After rewatering for 48 h, the activities of these three enzymes decreased. (4) The contents of malondialdehyde(MDA) and proline(Pro) increased significantly under severe drought. (5) The contents of soluble protein(SP) increased dramatically under mild drought, while that of soluble sugar(SS) raised significantly under moderate drought. Both of them then did not decreased, after rewatering for 48 h. The study suggests that *C. camphora* saplings under mild drought maintained normal growth through ROS scavenging system and osmotic adjustment, while suffered from moderate and severe drought stress, the water physiology became deteriorated, membrane system was injured, enzyme activities affected, and at last the morphological growth and aboveground biomass were depressed by the drought stress.

Key words: *Cinnamomum camphora* saplings; drought stress; rewatering; physiological properties; growth

当今,全球干旱和半干旱地区的面积占陆地总面积的 1/3。干旱胁迫是干旱与半干旱地区限制植物生长的最重要因子^[1]。随着全球气候与环境的变化,加之降水季节和地域分布极不均匀,水资源短缺日趋明显,土壤有效含水量逐年减少^[2]。土壤水分缺乏不仅抑制作物生长,还降低养分吸收,影响土壤养分的有效性,从而限制植物的生长及降低其产量和品质^[3]。长江中上游地区在春季和秋季常出现季节性干旱,而在此时正是林木植苗的季节,因此研究树木幼树在干旱条件下的生长状态以及对短期严重缺水的响应,对于正确选择耐旱树种、科学制定苗期水分管理措施、确保造林成功具有重要意义。

干旱胁迫对植物的影响非常广泛,可以表现在生长发育的各个阶段,又可以表现在植物生长、蒸腾作用、光合作用、物质的合成与运输、酶活性等具体的生理代谢过程中^[4]。受到干旱胁迫后,植物体活性氧增加、细胞渗透调节物质变化、个体及群体光合作用受到抑制,最终植物个体或群体生长受到抑制,形态结构发生变化^[5]。Fridovich 提出生物自由基伤害学说^[6],认为植物体内自由基的大量生产会引发膜脂过氧化作用,造成细胞膜系统破坏,严重时导致植物细胞死亡。植物在长期进化中形成了相应的抗氧化保护酶系统,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等,可以协调有效地清除 O_2^- 、 H_2O_2 等。目前已有众多的报道,如大丽花(*Dahlia pinnata*)^[7]、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)^[8]、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)^[9]等保护酶活性和植物体抗旱能力有一定的关系。然而,不同植物在受到干旱胁迫后,其抗氧化酶活性变化存在差异。通过抗性生理指标并结合生长指标的方式分析植物体对干旱胁迫及复水的响应机理,对于深入了解植物的抗旱生理机制、科学合理地制定苗期抗旱对策具有重要的理论和现实意义。

香樟(*Cinnamomum camphora*)属樟科(Laura-

ceae)樟属(*Cinnamomum*),常绿乔木,是亚热带常绿阔叶林中重要的组成树种,具有芳香特性,是常用的城市行道树^[10],也是南方各省区主要的造林树种,以及四旁植树和园林绿化的重要树种^[11]。以往对于香樟的研究主要侧重于苗木培育、栽培技术等^[12],关于香樟幼树对干旱环境耐受能力的研究则相对较少。本研究通过对香樟幼树进行不同持续时间的连续干旱胁迫,探讨不同土壤水分状态对香樟幼树生理特性与生长的影响,旨在为香樟育苗、造林并进行合理水分管理提供理论依据和技术参考。

1 材料和方法

1.1 供试材料

香樟种子采于四川泸州。将种子与河沙按 1:4 的比例沙藏,用于春季播种。采用上口口径 30 cm、底面直径 25 cm、高 27 cm 的黑色聚丙烯塑料盆作为移栽容器,选择四川盆地常见农耕土作为栽植基质,田间持水量为 24%(用土壤体积含水量(SWC)表示),主要理化性质为:质地中壤,有机质 23.74 g·kg⁻¹, pH 6.14,全氮 1.53 g·kg⁻¹,铵态氮 1.75 mg·kg⁻¹,全磷 1.34 g·kg⁻¹,全钾 27.12 g·kg⁻¹。

2012 年 5 月,每盆装 10 kg 土并将幼苗移栽于盆内,每盆 3 株。常规水分管理,土壤体积含水量控制在 20%左右。6 个月后每盆保留健壮苗 1 株。

1.2 试验设计

试验于 2013 年 8 月在四川农业大学教学科研园区塑料大棚中进行,海拔 580 m。该地区属亚热带湿润气候,年均温 16.2℃,≥10℃的积温 5 231℃,年均日照时数 1 039.6 h,年均降水量 1 774.3 mm,空气平均湿度 79%。

采用单因素试验设计。待苗高长至 160 cm 左右时(8 月 1 日)开始进行干旱胁迫,试验设置 9 个水分处理,每处理设置 3 个重复,以 2 d 为一个处理期,分别持续干旱 0 d(正常供水)、2 d、4 d、6 d、8 d、

10 d、12 d、14 d 和 16 d。干旱处理的具体操作方法是:从 2013 年 8 月 2 日开始对第 1 个处理(干旱 16 d)停止浇水,其余 8 个处理正常浇水并进入下一处理期;2 d 后对第 2 个处理(干旱 14 d)停止浇水,剩下的 7 个处理正常浇水并进入下一处理期;……;依次类推完成所有处理;到 2013 年 8 月 18 日所有处理结束,至此形成从第 1 个处理至第 9 个处理不同土壤含水量梯度系列。各处理相应记作 D_0 (正常供水)、 D_2 、 D_4 、 D_6 、 D_8 、 D_{10} 、 D_{12} 、 D_{14} 、 D_{16} 。为了便于分析,根据胁迫结束时的土壤体积含水量(SWC)将 9 个水分处理分为 4 个土壤水分等级,即:正常供水(D_0 , SWC>17%)、轻度干旱(D_2 、 D_4 , SWC 在 10%~15%)、中度干旱(D_6 、 D_8 , SWC 在 6%~10%)和重度干旱(D_{10} 、 D_{12} 、 D_{14} 、 D_{16} , SWC<6%)。

胁迫结束时,立即测定 9 个水分处理的土壤体积含水量,之后分别采取各处理植株鲜叶样品测定叶片相对含水量和抗性生理指标。采样完成后立即复水,复水 48 h 后再次采取鲜叶样测定抗性生理指标。干旱胁迫开始和结束时分别测定各处理株高和地径,计算各处理胁迫期间株高和地径净生长量。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 土壤含水量 干旱胁迫结束次日,采用 HH2 土壤水分速测仪(ML2x, GBR, England)测定各处理盆中土壤体积含水量(SWC)。

1.3.2 生长指标 树高和地径分别用直尺和电子游标卡尺测量,5 次重复。生长量计算公式为:

树高生长量(Z_h)=干旱胁迫结束时树高-干旱胁迫开始时树高

地径生长量(Z_d)=干旱胁迫结束时地径-干旱

胁迫开始时地径

1.3.3 生理指标 在干旱结束当天,选取各处理植株中部成熟叶片,用于叶片水分状况和抗性生理相关指标的测定。其中,叶片相对含水量(LRWC)采用饱和称量法测定^[13];超氧阴离子自由基(O_2^-)含量采用羟基-萘胺比色法测定^[14];过氧化氢(H_2O_2)含量采用 Ti(IV)- H_2O_2 比色法测定^[15];超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性分别采用氮蓝四唑光化还原法(以抑制 NBT 光化还原的 50% 为 1 个酶活性单位 U)、愈创木酚法(将每分钟 OD 增加 0.01 定义为 1 个酶活单位 U)、紫外分光光度法测定(以 1 min 内 OD 减少 0.1 为 1 个酶活单位 U)^[13];丙二醛(MDA)和可溶性糖(SS)含量采用硫代巴比妥酸法测定^[13];游离脯氨酸(Pro)含量采用茚三酮比色法测定^[13];可溶性蛋白(SP)含量采用紫外分光光度法测定^[16]。

1.4 数据处理

用 SPSS 16.0 软件(SPSS Inc., USA)进行 Pearson 相关分析、单因素方差分析(One-way ANOVA),用最小显著差数法(LSD 法)进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对土壤体积含水量和叶片相对含水量的影响

由图 1 看出,随着停水时间的延长,干旱胁迫程度的加重,土壤体积含水量(SWC)表现为逐渐显著下降的趋势,而叶片相对含水量(LRWC)则先上升后下降。其中,土壤 SWC 在正常供水处理(D_0)下约为 24% 左右,停水 2 d 后(D_2)就大幅度下降到

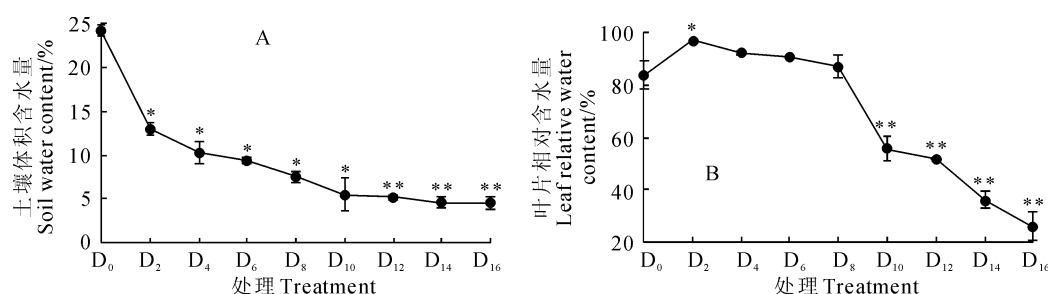


图 1 干旱胁迫下香樟幼树土壤体积含水量和叶片相对含水量的动态变化

D_0 、 D_2 、 D_4 、…、 D_{16} 分别表示停水 0、2、4、…、16 d,其中 D_0 为正常浇水对照, D_2 、 D_4 为轻度干旱胁迫,

D_6 、 D_8 为中度干旱胁迫, D_{10} ~ D_{16} 为重度干旱胁迫; * 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上与对照(D_0)存在显著性差异;下同

Fig. 1 The soil water content and leaf relative water content of *C. camphora* saplings under continuous drought stress

D_0 , D_2 , D_4 , …, D_{16} represent the water supply was stopped for 2, 4, …, 16 days, respectively, among the treatments, the D_0 is control, D_2 and D_4 belong to mild drought stress, D_6 and D_8 belong to moderate drought stress, D_{10} , D_{12} , D_{14} and D_{16} belong to severe drought stress; Asterisk and double asterisks indicate significant difference ($P < 0.05$)

and very significant difference ($P < 0.01$) from the control (D_0); The same as below

13%左右,而停水 6 d 后(D₆)就下降到 9%左右,随后持续缓慢降低,并在停水 10 d 后维持在相对稳定的较低水平(图 1, A)。同时,香樟幼树叶片相对含水量(LRWC)在轻度干旱(D₂、D₄)时比对照(D₀)上升了 9.75%~15.73%,此后逐渐下降,但在中度干旱胁迫(D₆、D₈)时与对照(D₀)无显著差异,而在重度干旱胁迫(D₁₀~D₁₆)时比对照显著下降(图 1, B)。这表明停水处理造成了不同程度的土壤干旱环境,香樟叶片具有较强的保水能力,在轻度和中度干旱时可能通过提高水分利用效率和减少水分散失而使叶片相对含水量维持在较高水平。

2.2 干旱胁迫对香樟叶片中超氧自由基和过氧化氢含量的影响

如图 2 所示,干旱胁迫对香樟叶片超氧阴离子 O₂⁻ 和过氧化氢 H₂O₂ 含量均有显著影响。其中, O₂⁻ 含量在轻度、中度干旱处理时均与对照(D₀)无显著差异,而在重度干旱时较对照显著升高 22%~234%;而同期各干旱胁迫处理的 H₂O₂ 含量均不同程度地高于对照,但在轻度、中度干旱处理下多未达到显著水平,而在重度干旱胁迫下(D₁₂~D₁₆)显著高于对照 77%~191%。可见,香樟具有较强的抗旱能力,叶片中 O₂⁻ 和 H₂O₂ 等活性氧代谢仅在重

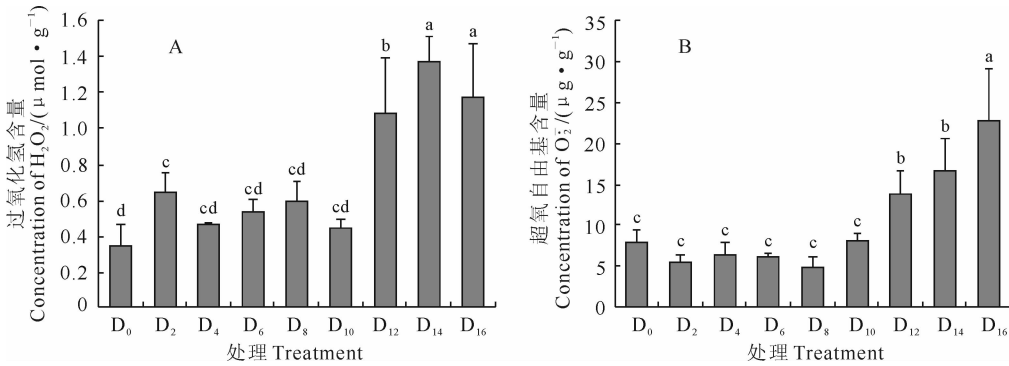


图 2 干旱胁迫下香樟幼树叶片过氧化氢和超氧自由基含量的变化

不同字母表示处理间在 0.05 水平上存在显著差异(单因素方差分析, LSD 多重比较);下同

Fig. 2 Contents of H₂O₂ and O₂⁻ in leaves of *C. camphora* saplings under continuous drought stress
Different letters indicate significant difference between treatments at 0.05 probability level(one-way ANOVA followed Fisher's least significant difference test). The same as below

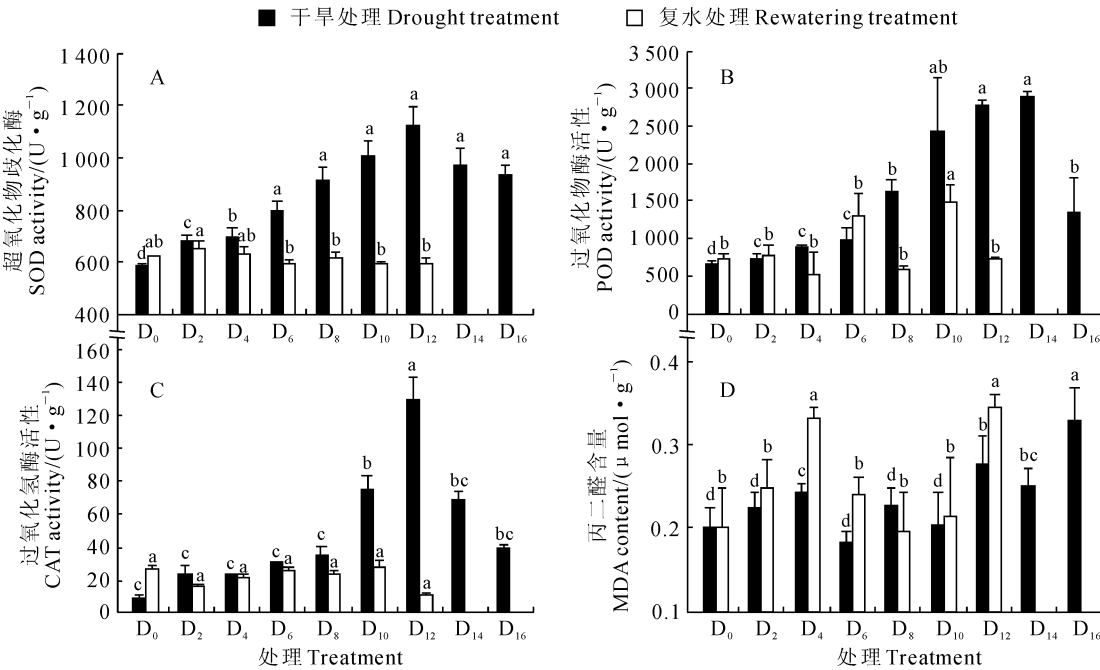


图 3 干旱胁迫及复水对香樟幼树叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性和 MDA 含量的影响
Fig. 3 Activities of SOD, POD and CAT and MDA content in leaves of *C. camphora* saplings under continuous drought stress and then rewatering

度干旱胁迫下才表现出失衡现象,出现大量积累。

2.3 干旱胁迫及复水对香樟叶片抗氧化酶活性和MDA含量的影响

干旱胁迫对香樟叶片保护酶系统的 SOD、POD、CAT 活性均有显著影响(图 3)。首先,香樟幼树叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性在各干旱胁迫处理下均得到显著促进,并随着胁迫时间延长和胁迫强度加剧呈现先升高后降低的变化趋势,并在 D_{12} 处理下达到最大值,之后因幼树植株已经枯萎(D_{14} 与 D_{16}),叶片 SOD 活性有所下降;总体上中度、重度干旱胁迫植株显著高于轻度干旱胁迫,而中、重度干旱胁迫处理间($D_6 \sim D_{16}$)无显著差异。复水 48 h 后, $D_4 \sim D_{12}$ 处理植株叶片 SOD 活性恢复到对照水平(无显著差异),但 D_{14} 和 D_{16} 处理植株已经干枯,无法测定 SOD 活性(图 3,A)。

其次,干旱胁迫也显著促进了香樟幼树叶片过氧化物酶(POD)活性,其活性随干旱胁迫强度的变化趋势与 SOD 类似,且所有干旱处理均较对照显著上升(图 3,B);POD 活性在轻度、中度干旱胁迫下持续升高,并在重度干旱的 D_{14} 处理下达到最高值,然后显著降低。在复水 48 h 后,香樟幼树叶片 POD 活性除 D_{14} 与 D_{16} 处理无法恢复外,其余处理都基本恢复到正常对照水平。

另外,香樟幼树叶片过氧化氢酶(CAT)活性随干旱胁迫程度加剧的变化趋势总体上与其 SOD 和 POD 活性相同(图 3,C),其仅在 D_{10} 处理开始显著上升,到 D_{12} 处理达到峰值,之后显著降低;重度干旱处理均显著高于对照和轻度、中度干旱处理,而轻度、中度干旱处理与对照差异不显著。复水 48 h 后,香樟幼树叶片 CAT 活性除 D_{14} 与 D_{16} 植株干枯外,其余处理均与对照显著不差异,即基本恢复到正常对照水平。

同时,香樟幼树叶片 MDA 含量总体上表现为随着干旱时间的增加而上升趋势,并于 D_{16} 处理时达到最高(图 3,D)。除 D_4 处理外,轻度、中度干旱处理叶片 MDA 含量均与对照差异不显著,而重度干旱胁迫下 MDA 含量显著上升。复水 48 h 后,除 D_{14} 和 D_{16} 植株已干枯无法测定外,其余处理 MDA 含量仍然保持在复水前的水平,尤其是 D_4 、 D_{12} 处理的 MDA 含量仍显著高于对照 D_0 ,且含量也高于复水前。这可能是因为丙二醛是干旱胁迫下膜脂过氧化的一种产物,即使在复水后植株叶片内仍然保持着较高的含量,且在短期内还难以消除;同时干旱胁迫所导致的叶片膜脂过氧化伤害也需要一个恢复

过程。

以上结果说明香樟幼树在轻度、中度干旱胁迫下能通过自身抗氧化酶系统避免膜质伤害,重度干旱下细胞膜质受损且短期内难以恢复。

2.4 干旱胁迫及复水对香樟叶片渗透调节物质含量的影响

由图 4 可见,干旱胁迫条件下香樟幼树叶片中脯氨酸(Pro)、可溶性糖(SS)和可溶性蛋白(SP)含量均发生了显著变化。其中,香樟幼树叶片 Pro 含量在轻度、中度干旱时与对照无差异,于 D_8 处理开始显著快速持续上升,并在重度干旱的 D_{16} 处理达到峰值;在复水 48 h 后,重度干旱处理叶片的 Pro 含量比复水前显著降低,但仍明显高于对照(图 4,A)。同时,同期香樟幼树叶片 SS 含量变化与 Pro 含量类似,即轻度干旱和中度干旱的 D_6 处理($SWC > 9\%$)与对照无显著差异,从 D_8 处理开始较对照

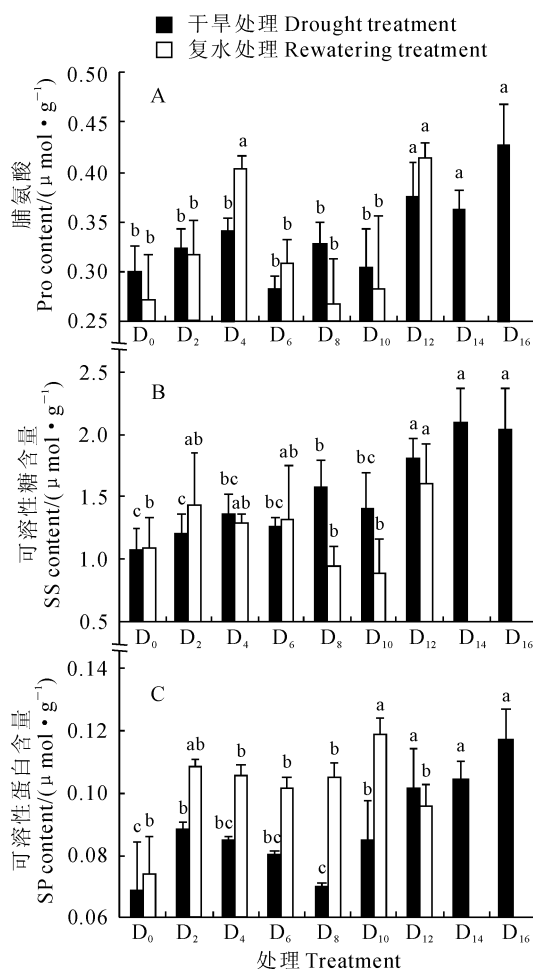


图 4 干旱胁迫及复水对香樟叶片中脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Fig. 4 Contents of proline(Pro), soluble sugar(SS) and soluble protein(SP) in leaves of *C. camphora* saplings under continuous drought stress and then rewatering

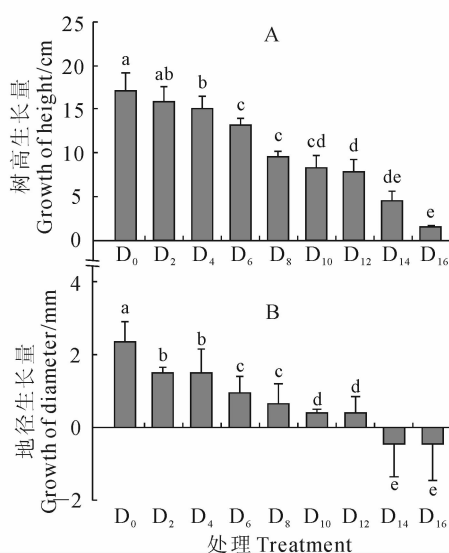


图5 干旱胁迫下香樟幼树树高和地径生长量的变化

Fig. 5 The net increment of plant height and ground diameter of *C. camphora* saplings under continuous drought stress

显著持续升高,并于 D₁₄ 处理达到峰值;复水 48 h 后,叶片 SS 含量无显著变化(图 4, B)。另外,随着干旱胁迫时间的延长,香樟幼树叶片的 SP 含量与其 MDA 含量变化趋势相似,在轻度和中度干旱时处于不稳定状态,但总体上有轻微上升,到重度干旱时显著上升;复水 48 h 后,各干旱处理叶片 SP 含量仍然处于较高的水平,并大多明显高于复水前,也明显高于相应对照(图 4, C)。这表明受干旱胁迫香樟植株体内的渗透调节物质恢复到正常水平也需要一个较长的时间过程。

2.5 干旱胁迫对香樟幼树生长的影响

图 5 表明,干旱胁迫对香樟幼树的生长有显著的抑制作用,且树高生长量(Z_h)和地径生长量(Z_d)随着干旱胁迫时间延长呈类似的下降趋势。其中,植株 Z_h 在除 D₂ 处理外的其他干旱处理(SWC<11%)下均较对照(D₀)显著降低,而所有干旱处理的 Z_d 均较 D₀ 显著降低。另外,重度干旱处理 D₁₄ 和 D₁₆ 的 Z_d 为负值,同时叶片也出现了严重的卷缩现象。表明在干旱持续时间过长或土壤水分严重亏缺时,受胁迫植株失水过多已导致其茎秆干缩和叶片枯死。

3 讨论与结论

3.1 干旱胁迫及复水条件下香樟幼树叶片的活性氧代谢特征

逆境胁迫通常会促使植物体内超氧阴离子

(O₂⁻)和 H₂O₂ 等活性氧(ROS)增加,低浓度的 ROS 可诱导抗氧化酶基因的表达,从而构建植物防御体系^[16]。而 ROS 本身具有强氧化性,高浓度的 ROS 可使细胞膜、蛋白质和 DNA 造成损伤,其中最典型的便是使细胞膜过氧化进而产生 MDA^[17]。在参与抗氧化保护反应的酶类中,超氧化物歧化酶 SOD 是抵御 ROS 氧化损伤的第一道防线,可通过 Haber-Weiss 反应清除植物体内多余的超氧阴离子(2O₂⁻+2H⁺→H₂O₂+O₂)^[18],而过氧化物酶 POD 和过氧化氢酶 CAT 催化的反应则可将 H₂O₂ 进一步分解为无害的 H₂O 和 O₂^[19]。

本研究中,香樟叶片相对含水量在轻度和中度干旱状态下高于对照,而在重度干旱时才迅速下降,说明香樟这种常绿树种具有一定的水分控制和适应能力,能够通过减少气孔开度等方式来维持其生理活动的正常进行(另文报道)。同时,香樟叶片 ROS 含量在干旱胁迫前期没有显著变化,H₂O₂ 含量显著升高后降低;同期酶促系统中的 SOD 和 POD 活性显著上升,CAT 则无显著变化。这表明在干旱胁迫初期(轻度干旱状态)植株已经产生 ROS 但迅速被清除,其中 SOD 和 POD 发挥了重要的作用;MDA 含量在此阶段表现为先上升后降低的趋势,表明虽然受胁迫产生的 H₂O₂ 对植株造成了一定程度的伤害,但细胞膜脂过氧化程度能够维持在正常水平。到了干旱胁迫中期(中度干旱状态,土壤体积含水量 SWC 为 6%~10%),植株 ROS 和 H₂O₂ 含量均显著上升,MDA 含量也显著升高,表明随着干旱时间的延长,香樟体内 ROS 迅速积聚从而造成了氧化胁迫,细胞膜脂过氧化伤害加剧。而酶促系统在此阶段表现为 SOD 活性无显著变化,POD、CAT 活性达到最大,说明在中度干旱状态下 ROS 产生量超过了 SOD 清除作用的阈值,同时清除 O₂⁻ 过程中产生的 H₂O₂ 诱导增强了 POD 和 CAT 活性,但仍难免受到明显的膜脂过氧化伤害。干旱后期(严重干旱状态,SWC<5%),植株体内 ROS 和 H₂O₂ 以及 MDA 含量持续升高,酶促系统中 SOD 活性无显著变化,而 POD 和 CAT 活性降低,表明在严重的干旱胁迫下香樟幼树体内大量活性氧积累导致细胞膜质伤害加剧,叶片中酶活性也受到抑制。这与孙彩霞等^[20]在玉米上的相关研究结果一致。另外,在复水 48 h 后,本试验香樟植株叶片中防御酶活性基本恢复到对照水平,但 MDA 含量仍然显著高于对照,表明干旱胁迫对叶片造成的膜脂过氧化伤害在短期内没有得到明显的恢复,而且膜脂过氧化产物

含量仍然处于较高水平,这与张红萍等^[21]对豌豆的干旱-复水研究结果类似。

3.2 干旱胁迫及复水条件下香樟幼树叶片渗透调节物质动态特征

渗透调节是指细胞通过增减溶质对渗透势进行调节的作用^[22]。在水分胁迫下,植物体主要通过渗透调节来主动降低渗透势从而维持体内水分平衡和细胞间膨压基本不变^[9]。相关研究表明,高含量的可溶性蛋白可使细胞维持较低的渗透势,抵抗干旱胁迫带来的伤害^[9]。但也有研究报道,干旱胁迫抑制了蛋白质的合成并诱导蛋白质的降解,从而使植株体内的总蛋白质含量降低^[23]。在本试验中,香樟幼树叶片中的可溶性蛋白含量随着干旱程度的加剧呈先增加后降低的趋势。说明在干旱胁迫初期植物体内的不溶性蛋白转变成可溶性蛋白以增强渗透调节能力,而在干旱后期胁迫已超过植物忍耐的阈值,其体内的蛋白质合成代谢受阻,蛋白降解,这与刘红云等对杜仲(*Eucommia ulmoides*)幼苗进行干旱胁迫的结果相吻合^[24]。另外,在复水 48 h 后,除重度干旱胁迫($SWC < 5\%$,干旱时间 > 12 d)外,香樟叶片可溶性蛋白含量均较复水前显著升高,说明在干旱胁迫结束初期植物体内继续将不溶性蛋白转变为可溶性蛋白以增强渗透调节能力,而对于重度干旱的香樟幼树复水后短期内可溶性蛋白含量没有显著变化,这可能与蛋白的降解有关。

可溶性糖主要在胁迫的中、后期才开始积累,与其他渗透调节物质相比表现出一定的滞后性,但糖的物理化学性质决定了它的渗透调节能力高于其他渗透调节物质^[25]。本实验中香樟叶片可溶性糖含量在轻度干旱状态下($SWC > 7\%$,干旱时间 > 2 d)变化不大,而在中度和重度干旱($SWC < 8\%$,干旱时间 > 8 d)状态下则迅速升高,表明在长时间土壤水分亏缺状态下,可溶性糖在渗透调节中起到了主要的作用。同时,在复水后较短时间内,叶片可溶性糖含量除重度干旱胁迫($SWC < 5\%$,干旱时间 > 12 d)外,其余处理均降低到对照水平,表明复水对香樟植株体内的水分生理具明显的恢复作用,其糖代谢更容易恢复到正常水平。

植物体内游离脯氨酸的积累现象是最初由 Kemble 等在受到干旱胁迫的黑麦草(*Lolium perenne*)叶片中发现的^[26]。大量研究也表明,干旱胁迫

会导致植物体内脯氨酸明显积累^[27-28]。本试验结果发现,香樟叶片中脯氨酸含量随土壤水分含量的降低而升高,且积累量与胁迫时间和胁迫程度有关。在轻度干旱时脯氨酸含量与对照无显著差异,从中度干旱的 D_8 处理($SWC = 7.53\%$,干旱时间 > 8 d)开始迅速升高,这与张殿忠^[29]和张红萍^[21]等的研究结果一致。在复水 48 h 后,香樟幼苗叶片游离脯氨酸含量则显著减少。结合上述 3 种渗透调节物质含量在干旱-复水状态下变化规律可以看出,干旱胁迫下香樟幼树叶片内可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸的含量均显著上升,以维持较强的渗透调节能力;而复水初期,香樟幼树主要通过升高可溶性蛋白的含量来维持较强的渗透调节能力,以避免干旱的伤害。

3.3 香樟幼树对干旱胁迫的生长响应特征

现有研究表明,干旱胁迫影响植物各种生理代谢过程,如光合作用、呼吸作用、水分代谢和营养物质的吸收运转、各种酶的活性和有机物质的转化、运输、积累等^[30-32]。本研究中,中度、重度干旱胁迫($SWC < 10\%$,干旱时间 > 6 d)下香樟幼树叶片中 H_2O_2 和 MDA 积累显著增加,表明干旱对膜系统造成伤害,导致细胞生理活动和物质运输发生紊乱,从而影响香樟幼树的生长。同时在本研究中干旱胁迫对香樟幼树的地径生长量和树高生长也产生了显著的抑制作用。轻度干旱胁迫($SWC < 13\%$,干旱时间 > 2 d)对香樟幼树的地径和树高生长就产生明显的抑制,重度的干旱胁迫($SWC < 6\%$,干旱时间 > 14 d)状态下地径出现负生长,原因是植株严重缺水导致茎秆韧皮部和木质部萎缩。

综上所述,香樟的酶促 ROS 清除系统是抵御干旱逆境胁迫的重要机制,并以 SOD 反应最为灵敏,POD、CAT 在干旱胁迫中期作用最明显,在复水后酶活性也能在较短时间内恢复到正常水平。渗透调节物质中的可溶性蛋白较可溶性糖和脯氨酸反应更明显,但干旱的中后期可溶性糖及脯氨酸含量显著上升以维持水分平衡,复水后仍维持在较高水平。因此,在香樟人工林的水分管理中,对幼、中龄林应该合理的水分管理措施,在中度干旱状态下(土壤体积含水量低于 10% 时)应及时补充水分,较长时间的重度干旱(即土壤体积含水量低于 7% 且持续时间较长)会对幼树造成明显伤害并影响其生长。

参考文献:

- [1] GAO Y(高悦),ZHU Y ZH(朱永铸),YANG ZH M(杨志民),et al. Effects of drought stress and recovery on antioxidant enzyme activi-

- ties of *Agropyron cristatum*[J]. *Acta Agrestia Sinica*(草地学报),2012,**20**(2):336—341(in Chinese).
- [2] MAESTRE F T, VALLADARES F, REYNOLDS J F. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable A meta-analysis of field results in arid environments[J]. *Journal Ecology*, 2005, (93):748—757.
 - [3] ZHANG L(张 丽), ZHANG X CH(张兴昌). Interactions of nitrogen with water and light in the growth of plant[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*(干旱地区农业研究), 2003,**21**(1):43—46(in Chinese).
 - [4] 孙侨南. 干旱胁迫对黄瓜幼苗光合特性及活性氧代谢的影响[D]. 天津:天津大学, 2008.
 - [5] QU T(曲 涛), NAN ZH B(南志标). Research progress on responses and mechanisms of crop and grass under drought stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*(草地学报), 2008,**17**(2):126—135(in Chinese).
 - [6] FRIDOVICH I. Superoxide dismutase[J]. *Ann. Rev. Biochem.*, 1975, 44:147—159.
 - [7] SHAO Y J(邵艳军), SHAN L(山 仑), LI G M(李广敏). Comparison of osmotic regulation and antioxidation between sorghum and maize seedlings under soil drought stress and water recovering conditions[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*(中国生态农业学报), 2006,**14**(1):68—70(in Chinese).
 - [8] LI M(李 明), WANG G X(王根轩). Effects of drought stress on activity of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings[J]. *Acta Ecol. Sinica*(生态学报), 2002,**22**(4):503—507(in Chinese).
 - [9] HAN R L(韩蕊莲), LI L X(李丽霞), LIANG Z S(梁宗锁). Seabuckthorn relative membrane conductivity and osmotic adjustment under drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2003,**23**(1):23—27(in Chinese).
 - [10] QIN X(秦 霞). The main function of *Cinnamomum camphora*[J]. *Quarterly of Forest by-Product and Specific in China*(中国林业副产品), 2001, 3:18(in Chinese).
 - [11] TIAN D L(田大伦), LUO Y(罗 勇), XIANG W H(项文化), et al. Photosynthetic characteristic of *Cinnamomum camphora* and its response to elevation of CO₂ and temperature[J]. *Science Silvae Sinica*(林业科学), 2004,**40**(5):88—92(in Chinese).
 - [12] GINDABA J, ROZANOV A, NEGASH L. Response of seedlings of two eucalyptus and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004,**201**(1):119—129.
 - [13] 熊庆娥. 植物生理实验教材[M]. 成都:四川科学技术出版社, 2003.
 - [14] 孙 群, 胡景江. 植物生理学研究技术[M]. 陕西杨凌:西北农林科技大学出版社, 2006.
 - [15] LÜ B(吕 波), LIU J(刘 俊), XU L L(徐朗莱). Study on three methods of determining contents of H₂O₂ in wheat leaves[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*(南京林业大学学报), 2000,**23**(2):101—104(in Chinese).
 - [16] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社, 2006.
 - [17] WEIR T L, PARKS W, VIVANCO J M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004,**7**(4):472—479.
 - [18] 山 仑, 陈培元. 旱地农业生态基础[M]. 北京:科学出版社, 1998.
 - [19] LIU B(刘 冰), LIANG CH J(梁婵娟). Recent advances of catalase in organism[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2005,**21**(5):223—224(in Chinese).
 - [20] SUN C X(孙彩霞), LIU ZH G(刘志刚). Effects of water stress on activity and isozyme of the major defense-enzyme in maize leaves[J]. *Journal of Maize Science*(玉米科学), 2003,**11**(1):63—66(in Chinese).
 - [21] ZHANG H P(张红萍), NIU J J(牛俊义), XUAN CH X(轩春香), et al. Effects of drought stress and rewatering on content of proline and maldiadehyde in pea leaves[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*(甘肃农业大学学报), 2008,**43**(5):50—54(in Chinese).
 - [22] CUI ZH H(崔震海), ZHANG L J(张立军), FAN J J(樊金娟), et al. Studies on identify indices of water use efficiency of maize during seedlings stage with different water supply[J]. *Journal of Maize Science*(玉米科学), 2007,**15**(5):76—78(in Chinese).
 - [23] BAI ZH Y(白志英), LI C D(李存东), LIU Y(刘 渊). Relationship between chromosome and changing of leaf proline and protein content under drought stress in wheat[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*(植物遗传资源学报), 2007,**8**(3):325—330(in Chinese).
 - [24] LIU H Y(刘红云), LIANG Z S(梁宗锁), LIU SH M(刘淑明), et al. Effect of progressive drying and rewatering on protective enzyme activities and osmoregulatory molecules in leaves of *Eucommia ulmoides* seedling[J]. *Journal of Northwest Forestry University*(西北林学院学报), 2007,**22**(3):55—59(in Chinese).
 - [25] YU T Q(于同泉), QIN L(秦 岭), CHEN J(陈 静), et al. The studies of a accumulation of solubility sugars and component in Chinese chest nut under drought stress[J]. *Journal of Beijing Agriculture College*(北京农学院学报), 1996,**11**(1):48—52(in Chinese).
 - [26] KEMBLE A R, MACPHERSON H T. Liberation of amino acids in perennial rye grass during wilting[J]. *Biochemical Journal*, 1954,**58**(1):46—49.
 - [27] CUI X M(崔秀敏), WANG X F(王秀峰), XU H(许 衡). Response of physiological-biochemical characters of sweet pepper seedlings during different degree water stress to rewatering[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2005,**21**(5):225—229(in Chinese).
 - [28] 李建武. 水分胁迫对马铃薯生理生化特性的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2005.
 - [29] ZHANG D ZH(张殿忠), WANG P H(汪沛洪), ZHAO H H(赵会贤). Determination of the content of free proline in wheat leaves[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理通讯), 1990, (4):62—65(in Chinese).
 - [30] WANG F X(王付欣), CHEN Y F(陈耀锋), WANG H P(王惠萍), et al. Study on the effect of density of wheat anther culture[J]. *Journal of Northwest A&F University*(Nat. Sci. Edi.)(西北农林科技大学学报·自然科学版), 2001,**29**(1):41—43(in Chinese).
 - [31] SANG Z Y(桑子阳), MA L Y(马履一), CHEN F J(陈发菊). Growth and physiological characteristics of *Magnolia wufengensis* seedlings under drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2011,**31**(1):109—115(in Chinese).
 - [32] SUN C H(孙存华), LI Y(李 扬), HE H Y(贺鸿雁), et al. Physiological and biochemical responses of *Chenopodium album* to drought stress[J]. *Acta Ecol. Sin.*(生态学报), 2005,**25**(10):2 556—2 561(in Chinese).

(编辑:裴阿卫)