

文章编号: 100121498(2006)0520633205

车前和紫花地丁对水分胁迫的生理反应

马武昌, 王雁*, 彭镇华

(中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

摘要: 在不同浓度的 PEG6000 的 1/2 Hoagland 营养液水分胁迫条件下, 对处理 3 d 的车前和紫花地丁的净光合速率、叶绿素荧光参数、细胞电解质外渗率、相对含水量和丙二醛含量等指标进行了测定和分析。结果表明: 随营养液水势的降低, 车前和紫花地丁的净光合速率明显降低, 在水分胁迫条件下气孔限制是车前净光合速率降低的主导因素, 气孔限制和非气孔限制共同导致了紫花地丁净光合速率的下降; 两种植物均具有较好的抗旱性; 水分胁迫对两种植物 PSII 的原初光能转换效率和潜在活性均产生了影响; 车前和紫花地丁的细胞电解质外渗率均随着培养液水势的降低呈逐渐增大的趋势, 车前的质膜稳定性高于紫花地丁。从水分胁迫条件下两种植物净光合速率、质膜透性、相对含水量和长势等方面分析, 车前比紫花地丁具有更好的对水分胁迫的适应能力。

关键词: 车前; 紫花地丁; 水分胁迫; 抗旱鉴定; 地被植物; PEG

中图分类号: S722.13+6

文献标识码: A

The Physiological Responses of *Plantago asiatica* L. and *Viola philippica* Cav. to Water Stress

MA Wu-chang, WANG Yan*, PENG Zhen-hua

(Research Institute of Forestry, CAF, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091)

Abstract Treating with different concentration of PEG 6000 in 1/2 Hoagland nutrient solution for 3 days, the physiological indexes such as P_n , chlorophyll fluorescence parameters, cell membrane permeability, MDA and relative water contents of *Plantago asiatica* L. and *Viola philippica* Cav. were studied. The P_n of *P. asiatica* and *V. philippica* gradually decreased when water stress increased. Stomatal factor was the dominant factor of P_n decreasing of *P. asiatica*, while the P_n decreasing of *V. philippica* was induced dominantly by both stomatal and non-stomatal factors. By the stress of $W_w = -0.84$ MPa for 3 days, *P. asiatica* behaved as light water stress, while *V. philippica* was moderate water stress, indicating both the plants had good drought resistance. Values of F_v/F_m and F_v/F_o in the two species gradually decreased with increasing water stress. Compared to the control, cell membrane permeability of *P. asiatica* and *V. philippica* increased by 54% and 12%, respectively, under $0.25 \text{ kg} \cdot \text{L}^{-1}$ of PEG treatment. By the synthetic analyzing of all the indexes, the authors concluded that *P. asiatica* is preferable to adapt to water stress, and net photosynthetic rate, permeability and relative water content could be used for comparing the drought resistance of different species.

Key words *Plantago asiatica*; *Viola philippica*; water stress; drought resistance; identification; ground cover plant; polyethylene glycol

收稿日期: 2006202230

基金项目: 北京市科委项目 (H010610200113) 部分研究内容

作者简介: 马武昌 (1976), 男, 山东省烟台人, 博士研究生 1

* 通讯作者: wangyan@forestry.ac.cn

目前在城市绿化中地被植物的应用正逐步受到重视,其优良的特性越来越受到园林工作者和城市居民的青睐,当前在我国北方城市有限的几种地被植物,如白花三叶草 (*Trifolium repens* L.)、二月兰 (*Orychopogon violaceus* (L.) O. E. S. Schulz)、铺地柏 (*Sabina chinensis* var. *sargentii*)^[1, 2]等,已经远远不能满足城市绿化美化多样性的需求,同时,对地被植物抗逆性机理等生理特性的认识不足也逐渐成为地被植物开发应用的限制性因素。车前 (*Plantago asiatica* L.)是车前科多年生草本植物,是传统的药用植物和优良的保健蔬菜^[3, 4]。通过长期的观察发现,车前的适应性特别强,分布广泛,既喜生于湿润的环境中,又对干旱环境有较好的适应性,是一种具有抗旱潜力的经济地被植物。紫花地丁 (*Viola philippica* Cav.)是堇菜科草本植物,分布也非常广泛,在我国除了青海、西藏外其它各省都有分布^[5]。紫花地丁株形整洁,花朵美丽,且每年具有春、秋 2 个花期,观赏应用价值较高。对这两种地被植物的研究多集中于栽培管理^[5-8]方面,只有蔡朵珍等^[9]对紫花地丁进行了同工酶的研究,石爱平等^[10]报道紫花地丁在土壤含水量为 50~80 g# kg⁻¹时仍能生长,其抗旱性较强;但目前未见有关紫花地丁抗旱机理和车前抗旱性研究方面的报道。

本研究拟通过对这 2 种地被植物在水分胁迫下各生理生化指标的测定和分析,探讨 2 种植物可能的抗旱机理,并对 2 种植物的抗旱性进行比较和评价;同时通过对几种生理生化指标的分析,探讨各指标用于不同种地被之间植物抗旱性比较的可行性,为建立地被植物抗旱性评价体系奠定基础。

1 研究方法

1.1 实验苗培养

试验在中国林科院现代化温室中进行。2003 年 3 月,挑选籽粒饱满的车前和紫花地丁种子,在组培室中 (20 e) 温水浸泡 24 h 后,播种于温室花盆内,盆栽基质为园土 B 草炭 = 8 B2。2003 年 8 月,选择 2 种植物各长势较为一致的植株转移至 1/2H oagland 营养液中进行适应性培养,每 7 d 更换 1 次营养液。

1.2 PEG 处理

待 2 种植物材料均恢复生长以后,将试验材料转移至分别盛有各浓度梯度 PEG6000 的 1/2H oagland 溶液的培养箱中,进行水分胁迫处理,对照用

1/2H oagland 营养液进行培养。设定的各处理的 PEG6000 的浓度依次为 0 (对照)、0.05 (处理 1)、0.11 (处理 2)、0.15 (处理 3)、0.20 (处理 4)、0.25 kg # L⁻¹ (处理 5),其培养液水势分别约为 -0.05、-0.110、-0.21、-0.37、-0.58、-0.84 MPa^[11-13]。每个处理 10 株。处理 3 d 后,进行各指标的测定。因处理材料的数量有限,先测定净光合速率和荧光参数 2 个对材料无损伤的指标,后测定其它指标。

1.3 净光合速率 (Pn) 的测定

采用 CIRAS21 型光合系统分析仪在光强 1 600 Lmol# m⁻²# s⁻¹ 和 350 Lmol# mol⁻¹CO₂ 条件下进行测定。所有测定均在同一天上午 8:00-11:00 进行。为尽量缩短每个重复测定中各处理间测定时间早晚的差别,采用先依次测定 2 种植物材料所有处理的 1 个重复,然后依次测定所有处理的第 2 个重复,最后测定第 3 个重复的循环测定方式。利用 Berry^[14]的方法计算气孔限制值 (Ls)。

1.4 叶绿素荧光参数的测定

采用 Hansatech 公司生产的 FMS22 型便携式植物效率分析仪进行测定。叶片经暗适应 20 min 后,先用弱测量光 (0.05 Lmol# m⁻²# s⁻¹) 测定初始荧光 (F₀),然后打开饱和和脉冲 (5 000 Lmol# m⁻²# s⁻¹,脉冲时间 0.8 s),测得最大荧光 (F_m),可变荧光 F_v = F_m - F₀ 每处理重复测定 5 次。所有测定均在同一天 13:30-16:00 进行,以减小因处理时间长短不同而造成的差异。

1.5 丙二醛含量的测定

采用硫代巴比妥酸 (TBA) 比色法^[15],用 751 型分光光度计进行消光度测定。

1.6 相对含水量 (RWC) 的测定

采用浸泡、烘干法进行测定。采样后立刻称取鲜叶质量,然后在蒸馏水中浸泡 12 h 后称取饱和鲜质量,最后在 105 e 下烘干至恒质量,称取干质量。相对含水量 = (鲜质量 - 干质量) / (饱和鲜质量 - 干质量) @100%,水分饱和亏 = 1 - 相对含水量。

1.7 细胞电解质外渗率的测定

采用电导仪法^[16],用上海雷磁仪器厂生产的 DDS-11A 型电导率仪进行电导率测定。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对车前和紫花地丁长势的影响

经 PEG 处理 3 d 以后,处理 1、2、3、4 的车前均未出现叶片萎蔫,仅处理 5 的少许老叶轻微萎蔫,处

理 1、2 的紫花地丁叶片不萎焉, 处理 3、4、5 的紫花地丁均有叶片萎焉, 且随着处理液中 PEG 浓度的提高, 植株的萎焉程度逐渐加大, 处理 5 的紫花地丁已呈现全株萎焉的状态。说明紫花地丁对低水势处理

的适应性较车前差, 亦可能是紫花地丁达到对较低水势处理适应所需的时间比车前长。

2 2 水分胁迫对车前和紫花地丁光合作用的影响

表 1 水分胁迫对车前和紫花地丁净光合速率、气孔导度和气孔限制值的影响

植物名称	参数	对照	处理 1	处理 2	处理 3	处理 4	处理 5
车前	Pn/(Lmo# m ⁻² # s ⁻¹)	13.5	11.1	8.5	7.2	5.2	3.2
	Pn 比对照降低/%	0	17.8	37.0	46.7	61.5	76.3
	gs/(molH ₂ O# m ⁻² # s ⁻¹)	56	43	27	29	31	25
	Ls/%	25	27	37	41	35	31
紫花地丁	Pn/(Lmo# m ⁻² # s ⁻¹)	12.0	7.0	5.9	5.5	4.9	2.1
	Pn 比对照降低/%	0	42.7	50.8	54.2	59.2	82.5
	gs/(molH ₂ O# m ⁻² # s ⁻¹)	27	33	21	19	28	10
	Ls/%	40	33	33	36	30	24

注: 表中数据为在分析表明各不同重复测得 Pn 值均具有相同的变化规律后, 取 3 次重复的平均值; 对照、处理 1、2、3、4、5 的 PEG 浓度依次为 0.00、0.05、0.10、0.15、0.20、0.25 kg# L⁻¹ (以下各表与此相同)。Pn: 净光合速率, gs 气孔导度, Ls 气孔限制值。

由表 1 可以看出, 培养液水势的降低对车前和紫花地丁光合作用的影响是非常明显的。2 种供试植物的净光合速率均随着培养液水势的降低而降低, 但是 2 种植物下降的程度有一定的差别, 在各处理条件下, 紫花地丁净光合速率相对于对照下降的比例均高于车前, 说明同样低的水势条件下, 车前光合速率受水分胁迫影响的程度小于紫花地丁。

大的比重。相对于对照非气孔限制因素对净光合速率的影响, 各处理对紫花地丁均大于车前, 一定程度上表明在相同的培养液水势下, 紫花地丁受水分胁迫影响的程度要比车前更加严重。

2 3 水分胁迫对车前和紫花地丁叶绿素荧光参数的影响

由表 1 还可以看出, 在轻度水分胁迫 (处理 1、2、3) 下, 车前的气孔导度随培养液水势的降低而降低, 而气孔限制值逐渐升高, 此时气孔限制对净光合速率下降的影响逐渐增大; 在严重水分胁迫 (处理 4、5) 时, 气孔限制下降, 净光合速率继续下降, 这表明非气孔限制对车前净光合速率的影响变大。严重胁迫 (处理 4、5) 可能已造成对车前叶肉细胞和叶绿体光合机构等的破坏, 但是程度较轻。紫花地丁的气孔导度随着培养液水势的降低未呈现明显的上升或下降趋势, 处理 1 相对于对照, 非气孔限制便增大了对净光合速率的影响。在 5 种胁迫处理下, 紫花地丁均同时存在气孔和非气孔限制对净光合速率的影响。处理 5 的紫花地丁的气孔限制值达到 24%, 非气孔限制已占较

车前和紫花地丁的 Fv/Fm 以及 Fv/Fo 值均随着培养液水势的降低总体呈现下降的趋势 (表 2)。这表明 5 种不同程度的水分处理均对 2 种植物的 PSII 的原初光能转换效率和潜在活性产生了影响, 可能是由于水分胁迫使 Fo 升高、Fm 降低之故。从多重比较结果看出, 车前对照的 Fv/Fo 与各个处理的差异显著, 紫花地丁的对照分别与处理 3、4、5 的差异显著。2 种植物各自相近处理间 Fv/Fm、Fv/Fo 差异性往往不显著。紫花地丁和车前的 Fv/Fm 值变化均在 2% 左右, Fv/Fo 值浮动在 19% 以内。Fo 的变化由 2 种原因造成: 非光化学能量耗散易造成 Fo 的降低, 而光合机构被破坏又使其升高, 因此仅根据 Fv/Fm 和 Fv/Fo 值的变化, 无法断定 2 种植物材料对水分胁迫处理的适应性的强弱或受伤害程度的大小。

表 2 水分胁迫对车前和紫花地丁叶绿素荧光参数的影响

处理	车前		紫花地丁	
	Fv/Fm	Fv/Fo	Fv/Fm	Fv/Fo
对照	0.876 ± 0.002a	7.077 ± 0.101a	0.841 ± 0.002a	5.279 ± 0.069a
1	0.868 ± 0.002b	6.568 ± 0.118b	0.834 ± 0.002ab	5.025 ± 0.151abc
2	0.866 ± 0.005bd	6.464 ± 0.271bd	0.837 ± 0.003ab	5.145 ± 0.119ab
3	0.867 ± 0.005b	6.546 ± 0.306b	0.830 ± 0.010bc	4.888 ± 0.136bc
4	0.858 ± 0.004c	6.058 ± 0.204c	0.831 ± 0.006bc	4.911 ± 0.235bc
5	0.859 ± 0.005cd	6.108 ± 0.250d	0.825 ± 0.010c	4.708 ± 0.301c

注: 表中不同字母标记的同列数据间差异显著 (P < 0.05), 表 3、4 与此同。

2.4 水分胁迫对车前和紫花地丁细胞电解质外渗率和丙二醛含量的影响

车前处理 1、2、3 的细胞电解质外渗率与对照均无显著差异, 处理 4、5 间以及与对照、处理 1、2、3 的差异均显著, 而紫花地丁除处理 1 与对照的差异不显著外, 其余处理均与对照的差异显著。这表明与车前相比, 紫花地丁的质膜透性对低水势更为敏感。在所有处理和对照中, 车前的电解质外渗率均比紫花地丁的低, 两者的电解质外渗率均随着培养液水势的降低呈逐渐增大的趋势 (表 3), 紫花地丁的增

幅高于车前, 两者相对于各自对照的最高增幅分别为 12.0% 和 54%。车前的电解质外渗率即使在处理 5 中也仅为 7.19%, 而相应的紫花地丁则达到 22.113%。从而说明车前的质膜稳定性高于紫花地丁, 在同样低的水势下, 紫花地丁细胞质膜受到的伤害比车前严重, 因为在水分亏缺的伤害机理中, 关键是引起膜伤害, 导致其它生理生化过程的失调^[17]。在水分胁迫条件下, 植物细胞的质膜透性变大, 细胞的电解质和小分子有机物外渗, 造成细胞代谢紊乱甚至死亡。

表 3 水分胁迫对车前和紫花地丁细胞电解质外渗率 (RP) 和丙二醛含量 (MDA) 的影响

处理	车前		紫花地丁	
	RP %	MDA / (Lmo# g ⁻¹)	RP %	MDA / (Lmo# g ⁻¹)
对照	4.67 ± 0.26a	0.116 ± 0.002a	9.80 ± 0.12a	0.148 ± 0.008b
1	4.70 ± 0.13a	0.121 ± 0.003a	9.93 ± 0.07a	0.220 ± 0.003a
2	4.90 ± 0.05a	0.130 ± 0.003a	12.95 ± 0.11b	0.192 ± 0.009a
3	4.75 ± 0.18a	0.178 ± 0.006b	13.39 ± 0.25bc	0.151 ± 0.004b
4	6.58 ± 0.33b	0.366 ± 0.031c	13.69 ± 0.23c	0.118 ± 0.032b
5	7.19 ± 0.28c	0.323 ± 0.031d	22.13 ± 0.68d	0.122 ± 0.036b

由表 3 可以看出, 车前的丙二醛水平随着培养液水势的降低呈现逐渐升高的趋势, 仅处理 5 的含量稍低于处理 4。膜质过氧化水平的升高会导致质膜相对透性的升高, 丙二醛是植物细胞膜质过氧化反应的重要产物, 而车前丙二醛的含量与质膜相对透性并不紧密相关, 这表明车前质膜相对透性升高并非仅由膜质过氧化造成。水分胁迫条件下, 植物的膜透性增大可能是由膜相变和活性氧伤害 2 种机制造成的^[17, 18]。具体到某一种植物或者胁迫的特定程度, 植物的膜透性增大可能主要是由 2 种因素中的 1 种或 2 种共同作用的结果, 单一地用膜质过氧化反应的程度来表示膜伤害的程度是不全面的, 对紫花地丁丙二醛含量和质膜透性的测定结果更是印证了这个观点。紫花地丁丙二醛含量随着培养液水势的逐渐降低而降低, 处理 1 丙二醛含量最大, 处理 3、4、5 的丙二醛含量则又与对照没有显著差异。这说明严重水分胁迫条件下紫花地丁质膜透性增大不是主要由细胞膜质过氧化导致。紫花地丁的活性

氧及丙二醛的代谢机制有待进一步研究。

2.5 水分胁迫对车前和紫花地丁叶片相对含水量和水分饱和和亏的影响

由表 4 可以看出, 车前和紫花地丁的叶片相对含水量均随着培养液水势的降低而下降, 紫花地丁下降的幅度均大于车前。多重比较结果表明: 车前在水势显著变化 (处理 2) 时水分饱和和亏才明显升高, 紫花地丁则在处理 1 时水分饱和和亏相比对照就已明显增大。这些均表明在水分胁迫条件下车前能较紫花地丁更好的保持体内的水分或从低水势栽培基质中吸收水分, 从而保证体内各种代谢活动的正常进行。根据 Hsiao 对植物水分亏缺程度划分的标准^[19, 20], 车前在 5 种处理条件下均为轻度水分亏缺 (相对含水量减低 8% ~ 10%), 而紫花地丁在处理 1、2 条件下为轻度亏缺, 在处理 3、4、5 条件下均为中度亏缺 (相对含水量减低 10% ~ 20%); 同样的低水势水平, 紫花地丁表现的水分亏缺程度高于车前。

表 4 水分胁迫对车前和紫花地丁叶片相对含水量 (RWC) 和水分饱和和亏 (WSD) 的影响

处理	车前		紫花地丁	
	RWC %	WSD %	RWC %	WSD %
对照	91.16 ± 1.07a	8.84 ± 1.07a	87.00 ± 0.89a	13.00 ± 0.89a
1	91.11 ± 1.03a	8.89 ± 1.03a	78.78 ± 0.87b	21.22 ± 0.87b
2	88.20 ± 0.96b	11.80 ± 0.96b	77.58 ± 0.97b	22.42 ± 0.97b
3	85.92 ± 0.39c	14.08 ± 0.39c	74.89 ± 2.14c	25.11 ± 2.14c
4	85.26 ± 0.24d	14.74 ± 0.24d	73.91 ± 0.89cd	26.09 ± 0.89cd
5	84.44 ± 0.17e	15.56 ± 0.17e	71.08 ± 1.11d	28.92 ± 1.11d

3 结论

(1) 从水分胁迫条件下 2 种植物的净光合速率、质膜透性、相对含水量和长势等方面分析,车前比紫花地丁抗旱。车前在水势为 -0.84 MPa 条件下胁迫 3 d 后仅为轻度水分亏缺,紫花地丁也仅为中度亏缺,说明车前和紫花地丁均具有较好的抗旱性。

(2) 2 种植物净光合速率、质膜透性和相对含水量 3 个指标均随水势的变化而变化,并在 2 种植物间表现显著的差异,结合前人对其它植物的研究^[21-22],认为 3 种指标较适于用来对不同种植物的抗旱性进行比较和鉴定。

(3) 根据水分胁迫条件下车前和紫花地丁 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值的变化未能鉴别出两者抗旱性的强弱。

(4) 随着培养液水势的降低,车前叶片的丙二醛含量逐渐升高,紫花地丁的丙二醛含量呈现先上升后下降的趋势,而 2 种植物的质膜透性均逐渐升高,说明膜质过氧化并非紫花地丁在水分胁迫条件下质膜透性增大的主要原因。由此可以认为,用丙二醛含量作为判定植物抗旱性、特别是不同种植物的抗旱性需特别慎重,其它用作植物抗旱性鉴定的生化指标可能也存在类似问题。紫花地丁丙二醛含量的变化出现异常现象,有待进一步的研究。

参考文献:

- [1] 张玲慧,夏宜平. 地被植物在园林中的应用及现状研究 [J]. 中国园林, 2003(9): 54~57
- [2] 汪天,李万莲,高文芳,等. 地被植物在园林中的选择与应用 [J]. 安徽农业大学学报(自然科学版), 1997, 24(4): 391~394
- [3] 杨玉凤. 车前草)) 有待开发的保健野菜 [J]. 吉林农业, 2003(8): 26
- [4] 张国秀,张岩,张立刚. 车前的用途 [J]. 中国林副特产, 2000

- (4): 40
- [5] 马成亮. 紫花地丁的栽培及利用价值 [J]. 特种经济动植物, 2002(2): 19
- [6] 吴永忠. 中药材车前子的栽培技术 [J]. 现代农业, 1999(1): 23
- [7] 阎永庆,范金萍,王洪亮. 紫花地丁分株移栽试验 [J]. 北方园艺, 1998(21): 140~141
- [8] 徐本美,孙运涛,孙超,等. 紫花地丁种子的萌发性状及其栽培繁殖 [J]. 种子, 2003(5): 24~27
- [9] 蔡朵珍,高振生,石飞华. 两种草坪地被植物紫花地丁和早开堇菜的同工酶研究 [J]. 中国草地, 1998(1): 48~49, 53
- [10] 石爱平,王红利,郭睿,等. 紫花地丁的几种抗逆指标研究初探 [J]. 北京农学院报, 1997, 12(1): 48~53
- [11] 张云贵,谢永红. PEG 在模拟植物干旱胁迫和组织培养中的应用 [J]. 亚热带植物通讯, 1994, 23(2): 61~64
- [12] MichelB E, Kaufmann M R. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000 [J]. Plant Physiol, 1962, 51: 914~916
- [13] MichelB E. Evaluation of the water potentials of polyethylene glycol 8000 both in the presence and absence of other solutes [J]. Plant Physiol 1983 72: 66~70
- [14] Berry JA, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis [A]. In Govind J. Photosynthesis (Vol 0) [M]. 1982 263~343
- [15] 刘祖祺,张石成. 植物抗性生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 371~372
- [16] 上海植物生理研究所. 现代植物生理学实验手册 [M]. 北京: 科学出版社, 1999
- [17] 张宪政,苏正淑. 作物水分亏缺伤害生理研究概况 [J]. 沈阳农业大学学报, 1996 27(1): 85~91
- [18] 吕庆,郑荣梁. 干旱及活性氧引起小麦膜脂过氧化与脱酯化 [J]. 中国科学(C辑), 1996 26(1): 26~30
- [19] H isao T C. Plant responses to water stress [J]. Ann Rev Plant Physiol 1973, 24 519~570
- [20] 王沙生,高荣孚,吴贵明. 植物生理学(第二版) [M]. 北京: 中国林业出版社, 1991 363~366
- [21] 胡新生,王世绩. 1 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望 [J]. 林业科学, 1998, 34(2): 77~89
- [22] 陈立松,刘星辉. 作物抗旱鉴定指标的种类及其综合评价 [J]. 福建农业大学学报, 1997, 26(1): 48~55