# 干旱条件下四种植物幼苗叶片细胞水分关系的比较

# 张成军15,郭佳秋2解恒才3张文辉4

- (1.南京师范大学生命科学学院 210097 江苏 南京)
- (2.哈尔滨医科大学第二附属医院,150086 黑龙江,哈尔滨)
- (3.哈尔滨太阳岛风景区,150010 黑龙江,哈尔滨)
- (4. 西北农林科技大学 ,712040 陕西 杨凌)
- (5.东北林业大学,150040,黑龙江,哈尔滨)

[摘要] 运用 PV 技术研究了土壤干旱胁迫下四种盆栽植物幼苗(辽东栎 Quercus liaotungensis、大叶白蜡 Fraxinus rhynchophylla、柔毛绣线菊 Spiraea pubescens 和二色胡枝子 Lepsedeza bicolor )叶片的细胞水分关系,以期认识叶片细胞水分在叶龄及生长型上的差异,结果发现,幼叶的渗透调节大于成熟叶和老叶;干旱增加了叶片细胞束缚水含量( $\theta$ )和细胞壁弹性模量系数( $\epsilon$ ),降低了叶片水分饱和状态下的渗透势( $\Psi_{\rm sat}$ ),质壁分离渗透势( $\Psi_{\rm ratp}$ ),质壁分离时细胞水分相对含量( ${\rm RW}\,C_{\rm dp}$ ),以及水分饱和状态下的重量与干重的比率( ${\rm TW}:{\rm DW}$ ),干旱引起两种乔木幼苗叶片的细胞水分参数显著变化,而对两种灌木影响不显著,说明前者的抗旱性较强,同时也表明植物叶片细胞水分关系和植物的生长型有关系,

「关键词 ] 干旱 PV 技术 水分关系 生长型

[中图分类号]0942,[文献标识码]A,[文章编号]1001-4616(2004)04-0072-04

# 0 引言

自 Scholander 和 Hamme $^{[1]}$ 应用压力 – 体积 $^{[1]}$  pressure-volume ,PV )曲线技术测量植物水势以来 这项技术已被广泛应用于研究植物细胞水分关系 ,探讨植物的抗旱性 . 研究发现 ,抗旱性强的植物具有较低的  $\Psi_{\rm up}$ 、 $\varepsilon$  和高的渗透调节  $\Delta\Psi^{[2]}$ .

在我国北方的暖温带地区,辽东栎( Quercus liaotungensis )林是分布最广的群落类型之一,也是北京东灵山地区分布最广泛的群落,伴生树种常有大叶白蜡( Fraxinus rhynchophylla )、棘皮桦( Betula dahurica )、五角枫( Acer mono )等,及其林下灌木胡枝子( Lepsedeza bicolor )、柔毛绣线菊( Spiraea pubescens )和六道木( Abelia biflora )等,它们常分布在海拔  $800 \sim 1~600~m$  的阳坡、半阳坡和半阴坡,因此水分常成为限制其成活和生长的重要因素,尤其是在幼苗阶段,虽然对辽东栎林中的主要优势树种辽东栎、大叶白蜡、柔毛绣线菊和二色胡枝子的水分关系已有研究  $^{4.51}$ ,但干旱时这些树种的叶片水分关系尚不清楚,因此,本文运用 PV 技术比较这四种植物的一年生幼苗在土壤干旱下的水分关系,以期认识乔木和灌木的叶片细胞水分对干旱反应的差异。

# 1 材料与方法

植物材料.辽东栎、大叶白蜡、柔毛绣线菊和二色胡枝子的种子来自于北京东灵山的辽东栎林.成年的辽东栎和大叶白蜡为乔木 柔毛绣线菊和二色胡枝子为灌木.种子采集回来后在实验室进行发芽育苗.幼苗在温室培养大约1年后移载到30 cm 深的盆中,每盆1株.试验期间,所有幼苗在温室内培养(人工光源,光照时间为800~1900,光强控制在200 $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>).

土壤干旱处理.挑选 24 株健康幼苗,每种 6 株 种内各植株生长状况类似.分成两组但随机摆放在一起.一组为对照 通过定期浇水保持良好的土壤水分,另一组试验开始时仅浇水至田间持水量然后停止浇水,一直到在早上 6 00 左右观测到大部分叶片出现萎蔫症状为止,并在此时进行取样.叶片水分关系的 PV 曲线的测量是根据郭连生<sup>[6]</sup>的方法.幼叶、成熟叶和老叶分别来自叶片完全展开后 5、15 和 25 d 的叶片.

收稿日期:2004-06-10.

基金项目: 国家自然科学基金"九五"重大资助项目(39893360).

作者简介:张成军,1968 - 博士,南京师范大学生命科学学院讲师,主要从事植物生理生态学研究,E-mail zhangcj211@hotmail.com

\_\_<sub>72</sub>万方数据

## 2 结果与分析

#### 2.1 水分饱和状态下的渗透势和渗透调节

Katerji 等 $^{7}$ 指出,叶子的渗透调节和叶龄有关.总体而言, $\Psi_{\rm sat}$ 不管在土壤干旱或对照条件下都随叶子年龄的增加而降低,降低的程度随种而异(表 1).两乔木间的  $\Psi_{\rm sat}$ 有显著差别,而灌木之间的差异不显著. 干旱对乔木的  $\Psi_{\rm sat}$ 有显著影响,而对灌木影响不显著. 和老叶相比,干旱使幼叶和成熟叶的渗透势发生明显降低(表 1),意味着叶片的渗透调节能力随着叶龄的增加而降低,幼叶具有较大的吸水潜能,为水分胁迫下幼叶从老叶夺取水分 $^{8}$ ,提供了证据.这与 Chartzoulakis 和 Loupassakf $^{9}$ )的研究结果一致. 从绝对渗透势(表 1)变化分析,渗透势有明显的种间差异. 但乔木之间的相对渗透势差异不显著,同样灌木之间也没有显著的差异,但乔木与灌木之间的差异是显著的. 说明两种乔木幼苗具有渗透调节的能力,而两种灌木幼苗几乎没有表现出渗透调节的能力,这可能与可溶性物质积累 $^{[10]}$ 以及细胞壁弹性大小有关.

种类	叶龄 -	$\Psi_{8}$	at/MPa	— 绝对渗透调节/MPa	相对渗透调节/%	
仲矣		对照	干旱	一 绝对渗透调节/MPa		
辽东栎 Quercusliaotungensis	幼叶	-1.35 <sup>a</sup>	- 1.91 a*	0.56ª	0.41ª	
	成熟叶	$-1.51^{\rm b}$	-2.05 b*	$0.54^{\mathrm{a}}$	$0.36^{a}$	
	老叶	$-1.76^{\rm c}$	-2.24°*	$0.48^{ m b}$	$0.27^{\mathrm{b}}$	
	均值	$-1.54^{A}$	$-2.07^{A*}$	$0.53^{\mathrm{A}}$	$0.34^{A}$	
大叶白蜡 Fraxinus rhynchophyll	幼叶	-1.21ª	- 1.72 a*	0.51 <sup>a</sup>	0.42ª	
	成熟叶	$-1.43^{\rm b}$	– 1.92 <sup>b</sup> *	$0.49^{ m b}$	$0.34^{\mathrm{b}}$	
	老叶	$-1.59^{\circ}$	$-2.00^{\circ}$ *	$0.41^{\circ}$	$0.26^{\mathrm{b}}$	
	均值	$-1.41^{B}$	$-1.88^{B*}$	$0.47^{\mathrm{B}}$	$0.33^{A}$	
柔毛绣线菊 Spiraea pubescenes	幼叶	-1.13ª	-1.21 <sup>a</sup>	0.08 <sup>a</sup>	0.07ª	
	成熟叶	-1.14 <sup>a</sup>	- 1.27ª	0.13ª	0.11a	
	老叶	$-1.21^{\rm b}$	$-1.33^{b}$	0.12 <sup>a</sup>	$0.10^{a}$	
	均值	-1.16 <sup>C</sup>	-1.27 <sup>C</sup>	0.11 <sup>C</sup>	0.09 <sup>C</sup>	
二色胡枝子 Lespedeza bicolor	幼叶	- 0.89ª	- 0.98ª	0.09ª	0.10 <sup>a</sup>	
	成熟叶	-0.99ª	$-1.05^{a}$	0.06 <sup>a</sup>	$0.06^{\rm b}$	
	老叶	-1.11 <sup>a</sup>	-1.14 a	0.03ª	$0.03^{\rm b}$	
	均值	$-1.00^{\circ}$	- 1.06 <sup>D</sup>	$0.06^{\mathrm{D}}$	$0.06^{\circ}$	

表 1 干旱对四种植物幼苗叶片水分饱和时的渗透势( Ψ.,..)及绝对渗透、相对渗透调节的影响

注:同一列内的不同小写字母表示种内不同叶龄的幼苗叶片之间有显著差异( $P \le 0.05$ ).不同的大写字母表示种间存在差异( $P \le 0.05$ ).\*表示水分处理之间有显著的差异( $P \le 0.05$ ).表中的每一个值是 3 个重复的平均值.

#### 2.2 叶片细胞发生质壁分离时的渗透势( $\Psi_{\pi l p}$ )

不管是土壤干旱条件还是对照状态下,辽东栎、大叶白蜡和柔毛绣线菊幼苗叶片的  $\Psi_{\pi lp}$ 随着叶龄的增加而降低,但是二色胡枝子的没有显著变化(表 2)。而且,土壤干旱对幼叶有较大的影响,而对老叶影响较小。

#### 2.3 叶片细胞发生质壁分离时的相对含水量( $RWC_{th}$ )

辽东栎和大叶白蜡的 RWC<sub>up</sub>随着叶龄的增加而增加,但对照条件下辽东栎的幼叶和成熟叶以及两种处理条件下的大叶白蜡没有显著变化(表 2),柔毛绣线菊和二色胡枝子的 RW $C_{up}$ 不存在叶龄的差异,就 RW $C_{up}$ 均值而言,乔木之间以及灌木之间没有显著差异,然而不管在干旱或对照条件下,乔木与灌木之间有显著差异,乔木幼苗叶片的 RW $C_{up}$ 较低,干旱对乔木的 RW $C_{up}$ 均值有影响,而对两种灌木的没有影响,

#### 2.4 束缚水(θ)

Levit[11]发现水分胁迫能够增加  $\theta$ .  $\theta$  变化大的物种 植物组织的可塑性较大[12]. 表 2 说明幼叶的  $\theta$  最低 ,而老叶的  $\theta$  最高 , $\theta$  随叶子年龄的增加而增加 ,这可能是由于成熟和完善的叶片有利于储存更多的水分在成熟的叶片细胞壁中[13]. 就  $\theta$  均值而言 ,对照条件下辽东栎的  $\theta$  最低 ,其次是大叶白蜡 ;二色胡枝子的  $\theta$  最高 ,其次是柔毛绣线菊 .土壤干旱后 ,辽东栎的  $\theta$  均值变化最大 ,其次是大叶白蜡 ,柔毛绣线菊的  $\theta$  均值没有显著变化 .这表明土壤干旱引起乔木树种的细胞壁中储存更多的水分[14] ,尤其在幼叶中 .

#### 2.5 细胞壁可塑性模量系数( $\varepsilon$ )

 $\epsilon$  随着叶龄的变化较小(表 2).和对照植株相比,土壤干旱后  $\epsilon$  显著增加,尤其是辽东栎幼苗,干旱对万方数据 — 73 —

幼叶的  $\varepsilon$  的影响程度普遍大于成熟叶和老叶 . 变化最大的  $\varepsilon$  是辽东栎的幼叶 ,高达 96% ,而变化最小的是柔毛绣线菊的老叶 ,仅有 5% . 表 2 也表明乔木的  $\varepsilon$  小于灌木的 ,说明乔木的细胞壁弹性较好 [5-16] ,具有较大的渗透调节能力 ,这与渗透势的变化相符(表 1 ).

#### 2.6 水分饱和状态时的重量和干重的比率(TW:DW)

TW:DW 随着叶子年龄的增加而降低(表 2),这与  $Tuomela^{[17]}$ 的研究结果一致. TW:DW 存在种间差异. 辽东栎和大叶白蜡幼苗具有较高的 TW:DW ,尤其是辽东栎幼叶高达 3.94. 相比较而言 ,柔毛绣线菊和二色胡枝子的叶片具有较小的 TW:DW.

- nup · · · · · up · · · · ·											
种类	叶龄	$\Psi_{ m \pi tlp}/{ m MPa}$		$RWC_{tlp}/\%$		θ/%		ε/MPa		TW:DW	
		对照	干旱	对照	干旱	对照	干旱	对照	干旱	对照	干旱
	幼叶	- 1.88ª	-2.69 <sup>a*</sup>	77.8ª	89.3ª*	9.4ª	23.5a* *	6.8ª	13.3a* *	3.94ª	3.25 <sup>a*</sup>
辽东栎	成熟叶	- 1.88ª	-2.62ª*	$77.9^{a}$	$86.1^{\mathrm{b}*}$	$13.5^{\mathrm{b}}$	26.3 <sup>b*</sup> *	$7.5^{\rm b}$	13.7 <sup>b*</sup> *	$3.41^{\rm b}$	$2.85^{\rm b*}$
Quercus liaotungensis	老叶	$-1.57^{\rm b}$	$ 1.89^{\rm b*}$	$80.2^{\mathrm{b}}$	81.3°	$15.8^{\rm c}$	20.1°**	$7.6^{\rm b}$	14.1 <sup>b*</sup> *	$3.13^{\rm c}$	$2.74^{\mathrm{b}*}$
	均值	$-1.78^{A}$	$-2.40^{A*}$	$78.6^{A}$	85.7 <sup>A*</sup>	$12.9^{A}$	23.3 <sup>A**</sup>	$7.3^{A}$	13.7 <sup>A * *</sup>	$3.49^{A}$	$2.95^{A*}$
	幼叶	- 1.78ª	-2.33 <sup>a*</sup>	81.4ª	84.3 <sup>a*</sup>	11.3ª	19.4 <sup>a* *</sup>	11.2ª	14.5 <sup>a</sup> *	3.22ª	2.67 <sup>a*</sup>
大叶白蜡	成熟叶	-1.71a	-2.21 <sup>a*</sup>	83.5ª	83.5ª	$15.4^{\mathrm{b}}$	22.6 <sup>b*</sup> *	$13.1^{\mathrm{b}}$	16.5 <sup>b</sup> *	$2.96^{\mathrm{b}}$	$2.47^{\mathrm{b}*}$
Fraxinus rhynchophyll	老叶	$-1.58^{\rm b}$	$-1.69^{\rm b}$	$86.1^{\rm b}$	$86.8^{\rm b}$	$18.1^{\rm c}$	$24.1^{\rm c*}$	$13.0^{\rm b}$	$16.7^{\mathrm{b}*}$	$1.87^{\circ}$	1.62°*
	均值	$-1.69^{A}$	$-2.08^{B*}$	$83.4^{A}$	84.9 <sup>A*</sup>	$14.9^{B}$	22.0 <sup>B**</sup>	$12.4^{B}$	$15.9^{B*}$	$2.68^{B}$	$2.25^{B*}$
	幼叶	- 1.32 <sup>a</sup>	- 1.74 <sup>a*</sup>	89.2ª	91.1ª	17.2ª	21.3 <sup>a*</sup>	12.8 <sup>a</sup>	15.9 <sup>a</sup> *	2.25 <sup>a</sup>	1.89 <sup>a*</sup>
柔毛绣线菊	成熟叶	$-1.56^{\rm b}$	$-1.79^{\mathrm{b}*}$	90.2ª	91.2ª	$19.4^{\mathrm{b}}$	$22.6^{\mathrm{b}*}$	$15.1^{\mathrm{b}}$	$17.6^{\mathrm{b}*}$	$1.84^{\rm b}$	$1.62^{\mathrm{b}*}$
Spiraea pubescenes	老叶	$-1.41^{\rm c}$	$-1.48^{\circ}$	$91.4^{a}$	$92.0^{\mathrm{a}}$	$23.6^{\rm c}$	$24.9^{\circ}$	$17.4^{\rm c}$	$18.2^{\rm c}$	$1.23^{\rm c}$	$1.14^{\rm c}$
	均值	$-1.43^{B}$	$-1.67^{C*}$	$90.2^{B}$	$91.4^{B}$	$20.0^{\circ}$	$22.9^{\circ}$	15.1 <sup>C</sup>	17.2 <sup>C</sup> *	1.77 <sup>C</sup>	1.55 <sup>C</sup> *
	幼叶	- 0.94ª	- 1.12ª	88.1ª	88.4ª	21.5ª	23.1ª*	14.7ª	17.8°*	1.45ª	1.13 <sup>a*</sup>
二色胡枝子	成熟叶	- 1.13 <sup>a</sup>	- 1.22ª	87.9ª	88.3ª	$24.3^{\rm b}$	$25.6^{\mathrm{b}*}$	$21.3^{\mathrm{b}}$	$23.6^{\mathrm{b}*}$	$1.21^{\rm b}$	$1.02^{\mathrm{b}*}$
Lespedeza bicolor	老叶	- 1.14 <sup>a</sup>	- 1.19 <sup>a</sup>	88.4ª	88.6ª	$26.5^{\circ}$	$27.1^{\rm c*}$	25.1°	$26.3^{\circ}$	$1.10^{\rm c}$	$0.95^{\rm c}$
	均值	-1.07 <sup>C</sup>	$-1.18^{D}$	$88.1^{B}$	$88.4^{B}$	24.1 <sup>D</sup>	25.2 <sup>D*</sup>	$20.3^{D}$	22.6 <sup>D*</sup>	$1.25^{\mathrm{D}}$	$1.03^{\mathrm{D}}$

表 2 干旱对四种植物幼苗叶片的  $\Psi_{\pi llp}$ 、 $RWC_{tlp}$ 、 $\theta$ 、 $\varepsilon$  以及 TW:DW 的影响

注 :同一列内不同的小写字母表示同一种内不同叶龄的叶片之间有显著差异( $P \le 0.05$ ). 不同的大写字母表示种间存在差异( $P \le 0.05$ ). \*\* 、\*\*\* 表示水分处理之间有显著的差异( $P \le 0.05$ )和极显著差异( $P \le 0.01$ ).表中的每一个值是 3 个重复的平均值.

### 3 结论

细胞渗透调节能力和 ε 的变化表明:植物叶片的渗透调节能力随着叶龄的增加而降低.而且,乔木树种幼苗种具有渗透调节的能力,而柔毛绣线菊和二色胡枝子几乎没有表现出渗透调节的能力.

四种植物的细胞组织可塑性大小 辽东栎 > 大叶白蜡 > 柔毛绣线菊 > 二色胡枝子.

水分关系可能和植物的生长型存在相关性.辽东栎和大叶白蜡幼苗的  $\psi_{\rm sat}$ 和  $\Psi_{\rm rulp}$ 小于柔毛绣线菊和二色胡枝子幼苗的(表 1 和表 2 ) 意味着乔木幼苗具有较大的水势梯度 ,这是水分从土壤运输到冠顶所必需的 ,保证植物水分的快速吸收 ,能够使乔木幼苗在同其它共群落植物的竞争中占优势 .然而 ,像柔毛绣线菊和二色胡枝子较低的灌木可能不需要这样大的水势梯度 ,所以  $\psi_{\rm sat}$ 和  $\psi_{\rm llp}$ 相对较高 .

#### [参考文献]

- [1] Scholander PF, Hammel HT. Hydrostatic pressure and osmotic potentials in leaves of mangroves and some other plants J]. Plant Physiol, 1964 A1(2) 429—432.
- [2] 冯金朝. 沙生植物水分特征曲线及水分关系的初步研究[J]. 中国沙漠 ,1995 ,15(3) 222—226.
- [3] 李吉跃. PV 技术在油松侧柏苗木抗旱性研究中的应用[J]. 北京林业大学学报 ,1989 ,11(1)3—11.
- [4] 李海涛 陈灵芝. 暖温带森林生态系统主要树种若干水分参数的季节变化[J]. 植物生态学报 ,1998 ,2X(3) 202—213.
- [5] 张文辉 孙海芹 赵则海 筹. 北京东灵山辽东栎林优势植物水分适应特性[J]. 植物生态学报 2001 25(4):438—443.
- [6] 郭连生. 温度对压力-容积分析和对植物组织吸水的影响 J]. 应用生态学报 ,1992 3(4)302—307.
- [7] Katerji N , Van Hoorn J W , Hamdy A , Mastrorilli M , et al . Response of two varieties of lentil to soil salinity J]. Agr Water Management , 2001 47(3):179—190.
- [8] 王玮 [李德全] 植物盐分胁迫与水分胁迫的异同[J]. 植物生理学通讯 2003 39(5):491—492.
- [9] Chartzoulakis K S , Loupassaki M H. Effects of NaCl salinity on germination , growth , gas exchange and yield of greenhouse eggplant 74万方数据

- [ J ]. Agr Water Management ,1997 32(3) 215—225.
- [10] 王孟本 冯彩平 李洪建 筹,树种保护酶活性与 PV 曲线水分参数变化的关系[J].生态学报 2000 20(1):173—176.
- [11] Levitt J. Responses of plants to environmental stresses [M]. New York: Academic Press ,1972.697.
- [12] 郭连生,田有亮. 运用 PV 技术对华北常见造林树种耐旱性评价的研究 J].内蒙古林学院学报,1998,20(3):1—8.
- [13] Davies S D, Mooney H A. Tissue water relations of four co occurring chaparral shrubs J]. Oecologia ,1986 ,70(4) 527—535.
- [14] Gaff DF, Carr DJ. The quantity of water in the cell wall and its significance JJ. Aust J Biol Science ,1961,14(4) 299—311.
- [ 15 ] 李岩 | 李德全 | 潘海春 | 等. PV 技术在研究细胞壁弹性调节上的应用[ J ]. 植物生理学通讯 ,1996 *32*( 3 ) 201—203 .
- [ 16 ] Larcher W. Physiological Plant Ecology M]. 3rd Edition. Berlin Springer-Verlag 1995 217—226.
- [17] Tuomela K. Leaf water relations in six provenances of *Eucalyptus microtheca*: a greenhouse experiment J. Forest Ecology and Management ,1997 92(1):1—10.

# Comparison in Leaf Cell Water Relations Between Four Species Seedlings Under Drought

Zhang Chengjun<sup>1,5</sup>, Guo Jiaqiu<sup>2</sup>, Xie Hengcai<sup>3</sup>, Zhang Wenhui<sup>4</sup>

- (1. School of Life Sciences, Nanjing Normal University, 210097, Nanjing, China)
- (2. The Second Affiliated Hospital of Harbin Medical University, 150086, Harbin, China)
- (3. Beauty Spot of Harbin Taiyang Island, 150010, Harbin, China)
- (4. Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, 712040, Yangling, China)
- (5. Northeast Forestry University, 150040, Harbin, China)

Abstract: Quercus liaotungensis forest which is very common in northern China where water is the major factor influencing plant survival and growth , especially for seedlings. In order to get the differences in leaf cell water relations between tree and shrub species , leaf cell water relations were investigated using pressure-volume technique in two tree species ( Quercus liaotungensis and Fraxinus rhynchophylla ) and two shrub species ( Spiraea pubescens and Lepsedeza bicolor ) which were one-year-old potted seedlings subjected to natural soil drought by withholding water. The results showed that the osmoregulation in young leaves was greater than that in mature and old ones for four species seedlings all. Drought increased bound water(  $\theta$  ) and modulus of bulk elasticity (  $\varepsilon$  ), whereas decreased osmotic potential at full turgor point (  $\Psi_{\rm sut}$  ), osmotic potential at turgor loss point (  $\Psi_{\rm rulp}$  ) and relative water content at turgor loss point ( RW  $C_{\rm tlp}$  ) and the ratio of weight at full turgor: dry weight ( TW:DW). Soil drought caused significant changes in water relation parameters in two tree species while not markedly alterations in two shrub species, indicating that the drought resistance may be greater in tree species than in shrub species. The findings, in combination with changes in plasticity of cell tissues, showed that drought resistance can be ranked with such an order for these four species seedlings: Quercus liaotungensis > Fraxinus rhynchophylla > Spiraea pubescens > Lepsedeza bicolor. Meanwhile, the results here also suggest that responsive differences in water relations of plant leaves to soil drought may be related to appearances of potential growth forms, namely, plant growth forms could be affected by environmental conditions like water stress.

Key words 'soil drought', PV technique, water relations, growth form

「责任编辑:孙德泉]