

冬小麦抗旱性与膜脂过氧化 及其氮素调控机理

苟升学

(陕西省杂交油菜研究中心, 陕西大荔 715105)

摘要:为了探明干旱条件下小麦拔节期膜质过氧化物以及保护酶系之间关系及其氮素调控机理,在大田试验条件下,测定了两个不同抗旱性小麦品种郑麦9023(水地品种,抗旱性差)和长武134(旱地品种,抗旱性强)在不同施氮量条件下拔节期叶片MDA、 H_2O_2 含量以及SOD、CAT活性的变化。结果表明,抗旱性和小麦叶片的保护酶活性和膜质伤害物质的含量密切相关,而且受氮素营养的调控。抗旱品种相对不抗旱品种具有较高的SOD和CAT活性,而MDA和 H_2O_2 较低;MDA和 H_2O_2 含量随施氮量的增加呈现先降后升的趋势,而SOD和CAT则呈相反的变化趋势。适量施用氮素对抗旱性建立的贡献主要表现在其降低了超氧阴离子的产量,从而使SOD活性降低和CAT活性提高,使得 H_2O_2 和MDA含量维持在较低水平。

关键词:冬小麦;膜脂过氧化;抗旱性;氮素

中图分类号:S311

文献标识码:A

论文编号:2009-0541

The Relationship of Drought Resistance and Cell Membrane Superoxide of Winter Wheat mediated by Nitrogen

Gou Shengxue

(Hybrid Rapeseed Research Center of Shaanxi Province, Dali Shaanxi 715105)

Abstract: The research studied the relationship of membranes superoxidize and drought resistance regulated by nitrogen in winter wheat leaves. The content MDA and H_2O_2 , the activity of SOD and CAT in the leaf of Zhengmai 9023 (drought-vulnerable wheat variety) and Changwu 134 (drought-resistant wheat variety) which applied by difference quantity nitrogenous manure have investigated under field. The result showed that the drought-resistance relate to the leaf protectase activity and cell membrane superoxide significantly, moreover, mediated by nitrogen manure. The drought-resistant wheat variety has the higher protectase activity than drought-vulnerable wheat variety and lower MDA and H_2O_2 content; the dynamics of MDA and H_2O_2 content is reduced firstly and than increased as applied nitrogen manure quantity increased, it is contrary to protectase. As a conclusion, the drought-resistance capability formed in key growth stage is important to its expression in all growth stages, because the nitrogen supplying decreased SOD and XOD activity and increased the CAT activity, so the yield of superoxide anion and the leaf H_2O_2 and MDA content have decreased.

Key words: winter wheat, membrane superoxide, drought-resistance, nitrogen

0 引言

当植物在受到逆境伤害时,膜脂伤害物质(超氧阴离子、单线态氧、 H_2O_2 、MDA)和保护酶系(SOD、POD、

CAT)之间的动态平衡被打破,造成膜脂伤害物质的积累,最终引起质膜透性增加而导致代谢紊乱甚而细胞死亡。因此,提高植物的抗氧化能力,可以增强植物对

基金项目:陕西省自然科学基金项目(2007CJ20)资助。

第一作者简介:苟升学,男,1959年出生,高级农艺师,主要从事作物遗传育种研究。通信地址:715105 陕西省大荔县陕西省杂交油菜研究中心, E-mail: 289515919@qq.com。

收稿日期:2009-03-28,修回日期:2009-03-31。

逆境的适应能力^[1-3]。氮素作为植物的生命元素,它深刻地影响着植物生长发育的各个生理生化过程,氮素会影响植物体内保护酶系的活性^[4]。孙群等就氮素在水亏缺下对玉米幼苗膜脂过氧化的影响研究中表明,在水分胁迫下氮素营养(5~10 mmol/L NO₃⁻-N)明显提高玉米叶片中SOD和CAT活性,对增强超氧化物自由基的清除能力有利,当低氮或氮素营养过高时,都会增加膜脂过氧化水平,导致MDA含量增加^[5]。肖凯等的研究认为,氮素减缓了小麦旗叶的衰老,增强了叶片RUBPcase酶的活性,提高保护酶系的活性和降低H₂O₂等过氧化物的含量^[6]。在干旱胁迫下,小麦叶片的保护酶系活性下降造成MDA及过氧化物的含量增加而是造成产量下降的主要生理成因之一^[7]。过去对盐胁迫^[8]、重金属胁迫^[9]、水亏缺^[10]等条件下植物保护酶系活性的变化作过较多的研究,但在小麦拔节期叶片保护酶系活性与氮素水平间的关系尚需更多探讨。拔节期到抽穗前是小麦一生中生长速度最快、生长量最大的时期^[11],因此,对于干旱条件下小麦拔节期膜质过氧化物以及保护酶系之间关系的氮素调控机理的研究,将有助于更进一步认识氮素对小麦抗逆生理机制的建立的作用并进行调控。作者对不同氮素处理的两个不同抗旱特性小麦品种在拔节期叶片中保护酶活性的变化进行了研究,以探究氮素水平影响作物膜质过氧化及其抗旱性的生理机理。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验在陕西省杨陵区实施,试验以冬小麦为研究材料,采用二因素完全随机设计法,五个施氮水平(纯N):1,低氮水平:0 kg/hm²(N0)、90 kg/hm²(N90);2,中氮水平:180 kg/hm²(N180);3,高氮水平:270 kg/hm²(N270)、360 kg/hm²(N360)。播种量为300万粒/hm²,

小区播种量为1800粒,每小区播种20行,行距15 cm,每行播种90粒。两个小麦品种为郑麦9023(水地品种,抗旱性差)和长武134(旱地品种,抗旱性强),两个品种千粒重无差异(分别为43.58 g和43.61 g),二者都属中熟冬小麦品种,冬性为弱冬性。小区面积为2 m×3 m,小区之间用深度为3m的水泥板分隔。每处理三重复,共计30小区。

供试土壤为中壤,全氮含量为0.11%,水解氮为118.43 mg/kg,有机质为1.32%,磷素(P₂O₅)施肥量为75 kg/hm²。供试土壤田间持水量为19.76%,播前土壤含水量为0~300 cm土壤平均含水量223.39 g/kg。小麦生长发育期间的降雨量为246.7 mm,略低于250 mm的常年平均降雨量。小麦生长期不灌溉,试验管理同大田生产。

1.2 测定项目及方法

过氧化氢(H₂O₂)含量的测定参照Mukherjee & Choudhuri(1983)的方法^[12];叶片中MDA含量参照Cakmak & Marschner^[13]方法测定;过氧化氢酶(CAT)活性的测定参照曾韶西等(1997)的方法^[14];超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定参照陈一舞等(1997)的方法^[15]。

2 结果分析

2.1 氮素对不同抗旱性品种MDA含量的影响

MDA作为膜脂过氧化产物,已被证明其生成是由体内自由基引发而产生的,其积累来自不饱和脂肪酸的降解^[16],细胞MDA的含量高低可反映细胞膜脂过氧化的程度的主要指标之一。小麦品种的抗旱性和施氮量都会对叶片MDA水平有显著影响。图1的数据表明,两个抗旱性不同的小麦品种,叶片MDA含量均随施氮量的增加呈现先降后升的趋势。抗旱品种的下降低势较不抗旱品种平缓,表明在低氮条件下,抗旱性

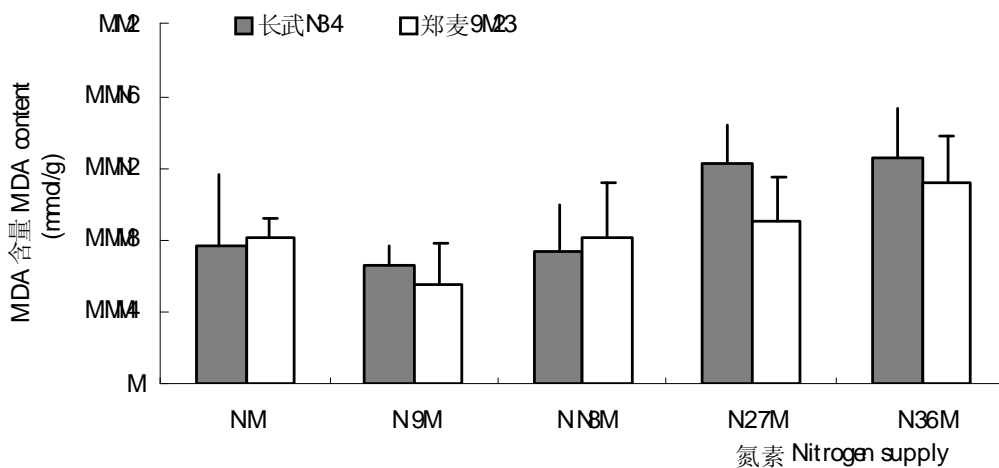


图1 对小麦叶片MDA含量对氮素的响应

强的品种具有较强的膜脂保护能力。在中高氮条件下,两个品种叶片的MDA均有明显的增加趋势,说明过量施氮增加了细胞膜脂过氧化的可能性。但抗旱品种小麦在270-360水平范围内脂质过氧化速度与膜脂修复速度处在动态平衡的状态,MDA总量保持不变;在这个氮素水平条件下,不抗旱小麦品种的脂质过氧化仍然继续占支配地位,MDA含量持续上升趋势。这表明不同抗旱性小麦品种对MDA合成的绝对量虽然是重要的指标,并不是唯一指标,其中膜脂修复速度也可能参与了抗脂质过氧化损伤的机制。

2.2 施氮量对不同抗旱性小麦品种叶片H₂O₂含量的影响

一般认为H₂O₂是超氧阴离子被SOD还原的产

物,对细胞具有较强的氧化损伤能力,细胞内H₂O₂含量的高低同样表征了质膜受损伤的程度。此试验条件下,细胞内H₂O₂含量随施氮量变化的趋势与MDA相同,随施氮量的增加,细胞H₂O₂含量呈先降低后升高的趋势(图2);不同抗旱性品种的变化幅度有明显的差异,在低氮条件下,长武134较郑麦9023的H₂O₂含量低,而且呈现较为平缓的变化趋势;在高氮条件下,细胞H₂O₂含量较低氮时增高,品种之间的差别不明显,表明过量施氮导致细胞抗氧化能力的减弱;证明抗旱性的建立与细胞膜抗氧化力是密切相关的,而适量的氮素供应能够增强细胞膜的抗氧化能力,暗示了适当的氮素供应对增强小麦的抗旱力具有积极意义。

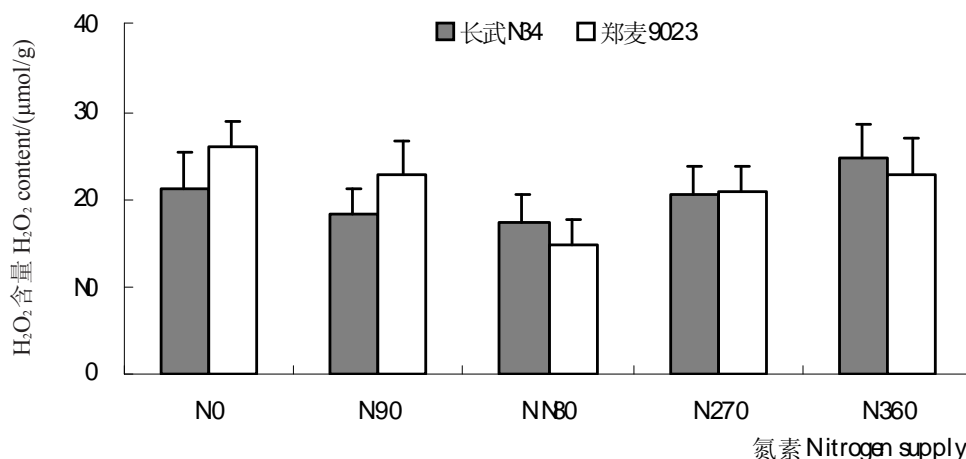


图2 小麦叶片H₂O₂含量对氮素的响应

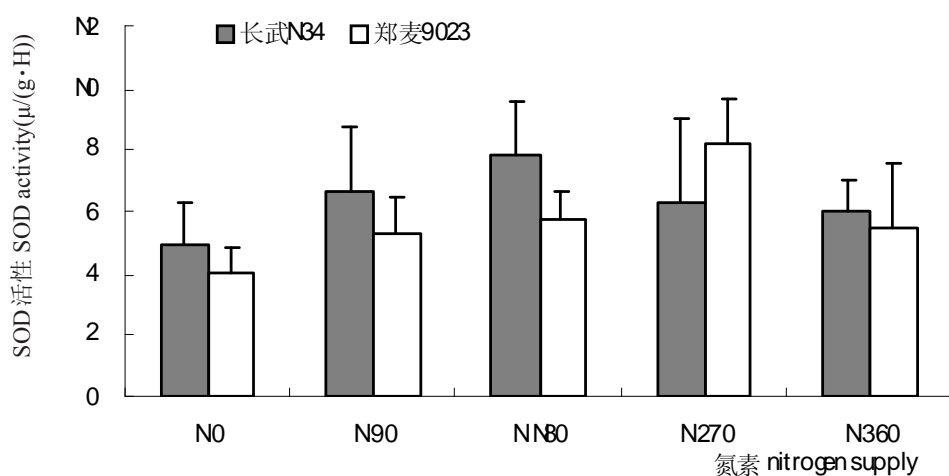


图3 小麦叶片SOD活性对氮素的响应

2.3 抗旱性和施氮量对小麦叶片SOD活性的影响

与MDA和H₂O₂的变化趋势相反,SOD活性随着施氮量的增加呈现先上升后下降的趋势,表明适量的氮素供应能够提高SOD活性,从而增强细胞抗氧化能力;过量施氮则会打破膜脂伤害物质和保护酶之间的

平衡,使得保护酶系活性降低而导致膜脂伤害物质累积(图3)。抗旱性强的品种有相对较高的SOD活性,但是这种效应随施氮量的不同而有所变化,在高氮条件下,抗旱性弱的品种SOD活性较高,这主要是因为随着施氮量的增加,郑麦9023的SOD活性呈上升的

趋势,所以抗旱性和SOD活性之间有相互联系,而且通过氮素可以实现对这种关系的调控。使得SOD及时有力地清除代谢过程中产生的活性氧自由基等毒害物质,使原生质膜脂过氧化程度降低,细胞能较长时间维持结构完整,进行正常的新陈代谢。

2.4 抗旱性和氮素对小麦叶片CAT活性的调节机制

CAT能够将细胞内 H_2O_2 还原为 H_2O 和释放 O_2 ,是将过氧化物最终消除的关键性酶之一,其活性高低反映了植物最终清除质膜伤害物质的能力,一般情况下,

CAT活性与SOD和POD活性是密切关联的。试验结果表明(图4),CAT活性因施氮量的增加呈现先上升后下降的趋势,说明在适量氮素供应的条件下,氮素提高了叶片CAT的活性,过量施氮时,CAT活性将下降,达到对照的水平;在相同施氮量条件下,抗旱品种较不抗旱品种有较高的CAT活性;结果表明,抗旱性同样和CAT密切相关,CAT等保护酶系活性的提高增强了膜质抗氧化能力,而膜质抗氧化能力的提高是抗旱性建立的主要因素之一。

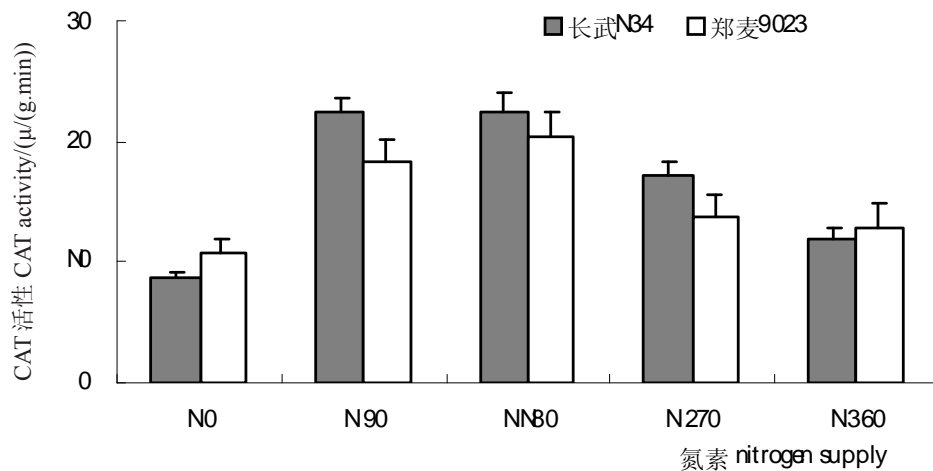


图4 小麦叶片CAT活性对氮素的响应

3 讨论

许多逆境条件能影响植物体内的活性氧代谢平衡,即增加活性氧($O_2^{\cdot-}$ 、 OH^{\cdot} 、 H_2O_2 等)的含量,破坏保护酶系活性,最终导致细胞膜脂过氧化作用加强,膜透性增大,膜系统的结构功能受损^[17]。SOD是 $O_2^{\cdot-}$ 主要的清除剂,它可将 $O_2^{\cdot-}$ 歧化为 H_2O_2 与 O_2 ,控制脂质氧化,减少膜系统的伤害,陈少裕(1991)研究认为SOD处于抵御活性氧伤害的“第一道防线”^[13]。而 H_2O_2 的毒性不仅是由于它本身积累所导致的直接伤害,更重要的是它可产生更具破坏性的 OH^{\cdot} ,因而细胞内SOD与 H_2O_2 清除酶类的平衡是至关重要的^[18]。CAT广泛分布于植物组织,是细胞内 H_2O_2 的重要清除剂^[19]。丙二醛(MDA)为膜脂过氧化产物,是膜脂过氧化的指标之一^[20-21]。植物对逆境的抗性在细胞水平上的表现主要在于膜脂抗氧化能力的高低,因此,通过对生理调节机制的优化,增强细胞抗氧化能力,是有效提高植株水平抗逆性的途径。试验结果表明,保护酶系活性与小麦抗旱性密切相关,抗旱品种具有较高的保护酶活性,并且适量的氮素可以提高保护酶活性,进而提高植物对逆境的适应能力;高氮增强了叶片对干旱胁迫的敏感度,降低了植物对干旱的适应能力。氮素的过量应用降低了保护

酶系的活性和使得膜脂过氧化物物质的积累,将影响细胞正常的生理代谢活动。

参考文献

- [1] 张继澎.植物生理学[M].西安:世界图书出版公司,1999:395-400.
- [2] Fridovich I. The biology of oxygen radical [J]. Science.1975,20(1): 875-880.
- [3] 陈少裕.膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J].植物生理学通讯,1991, 27(2):844-890.
- [4] 上官周平,李世清编著.旱地作物氮素营养生理生态[M].北京:科学出版社,2004: 32-33.
- [5] 孙群,梁宗锁,王渭玲,等.氮对水分亏缺下玉米幼苗膜脂过氧化及光合速率的影响[J].西北农业学报,2001,10(1):7-10.
- [6] 肖凯,张荣铤,钱维朴.氮素营养控制小麦旗叶衰老和光合功能衰退的生理机制[J].植物营养与肥料学报,1998,4(4):371-378.
- [7] 林琪,侯立白,韩伟,等.干旱胁迫对小麦旗叶活性氧代谢及灌浆速率的影响[J].西北植物学报, 2003,23(12):2152-2156.
- [8] 庞欣,王东红,彭安.铅胁迫对小麦幼苗抗氧化酶活性的影响[J].环境科学,2001,2(25):108-111.
- [9] 任红旭,陈雄,孙国钧,等.抗旱性不同的小麦幼苗对水分和NaCl胁迫的反应[J].应用生态学报,2000,11(5):718-722.
- [10] 许振柱,于振文,董庆裕,等.水分胁迫对冬小麦旗叶细胞质膜及叶肉细胞超微结构的影响[J].作物学报,1997,23(3):370-377.

- [11] 山仑,陈培元主编.旱地农业的生理生态基础[M].北京:科学出版社,1998:502-506.
- [12] Cakmak I M, Arschner H M. Agnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves [J]. *Plant Physiology*, 1992, 12(2): 221-227.
- [13] Mukherjee S P, Choudhuri M A. Implications of water stress induced change in levels of endogenous ascorbic acid and hydrogen peroxide in *Vigna* seedlings [J]. *Physiologia Plantarum*, 1983, 58: 166-170.
- [14] Zeng S X, Wang Y R, Li M R. Comparison of the changes of membrane protective system in rice seedlings during enhancement of chilling resistance by different stress pretreatment [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39:308-314.
- [15] 陈一舞,邵桂花,常汝镇.盐胁迫对大豆幼苗不同器官子叶超氧化物歧化酶的影响[J].作物学报,1997,23:214-219.
- [16] 段咏新,李松泉,傅家瑞.钙对延缓杂交水稻叶片衰老的作用机理[J].杂交水稻,1997,12(6):23-25.
- [17] 赵会杰,王向阳,彭文博,等.小麦灌浆后期青枯骤死与体内活性氧代谢关系的研究[J].作物学报,1994,20(3):303-305.
- [18] 陈京.抗旱性不同的甘薯品种对渗透胁迫的生理响应[J].作物学报,1999,25:232-236.
- [19] 徐仰仓,王静.小麦幼苗光呼吸与活性氧累积的关系[J].植物生理与分子生物学学报,2003,29(2):92-96.
- [20] 王月福,于振文,潘庆民.不同水分处理对耐旱性不同小麦品种旗叶衰老的影响[J].西北植物学报,2002, 22 (2):303-308.
- [21] 张岁岐,山仑.土壤干旱条件下氮素营养对玉米内源激素含量影响[J].应用生态学报,2003,14(9):503-506.