

水分胁迫及自然复水对澳洲坚果幼苗叶片性状的影响*

岳海¹, 倪书邦^{1**}, 陈丽兰¹, 陶丽¹, 李文华¹, 原慧芳²

(1. 云南省热带作物科学研究所, 云南 景洪 666100; 2. 云南农业大学园林园艺学院, 云南 昆明 650201)

摘要: 以澳洲坚果幼苗为试材, 探讨水分胁迫及复水处理下叶片性状的适应性变化。结果表明, 澳洲坚果幼苗在水分亏缺胁迫下叶面积、比叶面积呈现下降趋势, 水分胁迫强度越大, 其下降越大, 叶绿素总量呈现先降后升趋势, 脯氨酸积累量显著升高; 复水 30 d 后, 水分亏缺处理下的澳洲坚果单叶面积、比叶面积、叶绿素总量表现出显著的补偿效应, 胁迫程度大, 反弹大; 在西双版纳特有的旱季与雨季区别明显情况下, 饱和和土壤水分处理 (对照) 下, 澳洲坚果幼苗单叶面积、比叶面积、叶绿素总量在旱季均有不同程度下降, 自然复水后略有上升, 相反脯氨酸含量呈现先升后降。

关键词: 澳洲坚果; 水分胁迫; 叶面积; 叶绿素含量; 复水; 激发效应

中图分类号: S 664.9.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X (2008) 04-0540-05

Effect of Water Stress and Natural Rewatering on Leaf Traits of *Macadamia* Seedlings

YUE Hai¹, NI Shu-bang¹, CHEN Li-lan¹, TAO Li¹, LI Wen-hua¹, YUAN Hui-fang²

(1. Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong 666100, China;

2. Faculty of Landscape and Horticulture, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: The changes of leaf trait physiological indices of *Macadamia* seedlings under water stress and rewatering were studied. The result showed that under water stress, the leaf area and the specific leaf area of the *Macadamia* seedlings decreased, the severer the water stress was, the bigger the decline was, chlorophyll content decreased early and increased late, the proline content significantly increased; after 30 d natural rewatering, the obvious compensatory growth or effects of leaf area, specific leaf area and chlorophyll content of the *Macadamia* seedlings occurred under water deficit, the severer the water stress was, the bigger the rebound was. In the case that the rainy and dry seasons were obviously different in Xishuangbanna, the leaf area, specific leaf area and chlorophyll content of the *Macadamia* seedlings rose under saturated soil water (CK) in dry seasons and fell after natural rewatering, but the proline content increased at first and decreased after natural rewatering in dry season.

Key words: *Macadamia*; water stress; leaf area; chlorophyll content; rewatering; stimulation

澳洲坚果 (*Macadamia integrifolia*) 是我国南方近年才发展起来的新兴果树, 系山龙眼科

(Proteaceae) 澳洲坚果属 (*Macadamia* sp.) 植物, 原产于澳大利亚昆士兰与新南威尔士的亚热带

收稿日期: 2007-04-29 修回日期: 2007-10-10

* 基金项目: 云南省科技攻关计划项目资助 (2003NG07)

** 通讯作者 E-mail: sdnee@sina.com

作者简介: 岳海 (1976-) 男, 山西祁县人, 硕士, 现主要从事热带作物生理生态研究。

E-mail: yuehaiwzh@126.com

带雨林,由于其经济价值较高,全世界近年发展较快^[1]。我国对澳洲坚果的引种栽培以及研究开发起步较晚,从20世纪70年代才进行正式引种试种,现引种试种的省区有广东、广西、云南、海南、福建、浙江、四川、贵州等^[2],其中云南省澳洲坚果种植面积最大,2006年云南省栽培面积达5 000 hm²左右^[3]。就云南澳洲坚果主要种植区的水分环境来说,雨量充沛但时空分布不均、干湿季明显、降水变率大,季节性干旱常有发生,在旱季,尤其是在3~5月期间,月降雨量常低于50 mm。春季的干旱缺水成为影响澳洲坚果生长和产量表现的关键因子^[4]。

目前,水分胁迫对澳洲坚果结果期大树叶片生理、开花生理以及生殖发育已有初步研究报告^[5~7];而水分胁迫及自然复水对澳洲坚果幼苗生长发育的影响尚未见报道。本试验研究了水分胁迫及自然复水对澳洲坚果幼苗叶面积、比叶面积、叶绿素及脯氨酸含量的影响,初步探讨澳洲坚果的耐旱机理,为澳洲坚果抗旱栽培及抗旱品种选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试树苗为澳洲坚果 (*Macadamia integrifolia*)

两年生无性繁殖幼苗,参试品种为澳大利亚引进的专利品种:Hy。

试验于云南省热带作物科学研究所实验基地进行。试验地点位于北纬22.05°,东经100.80°,海拔570 m;属北热带西南季风气候,一年中有明显的干季(11~4月)和雨季(5~10月)之分,年均气温21.5℃,年均相对湿度86%,年均降雨量1 500~1 600 mm,80%集中在雨季。土壤为砖红壤:田间持水量23.8%,速效氮124.3 mg/kg,速效磷15.3 mg/kg,速效钾72.19 mg/kg,有机质1.64%,pH 5.40。

试验设3个处理:两个水分亏缺处理,重度水分胁迫处理(试验期间维持田间持水量为30%~40%)(LW);轻度水分胁迫处理,通过灌溉维持田间持水量的55%~65%(MW);通过灌溉维持田间持水量的85%~100%(HW),作为对照。试验随机区组设计,3次重复,小区面积为7.5 m²,小区内澳洲坚果幼苗株行距为0.5 m×0.5 m,种植5株,2005年12月16日定植,于2006年3月1日开始实施试验处理方案。各小区之间挖50 cm深、20 cm宽并且埋设塑料薄膜以防止水分在小区间流通,试验期间搭设防雨棚。2006年6月15日实施自然复水,7月20日采取复水后的叶样(文中所涉及到的复水均指自然复水)。

表1 试验期间的气象情况(数据来自景洪市气象局)

Tab. 1 Meteorology condition of test period (Data from Jinghong Meteorological Bureau)

日期 date	平均气温/℃ mean temperature	平均湿度/% relative humidity	降雨量/mm rainfall	蒸发量/mm evaporation
3月1日~6月15日 March 1~June 15	25.5	78	360.55	431.14
6月15日~7月20日 June 15~July 20	26.2	86	289.42	108.50

1.2 测定项目与方法

1.2.1 样品采集方法

取样于上午8:00~9:00进行,同一处理每重复随机选取3株采集植株中部生长稳定枝条上倒数第2~3片功能叶,用于叶绿素含量测定的叶片采后立即装入冰壶带回即刻进行测试。取样间隔期为30 d,处理期间共计6次。

1.2.2 样品测试项目及方法

叶面积测定:将样叶带回实验室用LI-3000型便携式叶面积仪迅速测其叶面积(文中所涉及

到的叶面积均为单个叶片单面的面积),然后在80℃下烘48 h,用电子天平称其叶面积所对应的叶干重,并计算比叶面积:

$$\text{比叶面积} = \text{叶干重} / \text{叶面积} (\text{g/m}^2)。$$

叶绿素含量测定:采用Arnon^[8]法。

游离脯氨酸的测定:采用磺基水杨酸提取,酸性茚三酮比色法测定游离脯氨酸含量^[9]。

1.3 数据分析

对所得数据采用Microsoft Excel for Windows (Ver. 5.0, Microsoft Corporation, 美国)软件进行

分析, 所有图形用 Sigma Plot 9.0 (SPSS Inc, Chicago, Illinois, USA) 绘制。

2 结果与分析

2.1 不同水分处理及复水对澳洲坚果幼苗叶面积的影响

2.1.1 不同水分处理及复水对澳洲坚果幼苗单叶面积的影响

如图 1 所示, 整个处理期间, 澳洲坚果幼苗单叶面积呈现“V”形变化。在复水前, 与对照相比, 水分亏缺处理下的澳洲坚果幼苗单叶面积均表现为下降趋势, 下降幅度与胁迫强度大小处理时间长短有关; 处理 45 d 后, 重度水分胁迫处理下澳洲坚果幼苗单叶面积急剧下降 35.29%, 轻度水分胁迫处理的澳洲坚果幼苗单叶面积下降 4.63%, 但在处理 75 d 后其单叶面积下降 23.49%, 处理 105 d 后重度水分胁迫处理及轻度水分胁迫处理澳洲坚果幼苗单叶面积分别为对照的 61.40% 和 79.26%, 值得注意的是对照在复水前 (105 d) 较处理开始 (0 d) 下降 8.25%。

复水 30 d 后, 与复水前相比 (105 d), 3 个水分处理的澳洲坚果幼苗单叶面积均有反弹, 水分亏缺处理反弹幅度大于对照; 两个水分亏缺处理的澳洲坚果幼苗单叶面积表现出显著的激发效应, 重度水分胁迫处理下澳洲坚果幼苗单叶面积升高了 73.89%, 轻度水分胁迫处理升高 34.90%, 胁迫强度越大, 激发效应越显著, 对照升高 10.56%。

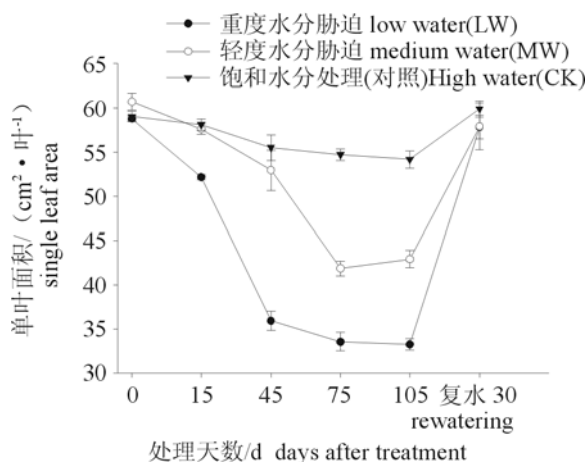


图 1 不同水分胁迫及复水处理下澳洲坚果幼苗单叶面积变化

Fig. 1 Change of single leaf area of *Macadamia* seedlings under different water stress treatments and rewatering

2.1.2 不同水分处理及自然复水对澳洲坚果幼苗比叶面积的影响

比叶面积 (specific leaf area) 即绿叶面积与其干重之比, 是评价植物叶片功能特性的重要参数^[10]。澳洲坚果幼苗比叶面积与其叶面积有类似的变化趋势 (图 2)。复水前, 水分亏缺胁迫情况下, 随着处理时间的持续澳洲坚果幼苗比叶面积表现为下降趋势, 在处理 105 d 后, 重度水分胁迫处理下澳洲坚果幼苗比叶面积比对照下降 3.84%, 轻度水分胁迫处理比对照下降 2.24%。复水 30 d 后, 与复水前 (105 d) 相比, 3 个处理比叶面积均有反弹, 重度水分胁迫处理下澳洲坚果幼苗比叶面积升高 3.11%, 轻度水分胁迫处理升高 2.63%。

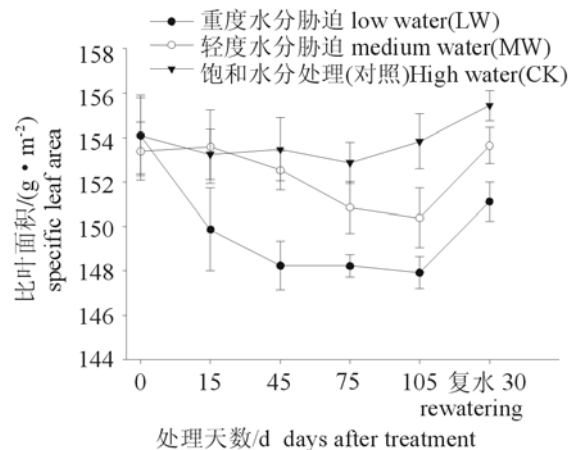


图 2 不同水分胁迫及复水处理下澳洲坚果幼苗比叶面积变化

Fig. 2 Change of specific leaf area of *Macadamia* seedlings under different water stress treatments and rewatering

2.2 不同水分处理及复水对澳洲坚果幼苗叶绿素含量的影响

整个处理期间, 澳洲坚果幼苗叶绿素总量呈现“V”形变化 (图 3); 重度水分胁迫处理在处理 45 d 急剧降低到最低点, 较对照降低 27.62%, 此后呈现上升趋势, 到复水前 (105 d) 比处理 45 d 时升高 15.42%, 轻度水分胁迫处理和对照从处理开始到处理 75 d 也呈现下降趋势, 在处理 75 d 均降低到最低, 此后开始缓慢回升, 到复水前 (105 d) 比处理 75 d 时分别升高 1.57%, 2.66%。

与复水前 (105 d) 相比, 复水 30 d 后, 3 个水分处理下的澳洲坚果幼苗叶绿素总量均有反弹, 重度水分胁迫处理下澳洲坚果幼苗叶绿素总量平均比复水前增加 19.56%, 轻度水分胁迫处理增加 7.09%, 复水后表现出了较强的激发效应; 相

对于缺水胁迫,对照在复水前其叶绿素总量变化不大,复水后澳洲坚果幼苗叶绿素总量有所反弹,比复水前升高了4.24%。

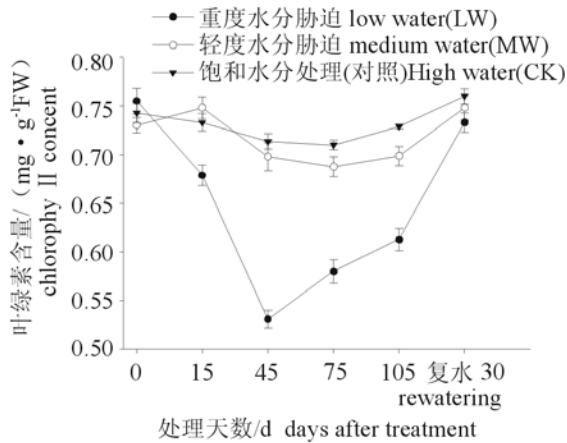


图3 不同水分胁迫及复水处理下澳洲坚果幼苗叶绿素含量变化

Fig. 3 Change of chlorophyll content of *Macadamia* seedlings under different water stress treatments and rewatering

2.3 不同水分处理及复水对澳洲坚果幼苗游离脯氨酸含量的影响

整个处理期间,澳洲坚果幼苗游离脯氨酸含量呈现倒“V”形变化(图4)。水分亏缺处理下澳洲坚果幼苗体内游离脯氨酸积累量均显著高于对照;在复水前,水分亏缺处理下的澳洲坚果幼苗其叶片游离脯氨酸含量积累量随着胁迫强弱、胁迫时间长短而不同,重度水分胁迫处理下游离脯氨酸积累量在处理15 d后急剧增加240.91%,以后增加趋缓,处理75 d后达到最高值,比对照增加247.13%。

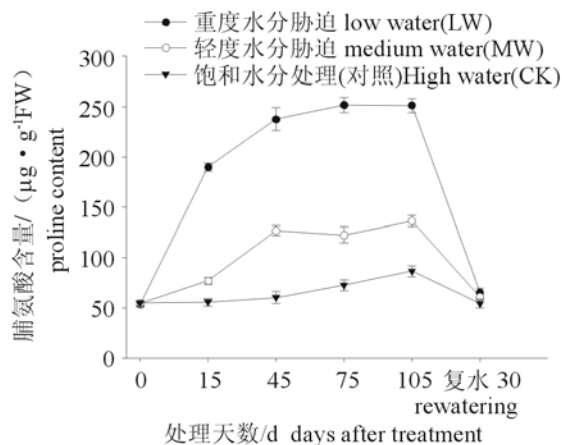


图4 不同水分胁迫及复水处理下澳洲坚果幼苗游离脯氨酸含量变化

Fig. 4 Change of proline content of *Macadamia* seedlings under different water stress treatments and rewatering

复水30 d后,3个处理的澳洲坚果幼苗叶片游离脯氨酸含量均下降到处理开始(0 d)水平,与复水前(105 d)相比,重度水分胁迫处理下降2.86倍,轻度水分胁迫处理下降1.23倍,对照下降59.06%。

3 讨论

本研究对澳洲坚果幼苗在水分亏缺及自然复水条件下叶片性状的相关参数作了初步研究,其中,水分亏缺下处理期间澳洲坚果叶面积、比叶面积呈降低趋势。叶绿素含量呈现先降后升趋势。在复水后,受到水分亏缺影响的澳洲坚果单叶面积、叶绿素含量都有较大的反弹,产生显著的补偿效应,比叶面积也有升高,叶片内游离脯氨酸含量急剧下降,这与其他学者所得结论相一致^[11~13];水分亏缺对澳洲坚果幼苗单叶面积的影响是不可逆的,复水作为对干旱胁迫的一种补救措施,其激发作用是有限的,它不能完全弥补胁迫期间所损失的叶面积。

在自然条件下,植物与水分的关系,往往受到关注的是土壤水分对植物生理生化指标的影响,多集中于一年生作物且多数基于单个叶片的短时效研究结果^[13~15],而对多年生及长时效条件下研究较少,尤其在大田条件下,以往的研究中,一年生作物经历短时效的水分胁迫其生理生化指标就会发生显著变化,叶片叶绿素总量含量均为下降趋势,而植物体内脯氨酸的含量成十上百倍的增加^[14~17]。在本研究中,澳洲坚果叶片叶绿素总量含量在缺水胁迫期间表现为先降后升趋势,这与以往研究结果略有不同,可能也是一种植物抗旱的一种适应性策略,这些有待进一步研究印证。脯氨酸作为植物细胞中主要渗透调节物质,叶片脯氨酸积累量的增加,可提高细胞溶质含量,增强其渗透调节能力,为此,曾有人提出以干旱时植物体内游离脯氨酸的积累能力作为选育耐旱植物的指标^[18,19]。本研究中,长时间的水分胁迫处理下,澳洲坚果幼苗单叶面积发生极显著变化,而叶片游离脯氨酸积累量相对脯氨酸的含量短期作物及短时效情况下变化缓慢,一定程度上说明澳洲坚果的抗旱性,其叶面积的显著变化可能代表着一种适应性的策略,在一定程度上缓解了水分胁迫对澳洲坚果生长的压力。

值得注意的是在土壤水分含量基本保持在田

间含水量的情况下(对照),在西双版纳地区特有的气候条件下(干旱季、雨季节特别明显,雨季来临前降水特别少),在复水前(本地雨季来临前),澳洲坚果单叶面积、比叶面积以及叶绿素含量都略有下降而脯氨酸有上升趋势,这可能是持续高温、空气湿度低影响澳洲坚果正常的光合作用,进而影响澳洲坚果生物合成造成的;在复水后(本地雨季来临后),澳洲坚果幼苗其几个生理参数又有所回升,这可能与复水后的天气状况(高温有所缓解、空气湿度增加)有利于澳洲坚果进行光合作用有关。

在本试验得出的结果中,在胁迫情况下澳洲坚果幼苗叶面积、叶绿素含量等生理参数,直到复水前一直处于下降趋势,持续胁迫是否有阈值(导致幼苗死亡的生理参数极值指标)存在?而且本研究仅对澳洲坚果幼苗在水分亏缺以及复水条件下叶片性状的相关参数作了初步研究,澳洲坚果的抗旱机制还需进一步深入研究。

[参考文献]

- [1] 刘晓,陈健. 澳洲坚果的起源,栽培史及国内外发展现状 [J]. 西南园艺, 1999, 27 (2): 18-20.
- [2] 林有兴. 世界澳洲坚果生产与消费现状 [J]. 云南热作科技, 2001, 24 (1): 31-34.
- [3] 云南澳洲坚果产业调研组. 云南省澳洲坚果产业发展现状、存在问题及建议 [J]. 云南热作科技, 2007, 30 (1): 10-14.
- [4] 肖邦森. 南方优稀果树栽培技术 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [5] 刘建福,汤青林,倪书邦,等. 水分胁迫对澳洲坚果叶绿素 a 荧光参数的影响 [J]. 华侨大学学报(自然科学版), 2003, 24 (3): 305-309.
- [6] 倪书邦,刘建福,李道高,等. 澳洲坚果花期水分胁迫效应的研究 [J]. 西南农业大学学报, 2002, 24 (1): 34-37.
- [7] 刘建福,倪书邦,蒋建国,等. 空气湿度对澳洲坚果授粉受精能力和生理特性的影响 [J]. 热带作物学报, 2002, 23 (2): 48-53.
- [8] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplast. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiol*, 1949, 24 (1): 1-15.
- [9] 张志良,瞿伟菁. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [10] ROCHE P, NATALIA D B, GACHET S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? [J]. *Plant Ecol*, 2004, 174 (1): 37-48.
- [11] 赵松岭. 集水农业引论 [M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1996.
- [12] 陈晓远,罗远培,李韵珠. 拔节期复水对苗期受旱冬小麦的激发效应 [J]. 中国农业大学学报, 1999, 4 (3): 23-28.
- [13] 刘晓英,罗远培,石元春. 水分胁迫后复水对冬小麦叶面积的激发作用 [J]. 中国农业科学, 2001, 34 (4): 422-428.
- [14] 曹仪植,吕忠恕. 水分胁迫下植物体内游离脯氨酸的累积及 ABA 在其中的作用 [J]. 植物生理学报, 1985, 11 (1): 9-10.
- [15] 李德全,邹琦,程炳嵩. 植物在水分胁迫下的渗透调节作用 [A]. 作物抗旱生理生态研究 [M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1994.
- [16] CONNER D J, JONES T R. Responses of sunflower to strategies of irrigation II. morphological and physiological responses to water stress [J]. *Field Crops Res*, 1985, 12: 91-103.
- [17] A GGARWAL P K, SINHA S K. Responses of droughted wheat to mid-season water application; recovery in leaf area and its effect on grain yield [J]. *Plant Physiol*, 1987, 14: 227-237.
- [18] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 I. 抗逆性的一般概念和植物的抗涝性 [J]. 植物生理学通讯, 1983, (3): 24-29.
- [19] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 II. 植物对干旱的反应和适应性 [J]. 植物生理学通讯, 1983, (4): 1-7.