

# 干旱胁迫对桉楠幼树渗透调节与活性氧代谢的影响及施氮的缓解效应

王 曦 胡红玲\* 胡庭兴 张城浩 王 鑫 刘 丹

四川农业大学林学院, 成都 611130

**摘 要** 以二年生桉楠(*Phoebe zhennan*)幼树为研究对象, 采用盆栽控水的方法, 探讨了桉楠幼树在干旱胁迫下渗透调节和活性氧代谢的变化, 以及施氮对桉楠幼树应对干旱胁迫能力的影响。试验先将土壤含水量调整到4个梯度(田间持水量的80% (80% FC)、50% FC、30% FC和15% FC), 1周后测定受胁迫植株的相关生理指标, 之后进行3个水平的施氮处理(对照N0, 中氮MN, 高氮HN, 各施氮量分4次(即干旱梯度形成后第7、14、21和28天)分别施入)。在施氮结束后30天(即开始施肥处理后51天)再次测定各项生理指标。结果表明: 1)干旱处理7天后, 桉楠叶片中游离脯氨酸(Pro)和可溶性糖(SS)含量均随胁迫强度增大而显著增加, 重度干旱(15% FC)下的Pro含量增加尤为明显, 可溶性蛋白(SP)含量则呈先增加后降低的趋势。施氮后, 各种土壤水分状态下的Pro含量进一步增加。水分充足和轻度干旱MN水平下, SS含量也增加, 而在中度和重度干旱下的SS含量显著降低, HN水平各干旱状态下SS含量变化均不显著。施氮结束后30天时, 80% FC和50% FC下的SP含量表现为施氮组低于对照组, 而30% FC和15% FC下则相反。2)施氮前随着干旱胁迫的增强, 桉楠幼树叶片中过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性显著上升, 而过氧化物酶(POD)活性呈先上升后下降的趋势。施氮后, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量总体上表现为减少趋势, 且MN水平下降幅度最大, HN水平反而不利于降低H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的含量。3)酶活性的变化则因干旱程度和施氮水平的不同而呈现出不同的变化趋势。4)施氮前随着干旱胁迫的增强, 叶片丙二醛(MDA)含量呈显著上升趋势, 相对电导率(REC)先显著下降后显著上升; 施氮后, 除重度干旱胁迫外, 其他各干旱处理植株的MDA含量都表现为在MN水平下有所下降, 而在HN水平下有所回升, 但在重度干旱时, 无论是MN或HN处理, MDA含量均呈上升趋势, 表明在重度干旱胁迫下, 难以通过施氮的方式缓解干旱胁迫产生的伤害。5)双因素方差分析显示, 施氮与干旱胁迫间具有极显著的交互效应。以上结果表明: 施一定量的氮肥有利于缓解桉楠幼树受到的干旱胁迫, 以年施氮量计, 施中氮(N元素质量为1.35 g·株<sup>-1</sup>)对除重度干旱外的干旱胁迫具有一定的缓解作用, 但施高氮(N元素质量为2.70 g·株<sup>-1</sup>)时反而会对植株造成不利影响。

**关键词** 桉楠; 幼树; 干旱胁迫; 渗透调节; 活性氧; 施氮

王曦, 胡红玲, 胡庭兴, 张城浩, 王鑫, 刘丹 (2018). 干旱胁迫对桉楠幼树渗透调节与活性氧代谢的影响及施氮的缓解效应. 植物生态学报, 42, 240–251. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0225

## Effects of drought stress on the osmotic adjustment and active oxygen metabolism of *Phoebe zhennan* seedlings and its alleviation by nitrogen application

WANG Xi, HU Hong-Ling, HU Ting-Xing\*, ZHANG Cheng-Hao, WANG Xin, and LIU Dan

College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

### Abstract

**Aims** Two-year-old seedlings of *Phoebe zhennan* were used in this study to explore the responses of osmotic adjustment and active oxygen metabolism to drought stress and the mitigation effect of nitrogen application.

**Methods** The soil water content was firstly adjusted to four treatment levels, i.e. 80% of field water holding capacity (80% FC), 50% FC, 30% FC and 15% FC, respectively. The physiological variables of plants were measured after one week, and then three nitrogen application rates, control (N0), medium nitrogen (MN) and high nitrogen (HN) were performed at an interval of 7 days for four times (7 d, 14 d, 21 d and 28 d, respectively). The same physiological variables were determined again one month after the accomplishment of nitrogen application.

**Important findings** 1) The free proline (Pro) and soluble sugar (SS) contents in the leaves increased significantly

收稿日期Received: 2017-08-26 接受日期Accepted: 2018-01-22

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05)和“十三五”四川省农作物育种攻关项目(2016NZ0098-10)。Supported by the “National Key Sci-tech Project of 12th Five Year Plan” of China (2011BAC09B05) and the “Crop Breeding Research Project of 13th Five Year Plan” of Sichuan Province (2016NZ0098-10).

\* 通信作者Corresponding author (littlehhl@163.com)

with the aggravation of drought stress after 7 days of drought, but the content of soluble protein (SP) was firstly increased and then declined. The increase of Pro content was especially obvious under severe drought (15% FC). After nitrogen application, the content of Pro raise further, but the values varied in drought treatment. The SS contents under sufficient water supply (80% FC) and mild drought (50% FC) were decreased by MN, but it did not change significantly when supplied with HN despite the soil water content. After nitrogen application, the SP contents under 80% FC and 50% FC were lower than those of no exogenous N, while they were opposite response under 30% FC and 15% FC. 2) Before nitrogen application, with the aggravation of drought stress, the hydrogen peroxide ( $H_2O_2$ ) content, superoxide dismutase (SOD) activity, catalase (CAT) activity increased significantly, and the peroxidase (POD) activity showed an up-down trend. After nitrogen application, the content of  $H_2O_2$  was generally deceased at each water condition, with the maximum decrease at MN, while the HN treatment was not conducive to reduce the content of  $H_2O_2$ . The activities of three kinds of enzymes responded differently to the severity of drought and the level of nitrogen application. 3) Before nitrogen application, the content of malondialdehyde (MDA) in leaves increased significantly when the soil water content declined to and below 50% FC. The relative electrical conductivity (REC) was decreased at first, and followed by significant increase. Except severe drought (15% FC) stress, the MDA content showed a decreasing trend at MN, but a rebound at HN. As regards severe drought stress, however, the content of MDA increased at both MN and HN, indicating that nitrogen application is not a good choice to alleviate the damage caused by severe drought stress. 4) Two-factor ANOVA revealed an obvious interaction between nitrogen application and drought stress. In conclusion, a proper amount of nitrogen ( $1.35\text{ g}\cdot\text{a}^{-1}$  for each sapling) could somewhat alleviate drought stress no severer than 15% FC on seedlings of *Phoebe zhennan*, but excessive nitrogen at rate of or more than  $2.70\text{ g}\cdot\text{a}^{-1}$  per sapling is not recommended.

**Key words** *Phoebe zhennan*; seedlings; drought stress; osmotic adjustment; reactive oxygen; nitrogen application

Wang X, Hu HL, Hu TX, Zhang CH, Wang X, Liu D (2018). Effects of drought stress on the osmotic adjustment and active oxygen metabolism of *Phoebe zhennan* seedlings and its alleviation by nitrogen application. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 240–251. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0225

据统计, 全球大多数地区处于干旱、半干旱状态, 只有不足10%的土地较适合种植农作物, 而我国有近48%的陆地处于干旱、半干旱地区(李合生, 2012)。干旱胁迫是植物较为频繁遭受的一种逆境。植物在整个生命周期中, 常常会遭遇来自大气或者土壤的水分亏缺(Wright *et al.*, 2004)。干旱胁迫会干扰植物体内的许多生理生化过程, 造成活性氧(ROS)增多、膜稳定性降低、蛋白质变性增加、离子平衡变化、新陈代谢紊乱及物理损伤等(Taiz & Zeiger, 2010), 致使植物的生产力降低(Blackman *et al.*, 2010), 而极端干旱可能威胁到植物的存活(Tyree & Zimmermann, 2002; Breshears *et al.*, 2005)。

在遭遇极端环境时, 植物会采取合适的应对机制以避免或减轻伤害, 如植物会合成抗氧化剂或诱导抗氧化酶活性升高, 以清除ROS自由基, 避免或减轻细胞受到的氧化损伤(Taiz & Zeiger, 2010)。不过, 过强的环境胁迫通常会引起ROS产生和清除机制的失衡, 导致植物细胞遭受明显氧化损伤。植物还会通过在体内积累溶质, 采用增强渗透调节的方式来应对干旱胁迫(Taiz & Zeiger, 2010; 李合生, 2012; 潘瑞炽, 2012)。

氮是植物必需的矿质元素, 植物通过氮代谢会合成少量的含氮化合物于生活的细胞中, 它们起着重要的生理生化作用。在这些化合物中有组成原质的结构蛋白以及催化生物化学过程的酶。在植物处于水分亏缺状态时, 氮明显影响到植物的生长发育、生理代谢和水分利用效率(Lawlor & Cornic, 2002)。因此, 氮对植物的抗旱性很可能有一定影响。

桉楠(*Phoebe zhennan*)是亚热带常绿阔叶高大乔木, 生长于海拔1 100 m以下的地区, 为国家二级保护植物, 是我国最著名的一种用材树种(方文培, 1981)。近年来, 国家及地方政府倡导大力发展和保护珍稀种质资源, 四川在多地营造了桉楠人工林, 并在城镇园林建设和四旁绿化中大量栽植。然而, 在一些季节性干旱地区, 普遍存在着桉楠幼树因土壤缺水而生长不良甚至枯死的情况, 这严重制约了桉楠人工林的发展。在应对干旱缺水问题时, 除采取必要的给水措施外, 充分了解树木的生态学特性, 采用科学的培育措施(如施肥), 发挥和利用其自身的抗旱潜力也是一个重要的途径。因此, 本研究以二年生桉楠幼树为研究对象, 一方面分析其抗性生理对于干旱胁迫的响应, 另一方面探讨施氮能否缓解

干旱胁迫对其幼树的不利影响, 以期在水资源短缺地区和季节性干旱地区桉楠幼树的科学管理提供一定的理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地设在四川农业大学教学科研基地, 地理位置为103.86° E, 30.71° N。属亚热带湿润气候区, 全年无霜期282天, 四季分明, 气候温和, 雨量充沛, 多年平均降水量896.1 mm, 但季节分配很不均匀。雨季主要集中在7至9月, 年平均相对湿度达84%, 多年年平均气温16.4 °C, 平均年日照时间1 104.5 h。试验期间, 为避免降雨对盆内土壤含水量造成影响, 试验在透明且四周通风透气的人工遮雨棚下进行。

### 1.2 试验材料及苗木培育

1) 供试苗木: 桉楠幼树, 树龄2.3年, 平均株高(57 ± 7) cm, 平均地径(0.9 ± 0.1) cm。

2) 栽植容器: 聚乙烯塑料盆(口径29 cm, 底径18 cm, 高30 cm)。

3) 栽植土壤: 农耕土(沙壤), 其主要化学性质为: pH值7.85, 有机质24.38 g·kg<sup>-1</sup>, 全氮0.66 g·kg<sup>-1</sup>, 有效磷128.63 mg·kg<sup>-1</sup>, 全钾5.81 g·kg<sup>-1</sup>, 速效钾15.27 mg·kg<sup>-1</sup>。每盆干土质量约为11.7 kg。

于2015年2月选取同一种源、生长健壮、形态相近的一年生桉楠幼树, 移栽至盆中, 每盆1株, 浇适量水, 进行常规田间管理, 保持土壤含水量在28%左右(约为田间持水量的80%), 培育1.3年, 让其冠幅和根系充分生长。

### 1.3 试验设计

试验分以下两个阶段:

第一阶段: 干旱梯度设置。参照国家气象中心制定的国家标准《气象干旱等级标准》(GB/T 20481-2006), 并依据Hisao等(1973), Misra和Tyler (1999)的方法设置4个土壤含水量水平: 80% 田间持水量

(FC)、50% FC、30% FC和15% FC, 分别相当于体积含水量28.8%、18.0%、10.8%和5.4% (经测定, 本试验用土的饱和体积含水量约为36%)。干旱处理于2016年4月开始进行。干旱前对全部拟处理植株浇水至土壤田间持水量, 然后使其自然干旱, 每天用HH2土壤水分测定仪(ML2x, DELTA-T, Cambridge, UK)测定各盆土的体积含水量, 采用称量法并结合HH2调整土壤含水量至各个处理设定值, 每天18:00称量各盆总质量并测定土壤含水量, 然后补充水分, 使土壤含水量维持在设定的水平上(表1)。

待设定的土壤含水量梯度形成一周后(5月), 采集各植株新梢上相同部位的功能叶, 以测定活性氧代谢与渗透调节相关生理指标。同时对植株进行施氮处理。

第二阶段: 施氮设计。维持稳定的干旱胁迫水平并进行施氮。刘祖琪和张石诚(1994)以90 kg N·hm<sup>-2</sup>作为一年生苗木的全年施肥标准, 本试验中二年生桉楠幼树以此标准的3倍施入。由于供试栽植盆盆口面积约为0.049 m<sup>2</sup>, 以年施氮量约1.35 g·pot<sup>-1</sup>作为中氮(MN)水平, 年施氮量2.70 g·pot<sup>-1</sup>作为高氮(HN)水平。氮源为含氮量46.7%的尿素, 按设定的施氮量平均分成4份, 于干旱梯度形成后第7、14、21和28天分别施入, 同时设置不施氮(N0)的处理(表2), 共设12个处理, 每个处理5个重复, 共60盆。待最后一次施肥完成后30天(使植株充分吸收氮素并用于其生理过程后)再次测定植株各项生理指标。

### 1.4 测定指标及测定方法

渗透调节物质: 游离脯氨酸(Pro)含量采用磺基水杨酸提取, 酸性茚三酮显色法测定(李合生等, 2000); 可溶性糖(SS)含量采用蒽酮比色法(李合生等, 2000); 可溶性蛋白(SP)含量采用考马斯亮蓝G-250染色法(熊庆娥, 2003)。

活性氧和抗氧化代谢系统: 过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)含

表1 不同干旱水平下容器内土壤体积含水量及盆栽总质量

Table 1 Soil volumetric water content of the four moisture gradients and total mass of plant, soil and pot

土壤含水量(处理水平) Soil water content % FC (The level of drought)	体积含水量 Soil volumetric water content (%)	盆栽总质量(平均值±标准偏差) Pot's mass (mean ± SD) (g)
80% FC (水分充足 Sufficient water)	28.8	13 696 ± 97
50% FC (轻度干旱 Mild drought)	18.0	12 979 ± 112
30% FC (中度干旱 Moderate drought)	10.8	12 357 ± 106
15%FC (重度干旱 Severe drought)	5.4	12 070 ± 84

FC, 田间持水量。

FC, field water holding capacity.

表2 干旱胁迫与对应的施氮水平

Table 2 Drought stress gradients and coupled exogenous N inputs designed in the experiment

试验代号 Test code	土壤水分含量 Soil moisture content (% FC)	氮水平 N level (g·pot <sup>-1</sup> )
15N0	15	0
15MN	15	1.35
15HN	15	2.70
30N0	30	0
30MN	30	1.35
30HN	30	2.70
50N0	50	0
50MN	50	1.35
50HN	50	2.70
80N0	80	0
80MN	80	1.35
80HN	80	2.70

FC, 田间持水量。

FC, field water holding capacity.

量测定参考刘俊等(2000)的方法; 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)采用同一提取液测定。提取液制备方法为: 取叶片0.1 g, 置预冷的研钵中, 加入8 mL pH值为7.0的磷酸缓冲液研磨成匀浆, 然后2–4 °C 15 000 r·min<sup>-1</sup>离心15 min, 上清液即为酶提取液。SOD活性测定采用硝基四氮唑蓝(NBT)还原法(Giannopolitis & Ries, 1977; 高俊凤, 2006); POD活性测定采用愈创木酚法(李合生等, 2000; 熊庆娥, 2003)。CAT活性测定采用紫外分光光度法(Aebi, 1984; 李合生等, 2000)。

膜脂过氧化产物: 丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸(TBA)加热比色法测定(熊庆娥, 2003)。

细胞质膜透性: 采用电导率法(张蜀秋, 2011;

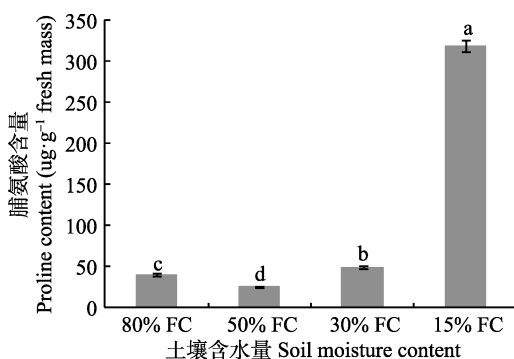


图1 干旱梯度形成后7天桉楠幼树脯氨酸的含量(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同含水量之间差异显著( $p < 0.05$ )。FC, 田间持水量。

Fig. 1 Proline content in *Phoebe zhennan* seedlings seven days after the formation of drought gradient (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ). FC, field water holding capacity.

李强, 2013)测定。

## 1.5 数据处理与分析

采用SPSS 19.0统计分析软件对试验数据进行单因素方差分析, 以双因素方差分析总体评估水分处理、施氮主效应及二者交互效应, 邓肯新复极差法(SSR法)进行各处理间差异显著性检验, 并进行多重比较(显著性水平 $\alpha = 0.05$ )。用Microsoft Excel 2010制作图表。

## 2 结果和分析

### 2.1 干旱胁迫下桉楠幼树叶片渗透调节的变化及施氮的影响

#### 2.1.1 Pro含量

由图1可知, 干旱梯度形成仅7天, 桉楠幼树叶片Pro含量在中度和重度胁迫下显著增加, 重度干旱下其Pro含量显著高于其他干旱水平, 约为水分充足下Pro含量的8倍, 表明桉楠幼树在胁迫较为严重时会产生大量Pro来应对干旱胁迫。而当干旱到58天时, 在相同的施氮水平下, Pro含量在中度和重度干旱胁迫下仍然显著上升(表3)。而在各个干旱水平下, Pro含量均随着施氮量的增多而显著升高, 表明施氮可以显著促进桉楠幼树产生更多的Pro, 从而发挥更强的渗透调节作用。同时施氮与干旱胁迫有明显的交互效应, 说明施氮对干旱胁迫有一定程度的影响。

#### 2.1.2 SS含量

由图2可知, 干旱梯度形成7天, 随着干旱胁迫强度增大, 桉楠幼树叶片SS含量显著增加。表明

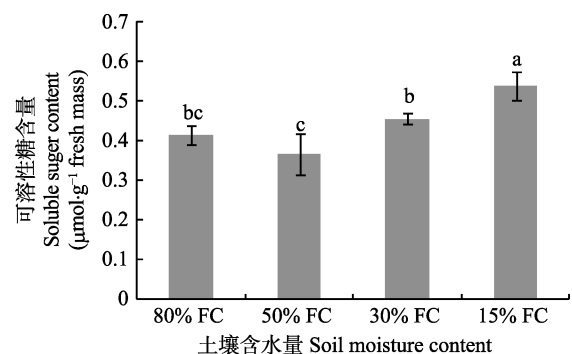


图2 干旱梯度形成后7天桉楠幼树可溶性糖的含量(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同含水量之间差异显著( $p < 0.05$ )。FC, 田间持水量。

Fig. 2 Soluble sugar content in *Phoebe zhennan* seedlings seven days after the formation of drought gradient (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ). FC, field water holding capacity.

DOI: 10.17521/cjpe.2017.0225

表3 施氮结束后30天桉楠幼树脯氨酸的含量(平均值±标准偏差)

Table 3 Proline content in *Phoebe zhennan* seedlings 30 days after the last nitrogen application (mean ± SD)

处理 Treatment		土壤含水量 Soil moisture content				
		80% FC	50% FC	30% FC	15% FC	平均值 Mean
氮水平 N level	N0	3.35 ± 0.11 <sup>Cb</sup>	2.23 ± 0.25 <sup>Cc</sup>	2.60 ± 0.03 <sup>Cbc</sup>	8.33 ± 0.27 <sup>Ca</sup>	4.13 ± 2.57 <sup>C</sup>
	MN	5.77 ± 0.55 <sup>Bc</sup>	5.97 ± 0.16 <sup>Bc</sup>	12.93 ± 0.33 <sup>Bb</sup>	18.48 ± 0.18 <sup>Ba</sup>	10.79 ± 5.54 <sup>B</sup>
	HN	10.88 ± 0.09 <sup>Ac</sup>	7.43 ± 0.20 <sup>Ad</sup>	26.90 ± 1.85 <sup>Ab</sup>	37.74 ± 0.17 <sup>Aa</sup>	20.74 ± 12.83 <sup>A</sup>
平均值 Average value		6.67 ± 3.34 <sup>c</sup>	5.21 ± 2.33 <sup>d</sup>	14.14 ± 10.60 <sup>b</sup>	21.52 ± 12.94 <sup>a</sup>	
<i>F</i> (SW×SN)			332.84 <sup>**</sup>			
<i>F</i> (SW)			11 481.98 <sup>**</sup>			
<i>F</i> (SN)			2 442.89 <sup>**</sup>			

N0、MN、HN, 施氮量分别为0、1.35、2.70 g·pot<sup>-1</sup>。同一列(即在同一土壤含水量下不同施氮水平间)不同大写字母表示在 $\alpha = 0.05$ 水平上差异显著; 同一行(即在同一施氮水平下不同土壤含水量间)不同的小写字母表示在 $\alpha = 0.05$ 水平上差异显著; *F*(SW)、*F*(SN)和*F*(SW×SN)分别代表经两因素方差分析所得水分处理主效应、施氮主效应及两者交互效应的*F*值。\*\*表示显著性达到0.01显著水平。FC, 田间持水量。

N0, MN, HN, N input 0, 1.35, 2.70 g·pot<sup>-1</sup>. In the same column of the table, different capital letters indicate significant difference at the probability level of  $\alpha = 0.05$  among N treatments; in the same line of the table, different lowercase letters indicate significant difference at the level of  $\alpha = 0.05$  among drought treatments. The main effects of soil moisture, N input and their interaction were denoted by *F*(SW), *F*(SN) and *F*(SW×SN), respectively. The symbol \*\* shows significance at 0.01 probability level. FC, field water holding capacity.

表4 施氮结束后30天桉楠幼树可溶性糖的含量(平均值±标准偏差)

Table 4 Soluble sugar content in *Phoebe zhennan* seedlings 30 days after the last nitrogen application (mean ± SD)

处理 Treatment		土壤含水量 Soil moisture content				
		80% FC	50% FC	30% FC	15% FC	平均值 Mean
氮水平 N level	N0	0.516 ± 0.007 <sup>Bb</sup>	0.536 ± 0.009 <sup>Bb</sup>	0.605 ± 0.008 <sup>Aa</sup>	0.612 ± 0.010 <sup>ABa</sup>	0.568 ± 0.045 <sup>A</sup>
	MN	0.548 ± 0.005 <sup>Ab</sup>	0.564 ± 0.011 <sup>Ab</sup>	0.569 ± 0.009 <sup>Bb</sup>	0.595 ± 0.013 <sup>Ba</sup>	0.569 ± 0.020 <sup>A</sup>
	HN	0.523 ± 0.009 <sup>ABc</sup>	0.548 ± 0.010 <sup>ABc</sup>	0.574 ± 0.008 <sup>Bb</sup>	0.633 ± 0.036 <sup>Aa</sup>	0.569 ± 0.046 <sup>A</sup>
平均值 Mean		0.529 ± 0.015 <sup>d</sup>	0.549 ± 0.015 <sup>c</sup>	0.583 ± 0.018 <sup>b</sup>	0.614 ± 0.026 <sup>a</sup>	
<i>F</i> (SW×SN)			6.560 <sup>**</sup>			
<i>F</i> (SW)			67.479 <sup>**</sup>			
<i>F</i> (SN)			0.062			

表注同表3。

Notes see Table 3.

桉楠幼树为抵御逐渐增强的干旱胁迫, 会产生更多的SS参与到渗透调节中。

表4则显示, 水分充足或轻度干旱状态下施氮, SS含量均表现为MN > HN > N0; 中度干旱下施氮, 表现为N0 > HN > MN; 重度干旱下施氮, 表现为HN > N0 > MN。表明在水分充足或轻度干旱下, 适度的施氮可以显著提高桉楠幼树叶片SS含量, 使其渗透调节能力增强, 过量则作用相反; 处于中度和重度干旱胁迫时, 氮的添加不利于SS的合成。同时方差分析表明, 干旱胁迫与施氮对SS含量具有显著的互作效应。

### 2.1.3 SP含量

由图3可知, 干旱胁迫7天时, 桉楠幼树叶片SP含量随着干旱胁迫程度的增强呈现出先升后降的趋势, 且各干旱水平之间达到显著水平, 以中度干旱的SP含量最高。在施氮结束后第30天, 在水分充足或轻度干旱下, 施氮能够使SP显著减少, 而在中度

胁迫下显著上升, 重度胁迫下则呈先升后降的趋势(表5)。在相同施氮水平下, 随着干旱胁迫强度的增加, HN处理SP含量表现出的变化规律与施氮前(表5)一致, 即先升后降的趋势, 而MN和N0处理的SP含量则表现出先降后升的变化规律。分析表明, 干旱胁迫与施氮对SP含量的影响具有显著的交互效应。

## 2.2 干旱胁迫下桉楠幼树叶片活性氧代谢的变化及施氮的影响

### 2.2.1 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量

由图4可知, 干旱梯度形成7天时, 桉楠幼树叶片中的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量随着干旱胁迫的增强呈显著增加趋势, 表明当桉楠幼树遭遇干旱胁迫时, 叶片中积累了更多的活性氧(ROS)。而施氮结束后第30天(表6), 在相同施氮水平下, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量则会随着干旱胁迫的增强, 呈现出先升高后降低的趋势, 且变化较平缓。在相同水分条件下, MN处理可以显著抑制H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的合成, 从而缓解干旱造成的氧化胁迫, 而

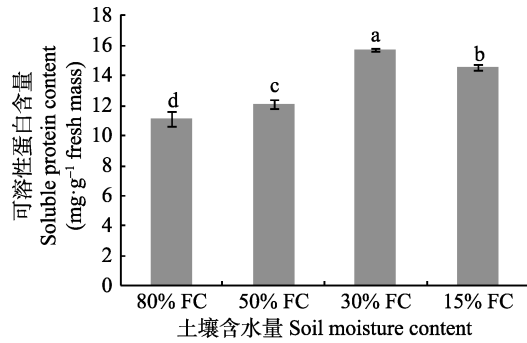


图3 干旱梯度形成后7天可桉楠幼树可溶性蛋白的含量(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同含水量之间差异显著( $p < 0.05$ )。FC, 田间持水量。  
**Fig. 3** Soluble protein content in *Phoebe zhennan* seedlings seven days after the formation of drought gradient (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ). FC, field water holding capacity.

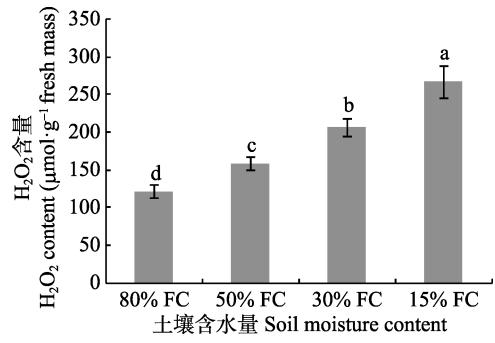


图4 干旱梯度形成后7天桉楠幼树过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)的含量(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同含水量之间差异显著( $p < 0.05$ )。FC, 田间持水量。  
**Fig. 4** H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content in *Phoebe zhennan* seedlings seven days after the formation of drought gradient (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ). FC, field water holding capacity.

表5 施氮结束后30天桉楠幼树可溶蛋白的含量(平均值±标准偏差)

**Table 5** Soluble protein content in *Phoebe zhennan* seedlings 30 days after the last nitrogen application (mean ± SD)

处理 Treatment		土壤含水量 Soil moisture content				平均值 Mean
		80% FC	50% FC	30% FC	15% FC	
氮水平 N level	N0	7.57 ± 0.06 <sup>Aa</sup>	6.86 ± 0.13 <sup>Ab</sup>	4.61 ± 0.16 <sup>Cd</sup>	5.53 ± 0.10 <sup>Cc</sup>	6.14 ± 1.20 <sup>B</sup>
	MN	6.65 ± 0.05 <sup>Bb</sup>	5.84 ± 0.13 <sup>Bc</sup>	5.34 ± 0.48 <sup>Bd</sup>	7.16 ± 0.06 <sup>Aa</sup>	6.25 ± 0.77 <sup>B</sup>
	HN	5.79 ± 0.03 <sup>Cc</sup>	6.16 ± 0.38 <sup>Bb</sup>	7.72 ± 0.14 <sup>Aa</sup>	6.37 ± 0.21 <sup>Bb</sup>	6.51 ± 0.79 <sup>A</sup>
平均值 Mean		6.67 ± 0.77 <sup>a</sup>	6.28 ± 0.50 <sup>b</sup>	5.89 ± 1.43 <sup>b</sup>	6.35 ± 0.71 <sup>c</sup>	
<i>F</i> (SW×SN)		99.28 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SW)		21.61 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SN)		10.15 <sup>**</sup>				

表注同表3。  
Notes see Table 3.

表6 施氮结束后30天桉楠幼树过氧化氢的含量(平均值±标准偏差)

**Table 6** H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content in *Phoebe zhennan* seedlings 30 days after the last nitrogen application (mean ± SD)

处理 Treatment		土壤含水量 Soil moisture content				平均值 Mean
		80% FC	50% FC	30% FC	15% FC	
氮水平 N level	N0	127.49 ± 6.40 <sup>Ab</sup>	141.71 ± 2.68 <sup>Aa</sup>	132.09 ± 2.59 <sup>Ab</sup>	123.57 ± 7.03 <sup>Ab</sup>	131.21 ± 8.30 <sup>C</sup>
	MN	112.22 ± 10.23 <sup>Bb</sup>	130.13 ± 3.08 <sup>Ba</sup>	110.92 ± 3.12 <sup>Cb</sup>	101.57 ± 6.07 <sup>Ac</sup>	113.71 ± 12.07 <sup>B</sup>
	HN	116.72 ± 0.08 <sup>Bab</sup>	115.01 ± 1.02 <sup>Cb</sup>	122.61 ± 0.96 <sup>Bab</sup>	125.21 ± 3.07 <sup>Ba</sup>	119.89 ± 4.60 <sup>A</sup>
平均值 Mean		118.81 ± 9.10 <sup>bc</sup>	128.95 ± 11.79 <sup>a</sup>	121.88 ± 9.42 <sup>b</sup>	116.78 ± 12.43 <sup>c</sup>	
<i>F</i> (SW×SN)		212.35 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SW)		255.08 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SN)		945.69 <sup>**</sup>				

表注同表3。  
Notes see Table 3.

HN处理的缓解效应减弱,尤其在中和和重度干旱胁迫下表现较为明显。另外,干旱胁迫与施氮对H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量具有显著的交互效应。

### 2.2.2 抗氧化酶活性

由图5可知,干旱梯度形成7天时,其叶片的抗

氧化酶(SOD和CAT)活性随着干旱胁迫强度的增大而显著升高,而POD活性表现为先升后降。施氮结束后第30天时(表7),在相同施氮水平下,3种酶活性随着土壤含水量的降低,整体呈现出先升高后降低的趋势,可见随着干旱时间的延长和干旱胁迫强度

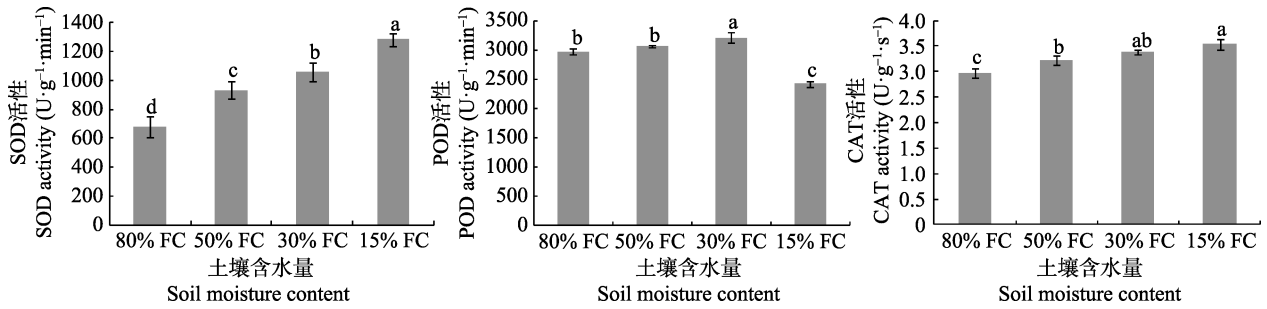


图5 干旱梯度形成后7天桢楠幼树抗氧化酶的活性(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同含水量之间差异显著( $p < 0.05$ )。FC, 田间持水量。CAT, 过氧化氢酶; POD, 过氧化物酶; SOD, 超氧化物歧化酶。

Fig. 5 Antioxidant enzyme activity in *Phoebe zhennan* seedlings seven days after the formation of drought gradient (mean  $\pm$  SD). Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ). FC, field water holding capacity. CAT, catalase; POD, peroxidase; SOD, superoxide dismutase.

表7 施氮结束后30天桢楠幼树抗氧化酶的活性(平均值±标准偏差)

Table 7 Antioxidant enzyme activity in *Phoebe zhennan* seedlings 30 days after the last nitrogen application (mean  $\pm$  SD)

指标 Index	处理 Treatment	氮水平 N level	土壤含水量 Soil moisture content				平均值 Mean	F
			80% FC	50% FC	30% FC	15% FC		
SOD活性 SOD activity ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )	氮水平 N level	N0	1 251.53 $\pm$ 2.25 <sup>Ab</sup>	1 337.66 $\pm$ 24.89 <sup>Aa</sup>	1 041.02 $\pm$ 53.00 <sup>Cc</sup>	897.28 $\pm$ 42.24 <sup>Bd</sup>	1 131.87 $\pm$ 183.48 <sup>B</sup>	$F(\text{SW} \times \text{SN}) = 36.74^{**}$ $F(\text{SW}) = 161.34^{**}$ $F(\text{SN}) = 58.74^{**}$
		MN	1 284.91 $\pm$ 1.15 <sup>Aa</sup>	1 306.73 $\pm$ 6.73 <sup>ABa</sup>	1 143.10 $\pm$ 33.87 <sup>Bb</sup>	1 136.76 $\pm$ 16.73 <sup>Ab</sup>	1 217.87 $\pm$ 83.47 <sup>C</sup>	
		HN	1 258.43 $\pm$ 4.21 <sup>Ab</sup>	1 278.82 $\pm$ 18.54 <sup>Bb</sup>	1 336.30 $\pm$ 37.39 <sup>Aa</sup>	1 113.63 $\pm$ 17.59 <sup>Ac</sup>	1 246.80 $\pm$ 87.83 <sup>A</sup>	
		平均值 Mean	1 264.96 $\pm$ 15.46 <sup>b</sup>	1 307.74 $\pm$ 30.03 <sup>a</sup>	1 173.47 $\pm$ 134.93 <sup>c</sup>	1 049.22 $\pm$ 116.96 <sup>d</sup>		
POD活性 POD activity ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )	氮水平 N level	N0	2 153.65 $\pm$ 1.49 <sup>Bab</sup>	2 043.13 $\pm$ 27.43 <sup>Ab</sup>	2 200.82 $\pm$ 39.94 <sup>Ba</sup>	2 073.00 $\pm$ 61.27 <sup>Bb</sup>	2 117.65 $\pm$ 73.54 <sup>B</sup>	$F(\text{SW} \times \text{SN}) = 36.19^{**}$ $F(\text{SW}) = 24.11^{**}$ $F(\text{SN}) = 123.95^{**}$
		MN	1 888.18 $\pm$ 39.09 <sup>Ca</sup>	1 960.08 $\pm$ 30.45 <sup>Aa</sup>	1 749.85 $\pm$ 141.03 <sup>Cb</sup>	1 673.58 $\pm$ 17.14 <sup>Cb</sup>	1 817.92 $\pm$ 133.86 <sup>C</sup>	
		HN	2 347.99 $\pm$ 134.53 <sup>Ab</sup>	1 720.76 $\pm$ 73.13 <sup>Bc</sup>	2 545.87 $\pm$ 62.54 <sup>Aa</sup>	2 412.04 $\pm$ 48.07 <sup>Ab</sup>	2 256.67 $\pm$ 339.69 <sup>A</sup>	
		平均值 Mean	2 129.94 $\pm$ 211.82 <sup>a</sup>	1 907.99 $\pm$ 150.89 <sup>c</sup>	2 165.51 $\pm$ 354.77 <sup>a</sup>	2 052.87 $\pm$ 322.59 <sup>b</sup>		
CAT活性 CAT activity ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )	氮水平 N level	N0	2.90 $\pm$ 0.06 <sup>Ab</sup>	3.15 $\pm$ 0.05 <sup>Aa</sup>	3.10 $\pm$ 0.05 <sup>ABa</sup>	2.60 $\pm$ 0.04 <sup>Bc</sup>	2.93 $\pm$ 0.23 <sup>A</sup>	$F(\text{SW} \times \text{SN}) = 8.39^{**}$ $F(\text{SW}) = 28.39^{**}$ $F(\text{SN}) = 21.69^{**}$
		MN	2.52 $\pm$ 0.15 <sup>Bc</sup>	2.74 $\pm$ 0.09 <sup>Cb</sup>	3.02 $\pm$ 0.02 <sup>Ba</sup>	2.75 $\pm$ 0.09 <sup>Bb</sup>	2.75 $\pm$ 0.20 <sup>B</sup>	
		HN	2.74 $\pm$ 0.11 <sup>Ad</sup>	2.94 $\pm$ 0.10 <sup>Bcd</sup>	3.26 $\pm$ 0.09 <sup>Aa</sup>	3.04 $\pm$ 0.10 <sup>Abc</sup>	3.01 $\pm$ 0.21 <sup>A</sup>	
		平均值 Mean	2.74 $\pm$ 0.21 <sup>c</sup>	2.94 $\pm$ 0.19 <sup>b</sup>	3.12 $\pm$ 0.12 <sup>a</sup>	2.79 $\pm$ 0.21 <sup>c</sup>		

CAT, 过氧化氢酶; POD, 过氧化物酶; SOD, 超氧化物歧化酶。表注同表3。  
CAT, catalase; POD, peroxidase; SOD, superoxide dismutase. Notes see Table 3.

的增大, 抗氧化酶的活性降低, 导致酶促清除系统对ROS的清除能力下降或丧失。由表7还可见, 在相同的土壤含水量下, 施氮对3种酶活性有显著的影响。其中, 在中度和重度干旱胁迫下, 桢楠幼树叶片的SOD活性均表现为施氮处理显著高于不施氮处理, 而在正常水分与轻度胁迫下, 各施氮处理之间的差异不明显; POD活性总体上表现为MN < N0, 而HN的缓解效应总体上减弱; CAT活性在水分充足和轻度胁迫下表现为N0 > HN > MN, 而在中度和重度胁迫下则为HN > MN  $\approx$  N0, 表明高氮处理对重度胁迫的缓解作用不明显。干旱胁迫与施氮对SOD、CAT和POD活性的影响表现出显著的互作。

## 2.3 干旱胁迫下桢楠幼树叶片细胞膜脂过氧化和膜透性的变化及施氮的影响

### 2.3.1 MDA含量

由图6可知, 干旱胁迫加重了桢楠幼树叶片细胞生物膜脂过氧化, 从而产生更多的MDA。而施氮后30天时(表8), 其MDA含量随着土壤含水量的降低, 整体呈现出先上升后降低的趋势, 表明随着干旱时间的延长和干旱胁迫的增强, 植物可能会采取某种机制降低其体内MDA的含量。且由表8可知, 在相同的土壤含水量下, 除重度干旱外, 桢楠幼树叶片的MDA含量均表现为施氮组低于不施氮组。其中水分充足时, HN处理下的叶片MDA含量低于其他

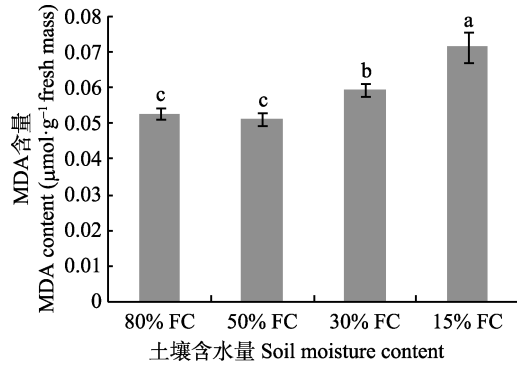


图6 干旱梯度形成后7天桉楠幼树丙二醛(MDA)的含量(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同含水量之间差异显著( $p < 0.05$ )。FC, 田间持水量。

**Fig. 6** Malondialdehyde (MDA) content in *Phoebe zhenan* seedlings seven days after the formation of drought gradient (mean  $\pm$  SD). Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ). FC, field water holding capacity.

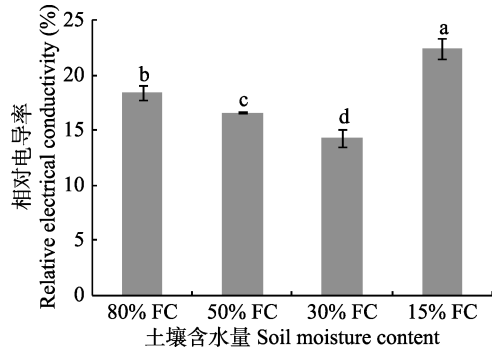


图7 干旱梯度形成后7天桉楠幼树叶片的相对电导率(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示不同含水量之间差异显著( $p < 0.05$ )。FC, 田间持水量。

**Fig. 7** Relative electrical conductivity in *Phoebe zhenan* seedlings seven days after the formation of drought gradient (mean  $\pm$  SD). Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ). FC, field water holding capacity.

表8 施氮结束后30天桉楠幼树丙二醛的含量(平均值±标准偏差)

**Table 8** Malondialdehyde content in *Phoebe zhenan* seedlings 30 days after the last nitrogen application (mean  $\pm$  SD)

处理 Treatment		土壤含水量 Soil moisture content				
		80% FC	50% FC	30% FC	15% FC	平均值 Mean
氮水平 N level	N0	0.070 2 $\pm$ 0.000 5 <sup>Ac</sup>	0.074 8 $\pm$ 0.001 5 <sup>Ab</sup>	0.078 3 $\pm$ 0.001 8 <sup>Aa</sup>	0.067 0 $\pm$ 0.001 8 <sup>Bd</sup>	0.072 6 $\pm$ 0.004 7 <sup>A</sup>
	MN	0.067 9 $\pm$ 0.002 3 <sup>ABb</sup>	0.069 8 $\pm$ 0.000 8 <sup>Bb</sup>	0.073 0 $\pm$ 0.001 2 <sup>Ba</sup>	0.069 9 $\pm$ 0.000 6 <sup>Ab</sup>	0.070 2 $\pm$ 0.002 2 <sup>B</sup>
	HN	0.066 8 $\pm$ 0.001 3 <sup>Bc</sup>	0.071 7 $\pm$ 0.001 3 <sup>Bb</sup>	0.077 0 $\pm$ 0.002 5 <sup>Aa</sup>	0.071 0 $\pm$ 0.001 8 <sup>Ab</sup>	0.071 6 $\pm$ 0.004 1 <sup>A</sup>
平均值 Mean		0.068 3 $\pm$ 0.002 0 <sup>c</sup>	0.072 1 $\pm$ 0.002 4 <sup>b</sup>	0.076 1 $\pm$ 0.002 9 <sup>a</sup>	0.069 3 $\pm$ 0.002 3 <sup>c</sup>	
<i>F</i> (SW $\times$ SN)		6.133 2 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SW)		43.294 3 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SN)		7.046 1 <sup>**</sup>				

表注同表3。  
Notes see Table 3.

施氮水平; 轻度和中度干旱胁迫水平下, MN的MDA含量最低。而在重度干旱水平下, 其MDA含量则表现为HN > MN > N0。这表明, 除重度干旱胁迫外, 适量施氮可以显著减轻桉楠幼树膜脂过氧化程度, 总体上以MN效果最佳。分析表明, 干旱胁迫与施氮对MDA含量具有极显著的交互效应。

### 2.3.2 REC

由图7可知, 干旱梯度形成7天时, 桉楠幼树REC随着干旱胁迫强度的增大, 显著下降后上升, 当处于重度干旱时显著高于水分充足时, 表明在干旱胁迫强度较弱时, 桉楠幼树叶片细胞膜受害不严重, 膜透性未发生显著改变; 当干旱胁迫增大到重度干旱时, 细胞膜透性迅速增大, 稳定性降低, 细胞膜严重受损, 大量离子外渗, 因而其REC表现出升高的趋势。而施氮后30天(表9), 同一氮水平下其REC随着土壤含水量的降低, 大体呈现出先上升后

降的趋势。而在相同的土壤含水量状态下, 其REC表现为施氮组高于不施氮组(重度干旱胁迫除外), 表明通过施N能够促进桉楠幼树细胞产生更多的电解质。此外, 干旱胁迫与施氮对相对电导率的影响具有显著的交互效应。

## 3 讨论和结论

### 3.1 施氮对干旱胁迫下桉楠幼树叶片渗透调节的影响

Hasio (1973)认为, 渗透调节是植物忍耐和抵御干旱逆境的一种重要适应机制。植物通过渗透调节, 保持膨压, 有利于保持细胞各种生理过程的正常进行(Taylor, 1996)。已有研究发现, 当植物遭受干旱胁迫时, 在细胞中合成的Pro、SS和甜菜碱等有机溶质起着重要的生理作用, 不仅可以调节细胞质的渗透势, 对酶、蛋白质、生物膜也能起保护作用(Hanson



表9 施氮结束后30天桢楠幼树叶片的相对电导率(平均值±标准偏差)

Table 9 Relative electrical conductivity in *Phoebe zhennan* seedlings 30 days after the last nitrogen application (mean ± SD)

处理 Treatment		土壤含水量 Soil moisture content				平均值 Mean
		80% FC	50% FC	30% FC	15% FC	
氮水平 N level	N0	31.67 ± 0.31 <sup>Bb</sup>	37.46 ± 0.58 <sup>Ba</sup>	33.24 ± 0.92 <sup>Bb</sup>	32.73 ± 2.04 <sup>Ab</sup>	33.77 ± 2.50 <sup>B</sup>
	MN	39.52 ± 3.95 <sup>Ab</sup>	45.54 ± 1.56 <sup>Aa</sup>	35.56 ± 0.62 <sup>Bc</sup>	32.57 ± 2.75 <sup>Ac</sup>	38.30 ± 5.52 <sup>A</sup>
	HN	41.54 ± 1.64 <sup>Aa</sup>	37.30 ± 0.61 <sup>Bb</sup>	41.28 ± 0.72 <sup>Aa</sup>	33.01 ± 0.04 <sup>Ac</sup>	38.28 ± 3.72 <sup>A</sup>
平均值 Mean		37.58 ± 5.00 <sup>b</sup>	40.10 ± 4.18 <sup>a</sup>	36.69 ± 3.64 <sup>b</sup>	32.77 ± 1.72 <sup>c</sup>	
<i>F</i> (SW×SN)		13.48 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SW)		28.52 <sup>**</sup>				
<i>F</i> (SN)		27.93 <sup>**</sup>				

表注同表3。

Notes see Table 3.

*et al.*, 1979; Patakas *et al.*, 2002; Caprioli *et al.*, 2004)。还有研究表明, 在干旱条件下植物的氮代谢会发生变化, 这是Pro大量积累的原因(Hason, 1980; Dashek & Erickson, 1981), 本试验在一定程度上证实了这一结论。不过, 试验中桢楠幼树在严重缺水时虽然积累了大量Pro, 但此时细胞膜系统已经受到了一定程度的破坏, 渗透调节能力可能较细胞膜完整时的情况大为降低。

本试验中, 随着干旱胁迫的加重, 桢楠幼树叶片SS含量逐渐上升, 这与Kuhns和Gjerstad (1988)、李永洁等(2014)的研究结果相似, 可能是淀粉酶活性的升高加剧了淀粉水解(陈立松和刘星辉, 2001)的结果, 而糖浓度的增加可提高细胞渗透势, 降低细胞水势, 减少干旱下的水分损失(杨德光等, 2015)。同时, 本研究中施氮处理整体增加了桢楠幼树叶片的可溶性糖积累。生产实践中, 在一定程度的干旱胁迫范围内, 通过适度施氮可以促使桢楠幼树产生更多的可溶性糖, 从而达到提高植株渗透调节能力的目的。

有研究表明, 干旱胁迫下植物蛋白质合成受阻(Hulbert *et al.*, 1988)。然而, Heikkala等(1984)在研究玉米(*Zea mays*)时发现, 干旱胁迫下植物蛋白质含量增加, 甚至可能合成一些新的蛋白质。本试验中, 桢楠幼树叶片SP含量随干旱胁迫强度的增加表现为先升高后降低的趋势, 这与刘珊等(2016)和李洁(2015)的研究结果相近。可能在干旱胁迫初期, 植物刚刚萎蔫时, 还存在蛋白质(如酶和胁迫诱导蛋白)的合成(颜华等, 2002), 致使SP含量升高; 此外, 也可能在干旱胁迫下, 植物细胞内合成酶活性下降或水解酶活性增强, 促使结构蛋白转变成可溶性蛋白, 造成SP含量升高(潘瑞炽, 2012)。但随着水分胁迫的

加剧, 植物脱水严重, 蛋白质的合成基本停滞, 可溶性蛋白也开始分解(吴旭红和郑桂萍, 1995), 此时SP含量降低。另外, 桢楠幼树处于轻微干旱胁迫条件时, 施氮可使SP含量显著减少, 但在中度和重度干旱胁迫下则相反, 可能随着胁迫时间的延长和胁迫强度的增加, 桢楠幼树已经遭到一定程度的损伤, 蛋白质的合成由分解过程所代替, 此时其抗旱性更弱, 而通过施氮可在较大程度上增加其体内SP含量, 提高其抗旱性。

### 3.2 施氮对干旱胁迫下桢楠幼树叶片活性氧代谢和抗氧化酶活性的影响

在桢楠幼树受到干旱胁迫时, 其体内SOD和CAT活性明显增强, 这是植株为减轻干旱胁迫伤害所做的应对, 但POD活性变化不显著, 表明桢楠幼树POD所发挥的抗氧化作用相对其他两种酶更小。当干旱胁迫状态维持一段时间后, POD活性相比施氮前变化更加明显, 且与H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的变化规律更为相似, 这可能主要是由于随着胁迫时间延长, POD参与到抗氧化胁迫中。Zhang和Kirkham (1994)也曾报道, POD在逆境或衰老后期更为活跃, 可能是植物衰老到一定阶段的产物。

随着干旱胁迫的增强, 桢楠幼树叶片细胞中活性氧的产生逐渐增多, 其膜脂过氧化也会更加严重。当胁迫强度过强时, 抗氧化酶的活性会降低, 可以推测此时桢楠幼树机体已经遭受了很大程度的破坏, ROS的酶促清除系统等抵御干旱胁迫的适应调控机制已逐渐减弱。这与Fridovich (1975)提出的生物自由基伤害学说相一致, 认为当胁迫强度增大到一定程度时, 细胞膜系统会受到严重破坏, 植物机体也会受到很大程度的损伤。

### 3.3 施氮对干旱胁迫下桉楠幼树叶片细胞膜脂过氧化和膜透性的影响

MDA是膜脂氧化的主要产物,对膜和细胞中的许多生物功能分子如蛋白质、核酸和酶等均有强烈的破坏作用,并破坏生物膜的结构和功能,其含量高低和细胞膜透性变化是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标(陈少裕, 1991; Delhaize & Ryan, 1995)。本研究中,随着干旱胁迫强度的增大,桉楠叶片MDA含量升高,但胁迫强度过大时其MDA含量降低,这与李娟等(2015)、李娜(2014)的研究结果基本一致。研究还发现,干旱胁迫初期,轻度干旱胁迫中的桉楠幼树MDA含量显著低于水分充足的桉楠幼树,这可能与具有较高SOD活性有关(左应梅等, 2016)。同时由试验结果可见,在受到轻度和中度干旱胁迫时,中量施氮更有利于降低膜脂氧化的程度,在重度干旱胁迫下施氮反而会使膜脂氧化的程度加重,这可能与过量施氮使土壤溶液盐浓度过高,土壤水势降低,导致植物吸水困难,产生渗透胁迫,使其遭受盐害有关(李合生, 2012)。

一般认为,植物在受到干旱胁迫时,其细胞膜透性的增加会导致组织电解质的外渗(Kocheva *et al.*, 2014)。本研究发现,在干旱梯度刚形成时,桉楠幼树叶片相对电导率会随着干旱胁迫强度的增大呈现出先降低后升高的趋势,这与以往的研究结果相似(孙明等, 2010; 代英超等, 2015)。但也有研究表明,随着干旱胁迫的增强,叶片的相对电导率逐渐升高(吕娥娥等, 2016; 杨传宝等, 2016),这可能与供试植物不同及植物所遭受的干旱胁迫强度有关。另外,在相同的干旱胁迫强度下,桉楠叶片电解质相对电导率随着氮的施入而升高,可能施肥提供了更多的氮源,使桉楠幼树能够利用更多的氮,参与到细胞赖以生存的结构构建或功能成分的合成中,如嘌呤、碱基、酶、维生素、激素、核酸、糖苷等(周云龙和刘全儒, 2016),所以施氮组桉楠幼树体内会产生更多的电解质,以致植物细胞浸提液的电导率增大。

综上所述,为处于干旱胁迫状态的桉楠幼树提供适量的氮,可提高其渗透调节能力,同时也可降低其活性氧的产生,从而在一定程度上减轻干旱胁迫的伤害。但过量的氮会造成相反的结果,因此对受干旱胁迫的桉楠幼树施氮需控制在适当水平,切

忌过量。对二年生桉楠幼树而言,每株施氮1.35 g(折合尿素2.89 g)对轻、中度干旱胁迫具有一定的缓解作用,但施氮达到2.7 g·株<sup>-1</sup>(折合尿素5.78 g)以上时会对植株造成不利影响。

### 参考文献

- Aebi H (1984). Catalase *in vitro*. *Methods in Enzymology*, 105, 121–126.
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2010). Leaf hydraulics and drought stress: Response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1584–1595.
- Breshears DD, Cobb NS, Rich PM, Price KP, Allen CD, Balice RG, Romme WH, Kastens JH, Floyd ML, Belnap J, Anderson JJ, Myers OB, Meyer CW (2005). Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 15144–15148.
- Caprioli M, Krabbe KA, Melone G, Ramløv H, Ricci C, Santo N (2004). Trehalose in desiccated rotifers: A comparison between a bdelloid and a monogonont species. *Comparative Biochemistry and Physiology-Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 139, 527–532.
- Chen LS, Liu XH (2001). Effects of water stress on cell wall H<sup>+</sup>-ATPase activity in leaves of *Litchi chinensis* Stone. with different drought-resistance. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 9(2), 149–153. [陈立松, 刘星辉 (2001). 水分胁迫对抗旱性不同的荔枝叶片细胞壁 H<sup>+</sup>-ATPase活性的影响. 热带亚热带植物学报, 9(2), 149–153.]
- Chen SY (1991). Injury of membrane lipid peroxidation to plant cell. *Plant Physiology Communication*, 27(2), 84–90. [陈少裕 (1991). 膜脂过氧化对植物细胞的伤害. 植物生理学通讯, 27(2), 84–90.]
- Dai YC, Xu KY, Ma K, Zhang Y, Xia GH (2015). Physiological responses of the rare and endangered *Ardisia violacea* (Myrsinaceae) seedlings to progressive drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 2954–2959. [代英超, 徐奎源, 马凯, 张云, 夏国华 (2015). 珍稀濒危植物堇叶紫金牛对持续干旱的生理响应. 生态学报, 35, 2954–2959.]
- Dashek WV, Erickson SS (1981). Isolation, assay, biosynthesis, metabolism, uptake and translocation and function of proline in plant cells and tissues. *Botanical Review*, 47, 349–385.
- Delhaize E, Ryan PR (1995). Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology*, 107, 315–321.
- Fang WP (1981). *Flora of Sichuan*. Sichuan People's Publishing House, Chengdu. [方文培 (1981). 四川植物志. 四川人民出版社, 成都.]
- Fridorich I (1975). Superoxide dismutase. *Annual Review of*

- Biochemistry*, 44, 147–159.
- Gao JF (2006). *Experimental Guidance for Plant Physiology*. Higher Education Press, Beijing. 211. [高俊凤 (2006). 植物生理学实验指导. 高等教育出版社, 北京. 211.]
- Giannopolitis CN, Ries SK (1977). Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 59, 309–314.
- Hanson AD, Nelsen CE, Pedersen AR, Everson EH (1979). Capacity for proline accumulation during water stress in barley and its implications for breeding for drought resistance. *Crop Science*, 19, 489–493.
- Hasio TC (1973). *Water and Plant Life*. Academic Press, New York. 281–303.
- Hason AD (1980). Interpreting the metabolic response of plants to water stress. *Hortscience*, 15, 623–629.
- Heikkala JJ, Papp JTE, Schultz GA, Bewley JD (1984). Induction of heat shock protein messenger RNA in maize mesocotyls by water stress, abscisic acid and wounding. *Plant Physiology*, 76, 270–274.
- Hisao TC (1973). Plants response to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24, 519–570.
- Hulbert C, Funkhouser EA, Soltes EJ, Newton RJ (1988). Inhibition of protein synthesis in loblolly pine hypocotyls by mannitol-induced water stress. *Tree Physiology*, 4, 19–26.
- Kocheva KV, Georgiev GI, Kochev VK (2014). An improvement of the diffusion model for assessment of drought stress in plant tissues. *Physiologia Plantarum*, 150, 88–94.
- Kuhns MR, Gjerstad DH (1988). Photosynthate allocation in loblolly pine (*Pinus taeda*) seedlings as affected by moisture stress. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 285–291.
- Lawlor DW, Cornic G (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25, 275–294.
- Li HS (2012). *Modern Plant Physiology*. Higher Education Press, Beijing. [李合生 (2012). 现代植物生理学. 高等教育出版社, 北京.]
- Li HS, Shun Q, Zhao SJ, Zhang WH (2000). *Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemistry Experiments*. Higher Education Press, Beijing. 164–165, 258–260. [李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华 (2000). 植物生理生化实验原理和技术. 高等教育出版社, 北京. 164–165, 258–260.]
- Li J (2015). Effects of drought stress on soluble proteins of *Hordeum vulgare* Linn. seedlings. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 43(12), 124–126. [李洁 (2015). 干旱胁迫对青稞幼苗可溶性蛋白的影响. 江苏农业科学, 43(12), 124–126.]
- Li J, Huang LH, Chen X (2015). Physiological response of two *Rhododendron simsii* seedlings to drought stress and drought resistance evaluation. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 28, 1067–1073. [李娟, 黄丽华, 陈训 (2015). 2种杜鹃对于干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价. 西南农业学报, 28, 1067–1073.]
- Li N (2014). *Physiological and Ecological Response of Larix gmelinii Seedlings under Soil Drought Stress and Different Nitrogen Levels*. Master degree dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. [李娜 (2014). 落叶松幼苗对于干旱胁迫及氮添加的生理生态响应. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.]
- Li Q (2013). *Physiological Responds and Adaptation of Miscanthus sacchariflorus and Miscanthus sinensis to Drought Stress*. PhD dissertation, Northeast Forestry University, Harbin. 45. [李强 (2013). 荻和芒对于干旱胁迫的生理响应和适应性. 博士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨. 45.]
- Li YJ, Li J, Xu P, He HW (2014). Physiological responses of *Lycium ruthenicum* Murr. seedlings to drought stress. *Arid Zone Research*, 31, 756–762. [李永洁, 李进, 徐萍, 何宏伟 (2014). 黑果枸杞幼苗对于干旱胁迫的生理响应. 干旱区研究, 31, 756–762.]
- Liu J, Lü B, Xu LL (2000). An improved method for the determination of hydrogen peroxide in leaves. *Progress in Biophysics*, 27, 548–551. [刘俊, 吕波, 徐朗莱 (2000). 植物叶片中过氧化氢含量测定方法的改进. 生物化学与生物物理进展, 27, 548–551.]
- Liu S, He Q, Li JY, Su Y, Wu JW (2016). Physiological responses of the limestone endemic plant *Triadica rotundifolia* seedlings to drought stress. *Journal of South China Agricultural University*, 37(2), 96–100. [刘珊, 何茜, 李吉跃, 苏艳, 吴俊文 (2016). 石漠化树种圆叶乌柏对于干旱胁迫的生理响应. 华南农业大学学报, 37(2), 96–100.]
- Liu ZQ, Zhang SC (1994). *Plant Resistance Physiology*. China Agriculture Press, Beijing. 84–123. [刘祖琪, 张石诚 (1994). 植物抗性生理学. 中国农业出版社, 北京. 84–123.]
- Lü EE, Zhou XR, Zhou ZY, Zhao GQ (2016). Physiological responses of the desert shrub *Hedysarum mongolicum* to drought stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 25(6), 42–50. [吕娥娥, 周向睿, 周志宇, 赵桂琴 (2016). 荒漠灌木蒙古岩黄芪对于干旱胁迫的生理响应. 草业学报, 25(6), 42–50.]
- Misra A, Tyler G (1999). Influence of soil moisture on soil solution chemistry and concentrations of minerals in the calcicoles *Phleum phleoides* and *Veronica spicata* grown on a limestone soil. *Annals of Botany*, 84, 401–410.
- Pan RZ (2012). *Plant Physiology*. Higher Education Press, Beijing. [潘瑞炽 (2012). 植物生理学. 高等教育出版社, 北京.]
- Patakas A, Nikolaou N, Zioziou E, Radoglou K, Noitsakis B (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, 163, 361–367.

- Sun M, An Y, Wang Q, Pan L (2010). Effect of water stress and nitrogen application on morphological and physiological character of *Zoysia japonica* cv. Shanghai. *Pratacultural Science*, 27(9), 57–63. [孙明, 安渊, 王齐, 潘磊 (2010). 干旱胁迫和施氮对结缕草种群特征和生理特性的影响. 草业科学, 27(9), 57–63.]
- Taiz L, Zeiger E (2010). *Plant Physiology*. Sinauer Associates, North Miami Beach, USA.
- Taylor CB (1996). Proline and water deficit: Ups, downs, ins and outs. *Plant Cell*, 8, 1221–1224.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, & Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wu XH, Zheng GP (1995). Effect of the moisture content coercive on morphological and physiological process of crops. *Journal of Qiqihar Teachers' College (Natural Science)*, 15(3), 37–40. [吴旭红, 郑桂萍 (1995). 水分胁迫对作物形态和生理过程的影响. 齐齐哈尔师范学院学报(自然科学版), 15(3), 37–40.]
- Xiong QE (2003). *Experimental Course in Plant Physiology*. Sichuan Science and Technology Publishing House, Chengdu. 72–73, 85–86, 126–127. [熊庆娥 (2003). 植物生理学实验教程. 四川科学技术出版社, 成都. 72–73, 85–86, 126–127.]
- Yan H, Jia LH, Wang GX (2002). Research progress of plant water stress inducible proteins. *Chemistry of Life*, 22, 165–168. (in Chinese with English abstract) [颜华, 贾良辉, 王根轩 (2002). 植物水分胁迫诱导蛋白的研究进展. 生命的化学, 22, 165–168.]
- Yang CB, Yao JX, Li SW, Ni HQ, Liu YQ, Zhang YH, Li JH (2016). Growth and physiological responses to drought stress and comprehensive evaluation on drought tolerance in *Leuce* clones at nursery stage. *Journal of Beijing Forestry University*, 38(5), 58–66. [杨传宝, 姚俊修, 李善文, 倪惠菁, 刘元铅, 张有慧, 李际红 (2016). 白杨派无性系苗期对干旱胁迫的生长生理响应及抗旱性综合评价. 北京林业大学学报, 38(5), 58–66.]
- Yang DG, Liu YX, Zhang Q, Jiang ZZ, Song BG (2015). Progress on crops osmotic adjustment and genetic engineering of osmotic stress resistance. *Crops*, (1), 6–13. [杨德光, 刘永玺, 张倩, 姜籽竹, 宋北光 (2015). 作物渗透调节及抗渗透胁迫基因工程研究进展. 作物杂志, (1), 6–13.]
- Zhang JX, Kirkham MB (1994). Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. *Plant Cell Physiology*, 35, 785–791.
- Zhang SQ (2011). *Tutorial of Experimental Techniques in Plant Physiology*. Science Press, Beijing. 203. [张蜀秋 (2011). 植物生理学实验技术教程. 科学出版社, 北京. 203.]
- Zhou YL, Liu QR (2016). *Plant Biology*. Higher Education Press, Beijing. [周云龙, 刘全儒 (2016). 植物生物学. 高等教育出版社, 北京.]
- Zuo YM, Yang WZ, Yang TM, Yang MQ, Xu ZL, Yang SB, Zhang JY (2016). Comparison of resistant physiological index among four species in the Genus *Panax* under water stress. *Crops*, (3), 84–88. [左应梅, 杨维泽, 杨天梅, 杨美权, 许宗亮, 杨绍兵, 张金渝 (2016). 干旱胁迫下4种人参属植物抗性生理指标的比较. 作物杂志, (3), 84–88.]

责任编辑: 岳 明 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答