

干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗生长及抗氧化系统的影响

郑清岭¹, 杨冬艳¹, 刘建文², 张凤兰¹, 杨忠仁¹, 郝丽珍^{1,*}

¹内蒙古农业大学农学院, 内蒙古自治区野生特有蔬菜种质资源与种质创新重点实验室, 呼和浩特010019; ²内蒙古阿拉善盟李井滩气象站, 内蒙古阿拉善750300

摘要: 采用盆栽自然干旱法, 研究干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗生长及抗氧化系统的影响, 探寻其对干旱胁迫的应答机制及抗旱差异性。结果表明: 随着干旱胁迫的加剧, 沙芥和斧形沙芥幼苗生长指标均出现先升高后降低的变化, 沙芥生物量开始下降时间早于斧形沙芥, 降低幅度也更大。沙芥叶片中超氧化物歧化酶(SOD)活性在持续干旱胁迫下先降低后升高, 过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)先升高后降低; 而斧形沙芥SOD和POD活性先升高后降低, CAT活性一直升高。沙芥和斧形沙芥叶片的质膜相对透性(PMP)及丙二醛(MDA)、抗坏血酸(AsA)和脯氨酸(Pro)含量升高, 可溶性蛋白质(SP)含量降低。根据干旱胁迫下的生长指标、抗氧化系统以及各指标的综合抗旱系数和平均隶属度可知, 斧形沙芥幼苗的抗旱能力强于沙芥。

关键词: 沙芥; 斧形沙芥; 幼苗; 干旱胁迫; 抗氧化系统

干旱是世界范围内农业生产的主要非生物限制因素(Sharp等2004), 全世界干旱和半干旱地区的耕地遭受干旱胁迫危害而造成的减产超过所有自然灾害的总和(李合生2011)。沙生植物多生长在干旱或半干旱地区的荒漠沙地上, 在长期进化中已形成能够适应干旱环境的抗旱机制, 是一类优质抗旱种质资源。沙芥属(*Pugionium* Gaertn.)植物是亚洲中部蒙古高原沙地所特有的, 属于肉质多浆类旱生植物, 体内贮存大量水分(贺晓等1998), 根系发达且分布较深, 叶片披针状线形, 果实为具翅刺短角果, 能适应干旱环境, 为典型的沙生植物类群(Yu等2008), 包含沙芥和斧形沙芥2个种(卢琦等2012)。庞杰等(2013a, b)研究发现, 干旱胁迫下沙芥叶片内活性氧物质逐渐积累, 沙芥通过调节叶片结构以适应干旱, 当干旱胁迫加剧时植物体内活性氧物质积累, 抗氧化代谢途径会合成清除活性氧的抗氧化酶和抗氧化剂(Akcaş等2010; Basu等2010), 使活性氧的产生与清除处于平衡状态。迄今为止, 关于沙芥属蔬菜植物的抗氧化系统对干旱胁迫的应答机制尚未见报道。本试验选用沙芥和斧形沙芥幼苗作为试材, 研究其生长指标以及抗氧化系统对干旱胁迫的响应, 并利用综合抗旱系数和隶属函数法评价沙芥和斧形沙芥的抗旱性强弱, 以期对沙芥属植物抗旱栽培、抗旱育种及种质资源的评价提供理论依据。

材料与方 法

1 试验材料处理

将发芽的沙芥[*Pugionium cornutum* (L.) Gaertn.]

和斧形沙芥(*Pugionium dolabratum* Maxim.)种子播种在塑料盆(高23 cm, 内径25 cm)后置于塑料大棚中, 基质为沙子和腐熟的厩肥(4:1, V/V), 每盆装3 kg, 种子9粒, 基质田间持水量(water holding capacity, WHC)为15.7%。出苗后正常水分管理, 采用称重法保持土壤含水量(soil water content, SWC)为WHC的75%~85%。幼苗长至四叶一心时, 每盆保留大小一致且生长健壮的幼苗6株。六叶一心时, 对照正常水分管理, 处理停止浇水进行干旱胁迫。停止浇水当天记为第0天, 处理期间的第0、2、4、6、8、10、12天上午7:30取样, 每次随机取对照和处理各10盆进行试验, 采集每株的第2~5片真叶并混匀后测定生理指标。

2 测定指标及方法

鲜重和干重采用称重法, 茎粗和心叶长用数显游标卡尺测量, WHC采用威尔科克斯法, SWC采用烘干法, 叶片相对含水量(relative water content, RWC)采用饱和鲜重法, 超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性采用氮蓝四唑法, 过氧化物酶(peroxidase, POD)活性采用愈创木酚法, 过氧化氢酶(catalase, CAT)活性采用紫外分光光度计法, 抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)含量采用2,6-二氯酚靛酚法, 质膜相对透性(plasma membrane permeability,

收稿 2016-12-01 修定 2017-04-12

资助 国家自然科学基金(31101541和31160393)、公益性行业(农业)科研专项(201203004)、内蒙古自然科学基金(2015MS0359)、内蒙古研究生科研创新资助项目(B20161012913)和内蒙古主席基金项目。

* 通讯作者(E-mail: haolizhen_1960@163.com)。

PMP)采用相对电导率表示, 丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量采用硫代巴比妥酸法, 可溶性蛋白质(soluble protein, SP)含量采用考马斯亮蓝法, 脯氨酸(proline, Pro)含量采用酸性茚三酮比色法(赵世杰和苍晶2016; 李合生2000)。鲜重、干重、茎粗、心叶长为6次重复, 其他生理指标4次重复。

3 数据处理与分析

用Excel 2010整理数据, SPSS 21.0软件进行差异显著性分析和指标相关性分析, 用Origin 9.0软件作图。采用隶属函数法(谢小玉等2013; 张保青等2011)计算15个指标的抗旱系数、综合抗旱系数、隶属函数值和平均隶属度。选取干旱胁迫时间最长(12 d)的各指标数据对两种沙芥属植物的抗旱性进行评价, 选用0~12 d的数据进行各指标间相关性分析。分析中涉及的计算公式如下:

$$\text{各指标抗旱系数 } PI = X_s / X_c \quad (1)$$

$$\text{综合抗旱系数 } PI = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n PI \quad (2)$$

$$\text{隶属函数 } \mu(x) = \frac{PI - PI_{\min}}{PI_{\max} - PI_{\min}} \quad (3)$$

$$\text{反隶属函数 } \mu(x) = 1 - \frac{PI - PI_{\min}}{PI_{\max} - PI_{\min}} \quad (4)$$

式中, X_s 和 X_c 分别为干旱和对照各指标的测定值, PI_{\min} 和 PI_{\max} 为各指标抗旱系数的最小值和最大值。若某一指标与抗旱性呈负相关, 通过反隶属函数计算其隶属函数值。

实验结果

1 干旱胁迫下沙芥和斧形沙芥幼苗土壤水分和叶片水分的变化

对照的SWC保持在12.14%~13.41%, 叶片RWC保持在86.06%~90.18%, 可见对照的SWC和RWC含量基本稳定(图1)。干旱处理后SWC和RWC均随时间的延长呈现相似的下陷趋势, 到第12天时, 沙芥和斧形沙芥SWC分别降低90.35%和87.70%, 而RWC分别降低35.47%和28.25%。

2 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗生长的影响

由图2可见, 对照的鲜重、干重、茎粗和心叶长均随时间的延长逐渐增加, 鲜重、干重和心叶长增加量大于干旱处理, 说明干旱对沙芥和斧形沙芥幼苗的生长具有抑制作用。

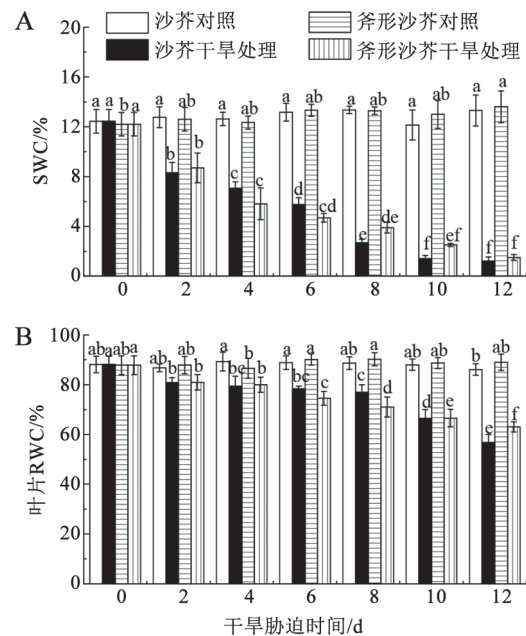


图1 干旱胁迫下沙芥和斧形沙芥SWC和叶片RWC的变化
Fig.1 Changes in SWC and leaf RWC of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings under drought
同一处理的数据标不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平下差异显著, 下同。

沙芥和斧形沙芥地上部分鲜重和干重随着干旱胁迫的加剧均呈先升高后降低的趋势。沙芥的鲜重和干重均在干旱胁迫的第4天达到最大值, 而斧形沙芥鲜重在第2天时达到最大值, 干重在第8天达到最大值, 斧形沙芥地上部分鲜重开始下降时间早于沙芥, 干重晚于沙芥。干旱胁迫12 d时, 沙芥和斧形沙芥鲜重分别较胁迫开始时降低76.24%和63.91%, 沙芥干重较胁迫开始时降低30.94%, 而斧形沙芥却升高30.15% (图2-A和B)。可见, 干旱胁迫对沙芥地上部分干重和鲜重的生长抑制作用要强于斧形沙芥。

沙芥和斧形沙芥地下部分鲜重和干重均呈先升高后降低的趋势。沙芥鲜重在干旱胁迫的第6天达到最大值, 干重在第4天达到最大值, 斧形沙芥鲜重在第2天达到最大值, 但2~10 d内差异不显著, 斧形沙芥地下部分干重和鲜重开始下降时间晚于沙芥。干旱处理12 d时, 沙芥和斧形沙芥鲜重分别较胁迫开始时降低49.80%和32.85%, 干重分别升高33.07%和85.47% (图2-C和D), 可见干旱胁迫对沙芥地下部分干重和鲜重增长的抑制也强于斧形沙芥。

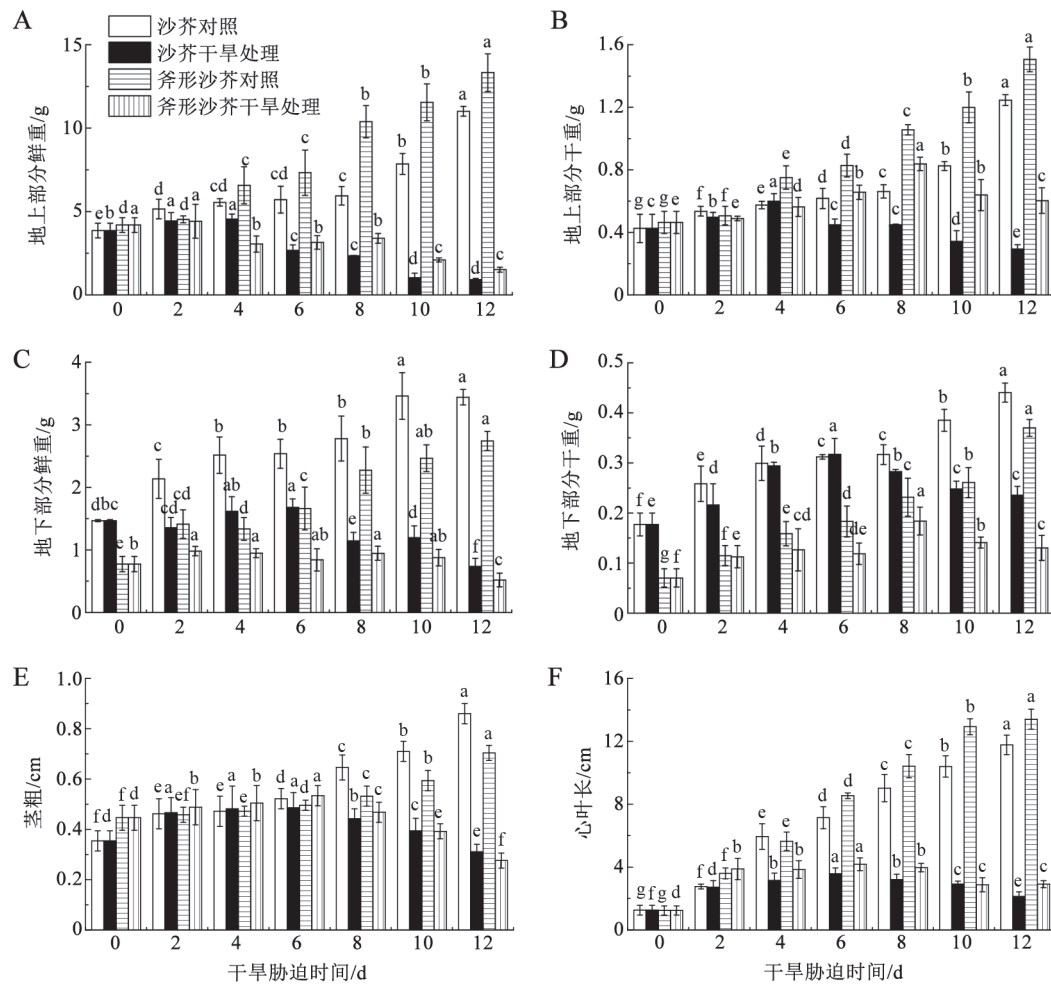


图2 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗生长的影响

Fig.2 Effects of drought stress on growth of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings

沙芥和斧形沙芥幼苗茎粗和心叶长随着干旱胁迫的加剧均呈先升高后降低的趋势,且均在第6天时达到最大值,干旱胁迫12 d时,茎粗较胁迫开始时分别降低12.15%和38.12%,心叶长增加69.05%和134.68% (图2-E和F),说明干旱胁迫对沙芥心叶生长的抑制强于斧形沙芥。

3 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗叶片抗氧化系统的影响

图3-A显示,随干旱胁迫加剧沙芥SOD活性先降低后升高,而斧形沙芥SOD活性先升高后降低。沙芥SOD活性在干旱胁迫的第4天降至最低,为 $217.15 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW),4~8 d维持在一个相对较低的水平,8 d后其活性迅速上升;斧形沙芥SOD活性在干旱胁迫的第2天就迅速上升至最高点 $310.04 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)后降低。

在干旱胁迫下,沙芥和斧形沙芥的POD活性均

呈先升高后降低的趋势,沙芥的POD活性在干旱胁迫的第8天达到最大值后下降,而斧形沙芥在第4天即接近第6天的最大值。在干旱胁迫6 d后沙芥的POD活性高于斧形沙芥,可见在干旱胁迫后期沙芥的POD活性能长时间维持较高水平(图3-B)。

沙芥的CAT活性呈先迅速升高后降低的变化趋势,于干旱胁迫第4天达到最大值;斧形沙芥CAT活性呈一直上升趋势,且在6 d后高于沙芥(图3-C)。

沙芥和斧形沙芥的AsA含量随干旱胁迫时间的延长呈逐渐增加趋势;未经胁迫时(0 d),沙芥的AsA含量低于斧形沙芥,胁迫8 d后高于斧形沙芥,12 d时沙芥和斧形沙芥的AsA含量分别增加68.39%和38.75%,沙芥的增加幅度大于斧形沙芥(图3-D)。

从抗氧化系统的变化可以看出,沙芥和斧形沙芥对干旱的应答反应存在显著种间差异。

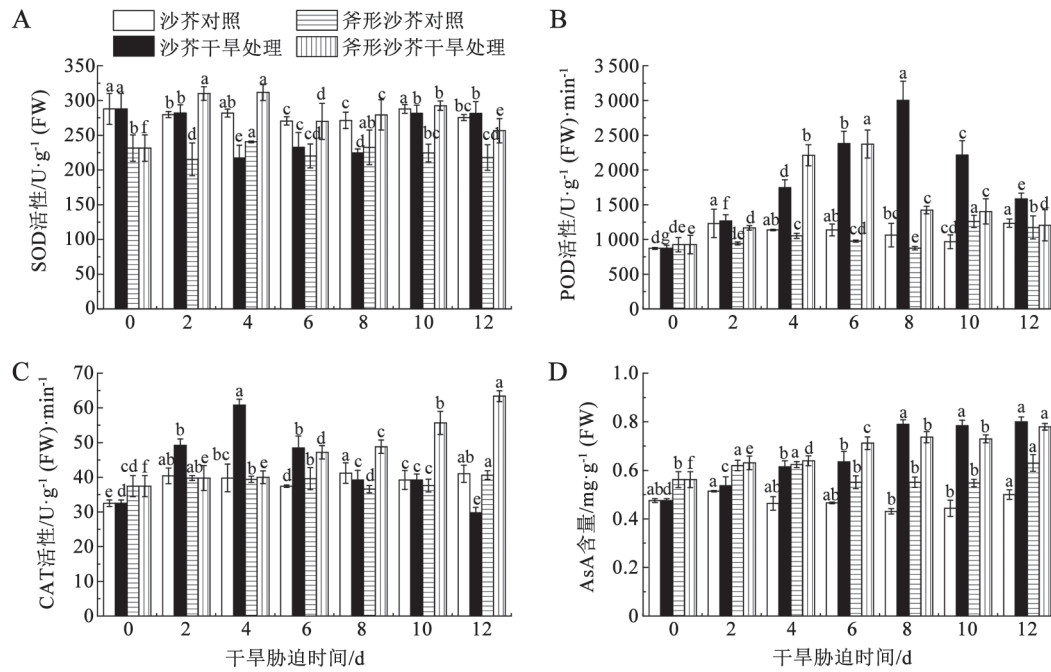


图3 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗叶片SOD、CAT和POD活性以及AsA含量的影响
Fig.3 Effects of drought stress on activities of SOD, CAT and POD and AsA content in leaves of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings

4 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗叶片PMP和MDA含量的影响

图4显示, 沙芥和斧形沙芥的PMP和MDA含量均随着干旱胁迫时间的增加呈缓慢上升趋势, 而对照的变化不大。干旱胁迫6 d内沙芥的PMP低于斧形沙芥, 6 d后高于斧形沙芥, 第12天时沙芥PMP增加150.03%; 斧形沙芥PMP在胁迫8 d后开始明显增加, 第12天时增加74.84%。干旱胁迫12 d, 沙芥和斧形沙芥的MDA含量分别增加227.16%和256.16%。由此可见, 干旱胁迫下沙芥的PMP增加幅度大于斧形沙芥, 而MDA含量增加幅度小于斧形沙芥, 说明干旱胁迫下沙芥的膜脂过氧化水平较低, 质膜稳定性优于斧形沙芥。

5 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗叶片Pro和SP含量的影响

经干旱处理后沙芥和斧形沙芥中Pro含量呈现逐渐升高趋势, SP含量逐渐下降; 对照基本处于稳定状态。沙芥和斧形沙芥的SP含量在干旱胁迫的第12天分别降低46.32%和68.47%。沙芥在干旱胁迫8 d后(叶片严重萎蔫), Pro含量才开始增加, 到12 d时增加了839.97%; 而斧形沙芥在4 d后(叶片轻

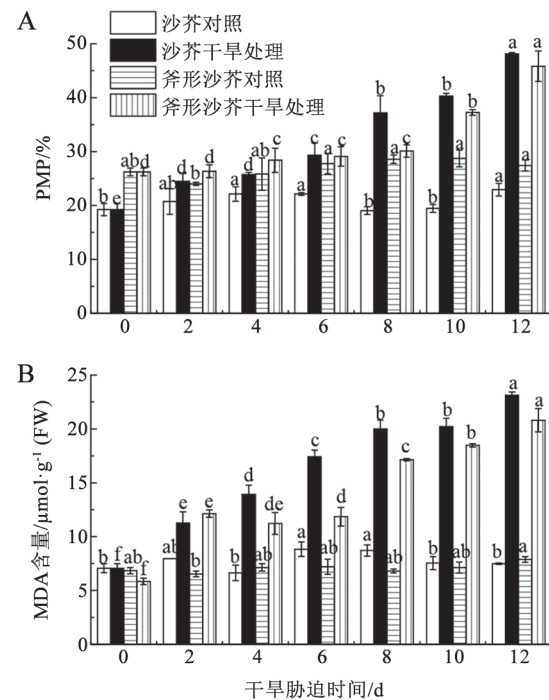


图4 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗叶片PMP和MDA含量的影响
Fig.4 Effects of drought stress on PMP and MDA content in *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings

度萎蔫)开始增加,到12 d时增加了982.42% (图5)。表明斧形沙芥开始显著积累Pro的时间较早,且积累的Pro含量较高。

6 干旱胁迫下沙芥和斧形沙芥幼苗叶片各指标间的相关性分析

如表1所示,沙芥各指标间显著($P<0.05$)相关28对,其中正相关17对,负相关11对;极显著($P<0.01$)相关19对,其中正相关7对,负相关12对。斧形沙芥显著($P<0.05$)相关15对,其中正相关9对,负相关6对;极显著($P<0.01$)相关6对,正相关4对,负相关2对。沙芥和斧形沙芥幼苗的RWC与地上部分鲜重(SX)、地下部分鲜重(XX)、茎粗(JC)、SP呈正相关,与地下部分干重(XG)、心叶长(XY)、SOD、POD、AsA、PMP、MDA、Pro呈负相关。

如表2所示,沙芥和斧形沙芥幼苗的SWC与SX、XX、JC、RWC、SP呈正相关,与XG、XY、POD、AsA、PMP、MDA、Pro呈负相关,其中,SWC与RWC、SX和SP呈极显著正相关,与AsA和Pro呈极显著负相关。

7 沙芥和斧形沙芥幼苗的抗旱性评价

由表3和4可知,斧形沙芥各指标的综合抗旱系数(2.41)大于沙芥(1.82),斧形沙芥的平均隶属度(0.6)也大于沙芥(0.4),表明斧形沙芥的抗旱能力强于沙芥。

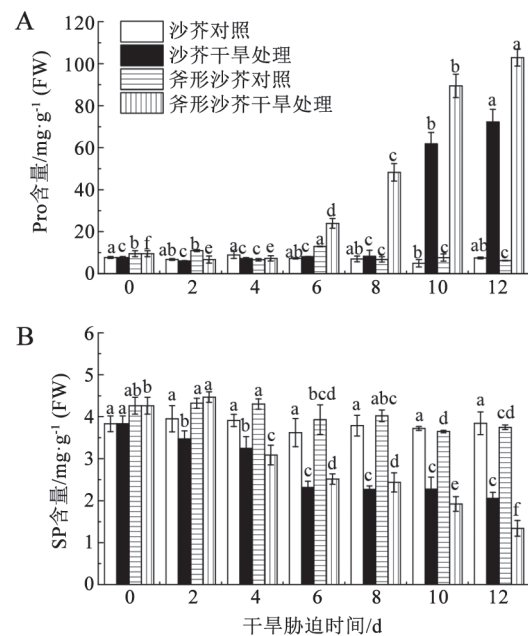


图5 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥叶片Pro和SP含量的影响
Fig.5 Effects of drought stress on leaf SP and Pro contents in *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings

讨 论

1 沙芥和斧形沙芥幼苗的生长对干旱胁迫的响应

生长量是植物对干旱胁迫的综合反应,也是评估干旱胁迫程度和植物抗旱能力的可靠指标。

表1 干旱胁迫下沙芥(左下)和斧形沙芥(右上)幼苗各指标间的相关性分析

Table 1 The correlation analysis of indicators of *P. cornutum* (bottom left) and *P. dolabratum* (top right) seedlings under drought stress

指标	SX	XX	SG	XG	JC	XY	RWC	SOD	POD	CAT	AsA	PMP	MDA	SP	Pro
SX	1	0.616	-0.338	-0.390	0.714*	-0.032	0.877**	0.052	-0.150	-0.907	-0.797	-0.803	-0.923	0.941*	-0.884
XX	0.709*	1	0.125	0.222	0.811*	0.465	0.438	0.681*	0.290	-0.652	-0.348	-0.381	-0.767	0.511*	-0.618
SG	0.879**	0.755*	1	0.905**	0.014	0.503	-0.602	0.085	0.277	0.447	0.584	0.712	0.220**	-0.622	0.409
XG	-0.115	0.251	0.343	1	-0.082	0.622	-0.673*	0.412	0.206	0.480	0.736	0.738**	0.303	-0.599	0.452
JC	0.562	0.736*	0.804*	0.631	1	0.440	0.640	0.363	0.554	-0.791*	-0.658*	-0.504	-0.905	0.579	-0.846
XY	-0.051	0.300	0.361	0.907**	0.782*	1	-0.278	0.714*	0.662	0.053	0.309	0.424	-0.109	-0.197	-0.119
RWC	0.841**	0.797*	0.707*	-0.162	0.509	-0.089	1	-0.070	-0.052	-0.963**	-0.970	-0.973	-0.871*	0.933	-0.919
SOD	-0.237	-0.436	-0.628	-0.883**	-0.696*	-0.728*	-0.214	1	0.393	-0.150	0.188*	0.071	-0.186	0.075	-0.188*
POD	-0.444	-0.067	-0.033	0.790*	0.378	0.776*	-0.245	-0.646	1	-0.091	-0.072	0.176	-0.184	-0.237	-0.241
CAT	0.641	0.704*	0.874**	0.575	0.885**	0.647	0.389	-0.637	0.117	1	0.913	0.911	0.956	-0.916*	0.969
AsA	-0.849**	-0.632	-0.548	0.531	-0.199	0.448	-0.872**	-0.186	0.681*	-0.245**	1	0.932	0.838*	-0.843	0.886
PMP	-0.851**	-0.679*	-0.544	0.464	-0.252	0.378	-0.831*	-0.167	0.706*	-0.302**	0.968*	1	0.780*	-0.922	0.826
MDA	-0.907**	-0.826*	-0.718*	0.255	-0.464	0.173	-0.952**	0.084	0.472	-0.460**	0.951*	0.945*	1	-0.842**	0.941
SP	0.864**	0.522	0.568	-0.562	0.141	-0.495	0.783*	0.215	-0.748*	0.269**	-0.973	-0.923	-0.890	1	-0.869
Pro	-0.847**	-0.773*	-0.828*	-0.130	-0.707*	-0.188	-0.924**	0.490	0.019	-0.553**	0.686*	0.684*	0.841	-0.606*	1

*表示在0.05水平上显著相关,**表示在0.01水平上显著相关。SX:地上部分鲜重;XX:地下部分鲜重;SG:地上部分干重;XG:地下部分干重;JC:茎粗;XY:心叶长。下同。

表2 干旱胁迫下沙芥和斧形沙芥的SWC与各指标间的相关性分析

Table 2 The correlation analysis of indicators and SWC of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings under drought stress

SWC	SX	XX	SG	XG	JC	XY	RWC	SOD	POD	CAT	PMP	MDA	AsA	SP	Pro
沙芥	0.836**	0.649	0.531	-0.488	0.177	-0.459	0.871**	0.130	-0.677*	0.214	-0.980**	-0.979**	-0.947**	0.934**	-0.708*
斧形沙芥	0.870**	0.293	-0.661	-0.743*	0.458	-0.462	0.958**	-0.236	-0.313	-0.870**	-0.916	-0.961	-0.768**	0.942**	-0.797**

表3 沙芥和斧形沙芥幼苗各指标的抗旱系数

Table 3 Drought-resistance coefficients of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings

材料	SX	XX	SG	XG	JC	XY	RWC	SOD	POD	CAT	PMP	MDA	AsA	SP	Pro	总和	综合抗旱系数
沙芥	0.08	4.67	0.24	1.87	0.36	0.18	0.66	1.02	1.28	0.73	2.10	2.44	1.44	0.54	9.66	27.27	1.82
斧形沙芥	0.11	5.29	0.40	2.84	0.39	0.22	0.71	1.18	1.03	1.50	1.67	2.64	1.25	0.36	16.51	36.10	2.41

表4 沙芥和斧形沙芥幼苗各指标的隶属函数值

Table 4 Subordinate function coefficients of indicators of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings

材料	SX	XX	SG	XG	JC	XY	RWC	SOD	POD	CAT	PMP	MDA	AsA	SP	Pro	总和	平均隶属度
沙芥	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	6	0.4
斧形沙芥	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	9	0.6

PMP和MDA为反隶属函数。

研究表明, 干旱胁迫下植株生长受到抑制, 且胁迫越严重受抑制越明显(贺少轩等2009)。本试验结果表明, 干旱胁迫影响了沙芥和斧形沙芥植株的生物量, 对幼苗生长均有明显抑制作用, 且随着干旱的加剧抑制作用明显增强, 斧形沙芥干重和鲜重开始下降的时间晚于沙芥, 说明斧形沙芥的根系能在更低的土壤水分含量条件下生长, 所以斧形沙芥能适应更低含水量的干旱胁迫。干旱胁迫12 d时, 沙芥幼苗鲜重的降低幅度大于斧形沙芥, 干重和心叶长的增加幅度均小于斧形沙芥, 所以干旱胁迫对沙芥幼苗的地上部分、地下部分和心叶长的生长抑制作用要强于斧形沙芥。斧形沙芥各指标的综合抗旱系数和平均隶属度均大于沙芥, 可见斧形沙芥对干旱的耐受要强于沙芥; 这与黄修梅等(2009)的研究结果相一致, 他们认为SWC显著影响沙芥和斧形沙芥幼苗的生物量, 在干旱条件下, 沙芥属植物更多的生物量用于根系生长发育, 以便吸收更深层的水分, 而斧形沙芥对干旱的适应性比沙芥强。

2 沙芥和斧形沙芥幼苗的抗氧化系统对干旱胁迫的响应

干旱是严重影响植物生长和生存的环境胁迫

因子, 影响细胞内的水分状态, 使植物缺水而受到伤害(方涛等2015)。干旱胁迫导致植物体内活性氧的积累, 对植物造成氧化胁迫(Apelt和Hirt 2004; Srivalli等2003)。植物细胞抵抗活性氧伤害的抗氧化系统中, SOD、POD和CAT是植物体内3种清除活性氧的重要酶, 能维持活性氧自由基产生与清除系统的平衡(金忠民等2010)。大量研究表明, 干旱胁迫加重过程中植物叶片的SOD、POD和CAT活性均先升高后降低, 如沙棘(裴斌等2013)、鸭茅(季杨等2014)、玉米(张仁和等2011)等。本试验发现, 沙芥幼苗叶片的POD和CAT以及斧形沙芥的SOD和POD活性随着干旱胁迫加剧均先升高后降低, 而沙芥SOD活性先降低后升高, 斧形沙芥CAT活性一直升高。干旱胁迫后期, 斧形沙芥叶片的SOD和CAT活性均大于沙芥, 所以斧形沙芥的抗氧化性强于沙芥。同为沙芥属的沙芥和斧形沙芥, 其抗氧化酶SOD和CAT活性在应对干旱胁迫时的变化趋势不一致, 原因可能是因为种间差异所致。干旱胁迫诱导斧形沙芥SOD活性升高, 清除活性氧的能力增强, 随后其POD和CAT先后升高, 3种酶协调作用共同清除活性氧, 使活性氧的产生与清除保持平衡, 避免受到活性氧的伤害。所以斧形沙芥幼苗在干

旱胁迫下表现出更强的抗干旱胁迫能力。

3 Pro对沙芥和斧形沙芥干旱胁迫的应答反应

Pro作为渗透调节物质,在植物的抗旱生理中发挥着重要作用(马彦霞等2012)。Pro是植物干旱胁迫生理反应的重要因子,又是植物抗旱能力的重要衡量指标,其含量的高低可以作为衡量植物抗逆性强弱的一个重要指标,含量越高,植物响应逆境的渗透调节能力越强,抗旱性越强(黄国宾等2012;可静等2016)。Pro以游离状态广泛存在于植物体内,干旱胁迫下大量积累的Pro在稳定生物大分子结构、降低细胞酸性、解除氨毒、作为能库调节细胞氧化还原方面有重要作用(蒋明义等1997)。本研究的结果表明,随着干旱胁迫加剧,沙芥和斧形沙芥幼苗叶片中Pro含量显著增加,从而使其渗透调节能力增加,抗旱性提高;这与鸭茅(季杨等2014)和红砂(白娟等2010)叶片中Pro在干旱胁迫下的反应一致。沙芥和斧形沙芥幼苗Pro开始显著积累的起始时间不同,沙芥于干旱胁迫第10天而斧形沙芥于第6天开始显著积累Pro;沙芥幼苗的Pro在叶片RWC为76.88% (SWC为2.67%)时才开始显著积累,此时叶片已严重萎蔫,因此参与渗透调节等生理功能的可能性较小,这可能是在严重干旱胁迫下细胞膜结构受损、酶蛋白降解或蛋白质合成受阻所导致的生理伤害表现;而斧形沙芥Pro在叶片RWC为79.98% (SWC为5.81%)时就开始显著积累,此时斧形沙芥叶片只是轻度萎蔫,积累的Pro参与渗透调节作用,有利于在干旱胁迫下保护细胞膜结构的完整性,以维持植物细胞的渗透势平衡。

参考文献

- Akcay UC, Ercan O, Kavas M, Yildiz L, Yilmaz C, Oktem HA, Yucel M (2010). Drought-induced oxidative damage and antioxidant responses in peanut (*Arachis hypogaea* L.) seedlings. *Plant Growth Regul*, 61: 21–28
- Apel K, Hirt H (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 373–399
- Bai J, Gong CM, Wang G, Kang HM (2010). Antioxidative characteristics of *Reaumuria soongorica* under drought stress. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 30 (12): 2444–2450 (in Chinese with English abstract) [白娟, 龚春梅, 王刚, 康红梅(2010). 干旱胁迫下荒漠植物红砂叶片抗氧化特性. *西北植物学报*, 30 (12): 2444–2450]
- Basu S, Roychoudhury A, Saha P, Sengupta DN (2010). Differential antioxidative responses of indica rice cultivars to drought stress. *Plant Growth Regul*, 60: 51–59
- Fang T, Dong YP, Li YN, Chen DF, Chen XW (2015). Function of rice chloroplastic ascorbate peroxidases in drought and salt stress conditions. *Plant Physiol J*, 51 (12): 2207–2213 (in Chinese with English abstract) [方涛, 董艳苹, 李亚楠, 陈德富, 陈喜文(2015). 水稻叶绿体抗坏血酸过氧化物酶在干旱和高盐胁迫中的作用. *植物生理学报*, 51 (12): 2207–2213]
- He SX, Liang ZS, Yu LZ, Zhou ZY (2009). Growth and physiological characteristics of wild sour jujube seedlings from two provenances under soil water stress. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 29 (7): 1387–1393 (in Chinese with English abstract) [贺少轩, 梁宗锁, 蔚丽珍, 周白云(2009). 土壤干旱对2个种源野生酸枣幼苗生长和生理特性的影响. *西北植物学报*, 29 (7): 1387–1393]
- He X, Zhou SQ, Yan J, Shi XH (1998). Anatomical observations on nutritive organs of *Pugionium cornutum* and *Pugionium dolabratum*. *J Arid Land Resour Environ*, 12 (2): 97–101 (in Chinese with English abstract) [贺晓, 周世权, 闫洁, 史秀华(1998). 沙芥和斧形沙芥营养器官的解剖学观察. *干旱区资源与环境*, 12 (2): 97–101]
- Huang GB, Zhang XH, Yang SL, Li JY, Xu CH, Rong ZN, Yang LY, Gong M (2012). Involvement of osmotic regulation in enhancement of drought resistance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants through circular drought-hardening. *Plant Physiol J*, 48 (5): 465–471 (in Chinese with English abstract) [黄国宾, 张晓海, 杨双龙, 李军营, 徐超华, 荣智媛, 杨利云, 龚明(2012). 渗透调节参与循环干旱锻炼提高烟草植株抗旱性的形成. *植物生理学报*, 48 (5): 465–471]
- Huang XM, Hao LZ, Wang HD, Pang J (2012). Adaptation of seed germination of *Pugionium cornutum* and *P. dolabratum* to sand moisture content. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 32 (2): 355–361 (in Chinese with English abstract) [黄修梅, 郝丽珍, 王怀栋, 庞杰(2012). 沙芥和斧形沙芥种子萌发对土壤含水量的适应性. *西北植物学报*, 32 (2): 355–361]
- Ji Y, Zhang XQ, Peng Y, Liang XY, Huang LK, Ma X, Ma YM (2014). Effects of drought stress on lipid peroxidation osmotic adjustment and activities of protective enzymes in the roots and leaves of orchardgrass. *Acta Prataculturae Sin*, 23 (3): 144–151 (in Chinese with English abstract) [季杨, 张新全, 彭燕, 梁小玉, 黄琳凯, 马啸, 马迎梅(2014). 干旱胁迫对鸭茅根、叶保护酶活性、渗透物质含量及膜质过氧化作用的影响. *草业学报*, 23 (3): 144–151]
- Jiang MY, Guo SC, Zhang XM (1997). Proline accumulation in rice seedlings exposed to oxidative stress in relation to antioxidation. *Plant Physiol J*, 23 (4): 347–352 (in Chinese with English abstract) [蒋明义, 郭绍川, 张学明(1997). 氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸的抗氧化作用. *植物生理学报*, 23 (4): 347–352]
- Jin ZM, Sha W, Zang W, Sun W, Chai H (2010). Effects of drought stress on protective enzymes of *Trifolium repens* seedlings. *J Northeast Forest Univ*, 38 (7): 52–53 (in Chinese with English abstract) [金忠民, 沙伟, 臧威, 孙微, 柴华(2010). 干旱胁迫对白三叶幼苗保护酶的影响. *东北林业大学学报*, 38 (7): 52–53]
- Ke J, Li J, Li YJ (2016). Physiological responses of *Lycium ruthenicum* seedlings on exogenous salicylic acid under the drought

- stress. *Plant Physiol J*, 52 (4): 497–504 (in Chinese with English abstract) [可静, 李进, 李永洁(2016). 干旱胁迫下黑果枸杞幼苗对外源水杨酸的生理响应. *植物生理学报*, 52 (4): 497–504]
- Li HS (2000). *Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments*. Beijing: Higher Education Press, 134–248 (in Chinese) [李合生(2000). *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 134–248]
- Li HS (2011). *Modern Plant Physiology*. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 352–352 (in Chinese) [李合生(2011). *现代植物生理学*. 第2版. 北京: 高等教育出版社, 352–352]
- Lu Q, Wang ZH, Chu JM (2012). *China Desert Vegetation Map*. Beijing: China Forestry Publishing Press, 181–182 (in Chinese) [卢琦, 王继和, 楚建民(2012). *中国荒漠植物图鉴*. 北京: 中国林业出版社, 181–182]
- Ma YX, Yu JH, Zhang GB, Cao G (2012). Protective effects of exogenous chitosan on oxidative damage in pepper seedling leaves under water stress. *Sci Agric Sin*, 45 (10): 1964–1971 (in Chinese with English abstract) [马彦霞, 郁继华, 张国斌, 曹刚(2012). 壳聚糖对水分胁迫下辣椒幼苗氧化损伤的保护作用. *中国农业科学*, 45 (10): 1964–1971]
- Pang J, Hao LZ, Zhang FL, Zhao P, Yang ZR (2013a). The response of active oxygen species and ascorbic acid in *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. leaves to drought stress. *Plant Physiol J*, 49 (1): 57–62 (in Chinese with English abstract) [庞杰, 郝丽珍, 张凤兰, 赵鹏, 杨忠仁(2013). 沙芥叶片活性氧和抗坏血酸对干旱胁迫的响应. *植物生理学报*, 49 (1): 57–62]
- Pang J, Zhang FL, Hao LZ, Yang ZR, Zhao P (2013b). Effect of drought stress on anatomical structure and photosynthesis of *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn. leaves in seedling. *Ecol Environ Sci*, 22 (4): 575–581 (in Chinese with English abstract) [庞杰, 张凤兰, 郝丽珍, 杨忠仁, 赵鹏(2013). 沙芥幼苗叶片解剖结构和光合作用对干旱胁迫的响应. *生态环境学报*, 22 (4): 575–581]
- Pei B, Zhang GG, Zhang SY, Wu Q, Xu ZQ, Xu P (2013). Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings. *Acta Ecol Sin*, 33 (5): 1386–1396 (in Chinese with English abstract) [裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍(2013). 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 33 (5): 1386–1396]
- Sharp RE, Poroyko V, Hejlek LG (2004). Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *J Exp Bot*, 55 (407): 2343–2351
- Srivalli B, Sharma G, Khanna-Chopra R (2003). Antioxidative defense system in an upland rice cultivar subjected to increasing intensity of water stress followed by recovery. *Physiol Plantarum*, 119 (4): 503–512
- Xie XY, Zhang X, Zhang B (2013). Evaluation of drought resistance and analysis of variation of relevant parameters at seedling stage of rapeseed (*Brassica napus* L.). *Sci Agric Sin*, 46 (3): 476–485 (in Chinese with English abstract) [谢小玉, 张霞, 张兵(2013). 油菜苗期抗旱性评价及抗旱相关指标变化分析. *中国农业科学*, 46 (3): 476–485]
- Yu QS, Zhang DY, Wan DS, Xu HY, Zhao CM (2008). Development of microsatellite DNA loci for *Pugionium dolabratum* (Brassicaceae), an endangered psammophyte. *Conserv Genet*, 9: 1019–1022
- Zhang BQ, Yang LT, Li YR (2011). Comparison of physiological and biochemical characteristics related to cold resistance in sugarcane under field conditions. *Acta Agron Sin*, 37 (3): 496–505 (in Chinese with English abstract) [张保青, 杨丽涛, 李杨瑞(2011). 自然条件下甘蔗品种抗寒生理生化特性的比较. *作物学报*, 37 (3): 496–505]
- Zhang RH, Zheng YJ, Ma GS, Zhang XH, Lu HD, Shi JT, Xue JQ (2011). Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling. *Acta Ecol Sin*, 31 (5): 1303–1311 (in Chinese with English abstract) [张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全(2011). 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. *生态学报*, 31 (5): 1303–1311]
- Zhao SJ, Cang J (2016). *The Experimental Guide for Plant Physiology*. Beijing: China Agriculture Press, 100–139 (in Chinese) [赵世杰, 苍晶(2016). *植物生理学实验指导*. 北京: 中国农业出版社, 100–139]

Effects of drought stress on growth and antioxidant system of *Pugionium cornutum* and *P. dolabratum* seedlings

ZHENG Qing-Ling¹, YANG Dong-Yan¹, LIU Jian-Wen², ZHANG Feng-Lan¹, YANG Zhong-Ren¹, HAO Li-Zhen^{1*}

¹Inner Mongolia Key Laboratory of Germplasm and Germplasm Enhancement of Wild and Special Vegetable, College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China; ²Weather Station of Luanjingtan in Alashan League, Inner Mongolia, Alashan, Inner Mongolia 750300, China

Abstract: The effects of drought stress on the growth and antioxidant system of *Pugionium cornutum* and *P. dolabratum* seedlings were studied by pot-culture method in greenhouse. The results showed that with the increase of drought stress, the changes in growth indexes of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings were increased firstly and then decreased, and the biomass of the *P. cornutum* began to decline earlier than that of the *P. dolabratum*, and the reduction rate was also greater. The superoxide dismutase (SOD) activity in leaves of *P. cornutum* seeding decreased firstly and then increased under drought stress, and peroxidase (POD) and catalase (CAT) activities increased firstly and then decreased, while SOD and POD activities in *P. dolabratum* seeding increased firstly and then decreased, and CAT activity increased continually. The leaf relative plasma membrane permeability (PMP), and malondialdehyde (MDA), ascorbic acid (AsA) and proline (Pro) contents of *P. cornutum* and *P. dolabratum* seedlings were increased under drought stress, but soluble protein (SP) content was decreased. By comparing growth indexes, antioxidant system, comprehensive drought-resistance coefficients and average subordinate function coefficients of all indexes in response to drought stress of two *Pugionium* species, *P. dolabratum* seeding exhibited higher drought tolerance than *P. cornutum*.

Key words: *Pugionium cornutum*; *Pugionium dolabratum*; seedling; drought stress; antioxidant system

Received 2016-12-01 Accepted 2017-04-12

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 3110541 and 31160393), the Special Fund for Agro-scientific Research in the Public Interest of China (Grant No. 201203004), the Natural Science Foundation of Inner Mongolia (Grant No. 2015MS0359), the Research and Innovation Fund Project for Postgraduate of Inner Mongolia (Grant No. B20161012913), and the Chairman Fund Project of Inner Mongolia.

*Corresponding author (E-mail: haolizhen_1960@163.com).