

玉米幼苗对风速变化的逆境生理响应

赵哈林¹, 李 瑾¹, 周瑞莲², 曲 浩¹, 云建英¹

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 甘肃 兰州 730000; 2. 鲁东大学生命科学学院, 山东 烟台 264025)

摘 要: 为了解玉米幼苗对不同强度风吹危害的逆境生理响应特征, 2013 年在内蒙古东部科尔沁沙地研究了 0 (CK)、9、15 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 净风吹袭 20 min 下玉米幼苗丙二醛含量 (MDA)、膜透性、保护酶活性和渗透调节物质含量的变化。结果表明: 随着风吹强度增加, 玉米的株高、茎粗生长量和地上生物量下降, 其中 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 处理的株高和茎粗生长量及地上生物量分别较 CK 下降 4.48%、11.28% 和 13.23%; 风吹胁迫下玉米幼苗丙二醛含量与 CK 没有显著差异, 但各处理膜透性均显著高于 CK, 其中 15 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 处理膜透性分别较 CK 增加 84.36% 和 116.62%; 随着风吹强度增强, SOD、POD 和 CAT 活性均趋于增加, 其中 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 处理分别较 CK 增加 37.45%、94.65% 和 82.14%; 随着风吹强度增强, 可溶性糖含量明显增加, 脯氨酸含量趋于下降, 和 CK 相比, 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 处理的可溶性糖含量增加 31.48%, 脯氨酸含量下降 40.26%。结果表明, 20 min 风吹处理已对玉米生长产生抑制作用, 虽未导致玉米幼苗明显的膜脂过氧化, 却使其细胞膜受损, SOD、POD 和 CAT 在防止其膜脂过氧化过程中共同发挥了保护细胞膜的作用, 可溶性糖起到了渗透调节作用。

关键词: 风吹; 玉米幼苗; 膜透性; 保护酶; 渗透调节物质

中图分类号: S513.01; Q948.3 **文献标志码:** A

Physiological responses of corn seedlings to changes in wind speed

ZHAO Ha-lin¹, LI Jin¹, ZHOU Rui-lian², QU Hao¹, YUN Jian-ying¹

(1. Cold and Arid Regions Environment and Engineering Institute, CAS, Lanzhou, Gansu 730000, China;

2. Faculty of Life Sciences, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China)

Abstract: In order to understand the physiological response mechanism of corn (*Zea mays* L.) seedlings to different wind speeds, changes on MDA content, membrane permeability, protective enzymes activities and osmotic regulation substances contents with 0 (CK), 9, 15 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ and 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ wind speed treatments were studied during the spring 2013 in the Horqin sand land of Inner Mongolia. The results showed that with the increase of wind speed, plant height, stem diameter and above-ground biomass were decreased by 4.48%, 11.28% and 13.23%, respectively, with 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ treatment from those with the CK treatment. There were not significant differences in MDA contents between the wind treatments and the CK, but membrane permeability with the wind treatments was significant higher than that with the CK, increased by 84.36% and 116.62% from the CK under 15 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ and 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ treatments, respectively. Activities of SOD, POD and CAT were elevated with the increase of wind strength, reaching additional increases of 37.45%, 94.65% and 82.14% by the 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ treatment from the CK, respectively. Soluble sugar contents became increased significantly and proline contents went decreased by wind strength, resulting in an increase of 31.48% in soluble sugar and a decrease of 40.26% in proline from the CK by the 18 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ treatment. The results suggested that although increase of wind strength did not cause significant membrane lipid peroxidation in corn seedling, it posed a significant damage of the membrane permeability. The synchronous increases of the SOD, POD and CAT activities implied that these protective enzymes played important roles in prevent lipid peroxidation and protections of cell membrane. Additionally, soluble sugar might play an effective role in osmotic adjustment to wind stress.

Keywords: wind treatment; corn seedling; membrane permeability; protective enzyme; osmoregulation substance

收稿日期: 2015-04-12

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31270752, 30972422)

作者简介: 赵哈林 (1954—), 安徽马鞍山人, 研究员, 博士生导师, 主要从事荒漠生态学研究。E-mail: resdiv@lzb.ac.cn。

近半个世纪以来,随着工业化的迅猛发展,温室气体排放量骤增,全球气候呈现显著暖干化趋势^[1]。特别是在干旱、半干旱等敏感地区,气候变化更为异常,导致大风、沙尘暴频发。频发的大风和沙尘暴不仅加剧了土壤风蚀、沙丘移动和流沙掩埋农田、草地、村镇和道路,引起土地沙漠化的扩展,还影响到植物的分布、生长和繁衍,严重危害农牧业生产^[2]。因此,近年来随着全球变化的加剧,风和风沙流对植物的影响及其响应研究受到普遍关注^[3]。

风对植物的机械损伤及其对生长的影响^[4],对植物表性可塑性的影响^[5],对植物生物量分配的影响^[6-7],对气孔扩散阻力的影响^[8]等研究已有一些报道。这些研究初步阐述了风对植物生长、繁衍、形态、生物量分配、表性可塑性的影响及其机制^[4-9]。但由于受到试验条件的限制,过去大多数风吹试验都是采用人工晃动的模拟方法,晃动持续时间多在 30 s 到 20 min^[10]。近年来,随着野外风洞的应用,通过风吹试验测定风对植物生长影响及其生理响应的研究也有一些报道,如于云江等^[11]研究了不同风速和风沙流对多种灌木和草本生长和光合作用的影响,赵哈林等^[12]研究了风吹沙埋对小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)生长和光合蒸腾特性的影响,曲浩等^[13]研究了几种植物对风胁迫的光合水分代谢响应等。这些研究大多是针对灌木和草本植物,而且多是研究植物对风吹胁迫的光合水分代谢响应,有关农作物对风速变化的逆境生理响应的研究还鲜有报道。

玉米(*Zea mays* L)是我国最主要的粮食和饲料作物,而东北是我国玉米最主要的产区。在东北西部半干旱地区,由于春季干旱多风,苗期的玉米常常受到风沙危害,导致其生长受损,甚至大面积减产^[14]。但是,人们迄今对于不同强度风吹条件下玉米幼苗逆境生理代谢有何变化还知之甚少。开展玉米幼苗对风速变化的逆境生理响应研究,对于揭示不同风速条件下其生理响应特征和适应机制具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验设置于中国科学院奈曼沙漠化研究站的野外小型风洞试验场内。试验材料为玉米,品种为“郑单 958”。试验当年春季将玉米种植于直径 21 cm、深 15 cm 的花盆中,通过适时适量浇水,每盆保证有苗 3 棵。试验设计为 0(CK)、9、15 m·s⁻¹和 18 m·s⁻¹等 4 个风速处理,分别相当于 0、5、7、8 级风。试验

前测定其株高、茎干直径等生物学特性,然后选择生物学特性无显著差异的植株作为试验材料,每个处理 6 个重复。风吹试验于 2013 年 6 月初进行,风吹设备为自制野外便携式风洞(专利号:ZL 2008 10182207X),采用净风吹袭,考虑到野外风多具有脉冲性和短促特点,每处理风吹持续时间均为 20 min。风吹后剪取部分植株地上叶片,一部分材料即刻带回实验室测定细胞膜透性和叶片相对含水量,另一部分材料迅速用纸包裹置于液氮罐内,用于脯氨酸、可溶性糖含量,SOD、POD、CAT 活性的测定。

1.2 测定方法^[15]

SOD 活性采用氯化硝基四氮唑蓝光还原法,POD 活性采用愈创木酚法,CAT 活性采用碘量法丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法,游离脯氨酸含量采用茚三酮比色法,可溶性糖含量采用蒽酮比色法,膜透性采用电导率法。风吹处理 2 个月后,利用直尺测定每棵幼苗的株高,利用电子卡尺测定基部直径后,沿地面剪下地上部分烘干测定其地上生物量。

1.3 数据分析方法

应用 SPSS13 软件进行数据的统计学分析。采用单因素方差分析(One - Way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异。

2 结果与分析

2.1 不同风吹处理下玉米生长特征的变化

从图 1 可以看出,随着风吹强度的增加,玉米的株高生长量、茎粗生长量和地上生物量趋于下降。和 CK 相比,9 m·s⁻¹、15 m·s⁻¹和 18 m·s⁻¹处理的株高生长量分别下降 0.05%、1.09%和 4.48%,茎粗生长量分别下降 1.35%、9.32%和 11.28%,地上生物量分别下降 14.73%、14.59%和 13.23%。但是,各风吹处理的株高和茎粗生长量及地上生物量与 CK 的差异均为达到显著水平($P > 0.05$)。

2.2 不同风吹处理下玉米叶片丙二醛(MDA)含量和膜透性变化

从图 2 可以看出,随着风吹强度的增加,玉米幼苗的 MDA 含量呈波动式变化。其中,9 m·s⁻¹和 15 m·s⁻¹的 MDA 含量较 CK 分别增加 0.66%和 2.14%,18 m·s⁻¹处理较 CK 降低 6.65%,三者与 CK 的差异均未达到显著水平($P > 0.05$)。但随着风吹强度的增加,其膜透性呈增加趋势(图 2),其中,9、15 m·s⁻¹和 18 m·s⁻¹处理的膜透性分别较 CK 提高 5.68%、84.36%和 116.62%,但只有 15 m·s⁻¹和 18 m·s⁻¹处理的膜透性与 CK 的差异达到显著水平($P < 0.05$)。

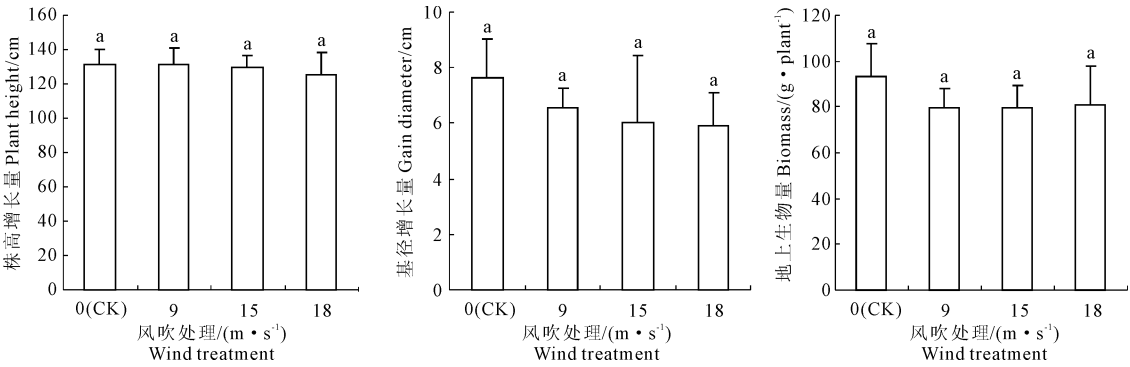


图 1 不同风吹处理下株高、茎径生长量和地上生物量变化

Fig.1 Changes in plant height, stem diameter and above-ground biomass by different wind treatments

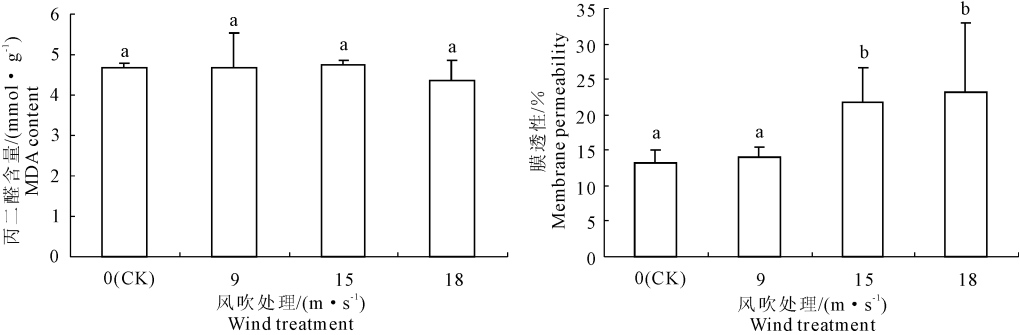


图 2 不同风吹处理下丙二醛和膜透性变化

Fig.2 Changes in MDA content and membrane permeability by different wind treatments

2.3 不同风吹处理下玉米叶片保护酶活性变化

从图 3 可以看出,随着风吹强度的增加,玉米幼苗的超氧化物歧化酶活性(SOD)趋于增加,从 $9 m \cdot s^{-1}$ 到 $18 m \cdot s^{-1}$ 的各处理 SOD 活性分别较 CK 增加 34.65%、36.55% 和 37.45%,且 3 个处理的 SOD 活性与 CK 之间的差异均达到显著水平 ($P < 0.05$)。随着风吹强度增加,过氧化物酶(POD)活性也大幅度增加,其中 $9 m \cdot s^{-1}$ 、 $15 m \cdot s^{-1}$ 和 $18 m \cdot s^{-1}$ 3 个处理的 POD 活性分别较 CK 增加了 85.71%、60.85% 和 93.65%,而且所有风吹处理的 POD 活性与 CK 的差异均达到了显著水平 ($P < 0.05$)。随着风吹强度的增加,过氧化氢酶(CAT)活性先增加后下降,但各风吹处理的 CAT 活性均显著高于 CK ($P < 0.05$)。其中,以 $9 m \cdot s^{-1}$ 处理的增加幅度最大为 206.73%,以 $18 m \cdot s^{-1}$ 处理的增加幅度最小为 82.14%。

2.4 不同风吹处理下玉米叶片渗透调节物质含量变化

从图 4 可以看出,随着风吹强度的增加,可溶性糖含量显著增加 ($P < 0.05$)。其中, $9 m \cdot s^{-1}$ 、 $15 m \cdot s^{-1}$ 和 $18 m \cdot s^{-1}$ 3 个处理的可溶性糖含量分别较 CK 增加 23.46%、37.04% 和 31.48%。从图 4 还可以看出,随着风吹强度的增加,脯氨酸含量趋于下降。其中,与 CK 相比,9、15、18 $m \cdot s^{-1}$ 处理分别下降了 5.48%、21.29% 和 40.26%,但只有 15 $m \cdot s^{-1}$ 和 18 $m \cdot s^{-1}$ 处理与 CK 的差异达到了显著水平 ($P < 0.05$)。

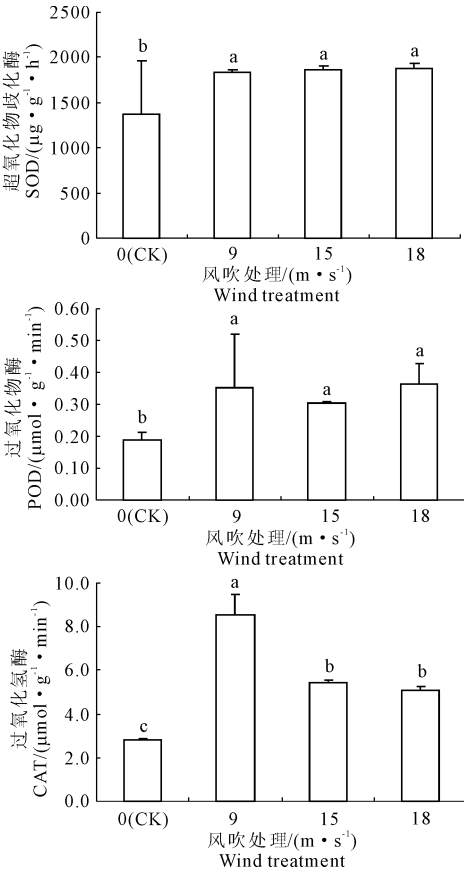


图 3 不同风吹处理下玉米叶片抗氧化酶活性变化

Fig.3 Changes in activities of antioxidant enzymes by different wind treatments

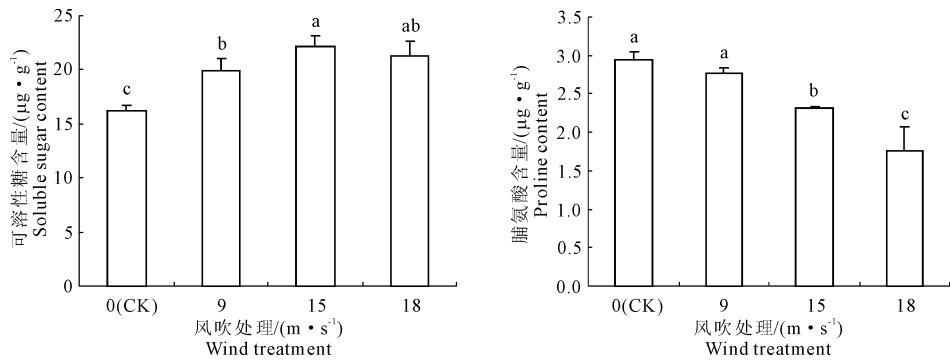


图 4 不同风吹处理下可溶性糖和脯氨酸含量变化

Fig.4 Changes in soluble sugar and proline contents by different wind treatments

3 讨论与结论

关于风吹试验中风吹强度和风吹时间的控制,主要有两种方式,一种是低风速下单一风速长时间风吹,主要研究微风持续吹袭对植物生长的影响,如 Whitehead^[2]和 Telewski^[5]分别研究了 $0.01 m \cdot s^{-1}$ 和 $0.03 m \cdot s^{-1}$ 风速下持续 40 d 和 9 d 吹袭对植物生长的影响;另一种是梯度风速短时间风吹,主要研究植物对于不同风速短促吹袭的生长和理应有激响应,如于云江等^[11]研究了不同风速 45 min 吹袭对几种沙漠植物光合作用的影响。由于自然界的风多以阵风为主,且阵风具有短促频发的特点,所以其对植物的影响显然不能等同于干旱、盐碱、高温等持久性的胁迫^[2,5]。已有研究表明,取 10 min 作为研究阵风的时距已足有代表性^[16],本研究采用梯度风速 20 min 吹袭的试验设计。研究表明,随着风速的增加,玉米幼苗的高生长、茎粗生长和地上生物量均已呈现出下降趋势。这和 Whitehead^[2]和 Telewski 等^[5]研究结果一致。其中, $18 m \cdot s^{-1}$ 处理的高生长量、茎粗生长量和地上生物量分别较非风吹 CK 下降了 4.48%、11.28% 和 13.23%,虽然其与 CK 的差异并没有达到显著水平,但对于农业生产而言其危害也是显而易见的。说明玉米幼苗生长对于梯度风速的短促吹袭均有一定响应,这种响应随着风速增强而增加,如果风吹时间进一步增加或风吹强度进一步增强,其影响会更加显著^[2,5,12]。风吹,特别是强风吹袭之所以能够导致玉米幼苗生长抑制,其主要原因可能是风吹导致玉米幼苗机械损伤,引起其光合速率下降、代谢产物的传输功能受阻以及赤霉素等生长调节激素含量的改变^[2,4,10]。

已有研究表明,当植物受到干旱、寒冷、高温等逆境胁迫时,由于细胞内氧自由基的产生与消除之间的平衡遭到破坏,使自由基大量积累,从而引发膜

脂过氧化作用,造成 MDA 大量积累和细胞膜损伤^[2,13]。本研究表明,随着风吹强度的增加,玉米幼苗 MDA 含量变化不明显,三个风吹处理的 MDA 含量与 CK 仅差 0.66% ~ 6.65%,说明风吹条件下玉米幼苗的膜脂过氧化作用没有显著变化。而膜透性的变化与 MDA 含量变化明显不同,各风吹处理的膜透性均高于 CK,而且 $15 m \cdot s^{-1}$ 和 $18 m \cdot s^{-1}$ 处理与 CK 之间膜透性差异达到了显著水平,意味着风吹可使玉米幼苗的细胞膜透性有所增加,但只有强风($15 m \cdot s^{-1}$ 和 $18 m \cdot s^{-1}$ 大风)才会导致其细胞膜受到严重损伤。大量研究表明,植物在遭受干旱、高温、盐碱等环境胁迫时,MDA 含量和膜透性往往会同步增加^[17-18]。而本研究之所以出现二者不同步增加的现象,一方面可能源于二者所受胁迫方式不同,干旱、高温和盐碱通常对植物产生的是水分胁迫^[18-19],而风吹在对植物茎干或叶片产生机械胁迫的同时,能够加速叶面气流交换速率,降低植物叶片温度,从而不利于氧自由基的产生,因而膜脂过氧化作用不明显^[10-11];另一方面可能是风吹胁迫下植物膜透性变化并非源于膜脂过氧化,而是膜脂产生脱脂化作用,磷脂游离导致细胞膜结构破坏^[20],关于这一点还有待于进一步研究。

大量研究发现,在逆境条件下(如低温、水分、养分缺乏等)植物体内活性氧代谢系统的平衡被破坏,导致植物体内氧自由基的积累,而氧自由基的积累可激活抗氧化酶保护系统,使抗氧化酶活力增强^[21]。本研究中随着风吹强度的增加,玉米幼苗 SOD、POD 和 CAT 活性均大幅度增加,三个风吹处理的 SOD、POD 和 CAT 活性与 CK 的差异均达到显著水平。其中, $9 m \cdot s^{-1}$ 的 CAT 活性还显著高于 $15 m \cdot s^{-1}$ 和 $18 m \cdot s^{-1}$ 。说明风吹胁迫激活了玉米幼苗的保护酶系统,致使 SOD、POD 和 CAT 活性大幅度增加,三者协调发挥着清除氧自由基,维持植物体内活

性氧代谢系统的平衡,避免或减缓了膜脂过氧化作用^[16,22];另一方面,在不同风吹胁迫强度下植物保护酶的反应存在一定差异,其中 $9\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 风吹对于 CAT 活性激活作用最强。

已有研究表明,当植物受到外界水分胁迫时,植物细胞常常通过增加溶质浓度以降低其渗透势,在干旱、盐分或高温胁迫时防止水分的过度散失,保持细胞的膨压,从而保持细胞的生长、气孔开放和光合作用等生理过程的正常进行^[23-24]。本研究表明,随着风吹强度增加,可溶性糖含量大幅度增加,脯氨酸含量明显下降。其中,三个风吹处理的可溶性糖含量均显著高于 CK,而 $15\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $18\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 处理与 CK 的差异也达到了显著水平。说明在受到风吹胁迫时,其体内只有可溶性糖有效发挥了渗透调节作用,而脯氨酸没有起到渗透调节作用。这和张显强有关高温和干旱胁迫对鳞叶藓 (*Taxiphyllum taxiramemum*) 脯氨酸和可溶性糖含量影响的结果一致^[25],但与刘建新和赵国林^[18] 有关干旱胁迫下骆驼蓬 (*Peganum multiseptum*) 可溶性糖与脯氨酸含量同步增加及王进等^[20] 有关砂引草 (*Messerschmidia sibirica*) 沙埋胁迫下脯氨酸含量增加可溶性糖含量下降的研究结果不同。之所以出现这种情况,主要原因是植物的抗逆途径是多种多样的,不同植物不同条件下不一定通过同一途径来抵抗外界不良环境的困扰。在风吹胁迫下,玉米幼苗可能主要是通过积累可溶性糖进行渗透调节,而不是脯氨酸^[20-25]。

总之,在 20 min 净风吹袭条件下,玉米株高、茎粗和地上生物量生长均受到一定抑制。风吹强度的增加虽然未导致玉米幼苗明显的膜脂过氧化,但却导致其膜透性受到损伤。随着风吹强度的增加,其 SOD、POD 和 CAT 活性均趋于增加,共同起到了清除氧自由基保护细胞膜的作用。同时,可溶性糖含量显著增加,发挥了渗透调节作用,而脯氨酸没有起到渗透调节作用。

参 考 文 献:

[1] 赵哈林. 沙漠生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2010.

[2] Whitehead F H. Experimental studies on the effect of wind on plant growth and development: *Helianthus annuus* [J]. New Phytologist, 1962, 61(1): 59-62.

[3] 于云江, 史培军, 贺丽萍, 等. 风沙流对植物生长影响的研究[J]. 地球科学进展, 2002, 17(2): 262-267.

[4] Wang Y H, He W M, Dong M, et al. Effects of shaking on the growth and mechanical properties of Hedysarum laeve may be independent of water regimes[J]. International Journal of Plant Sciences, 2008, 169(4): 503-508.

[5] Telewski F W, Jaffe M J. Thigmomorphogenesis: Field and laboratory studies of *Abiesfra seriin* response to wind or mechanical perturbation [J]. Physiologia Plantarum, 1986, 66(2): 211-218.

[6] Jaffe M J. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation with special reference to *Bryonia dioica* [J]. Planta, 1973, 114(2): 143-157.

[7] Niklas K J. Effects of vibration on mechanical properties and biomass allocation pattern of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae) [J]. Annals of Botany, 1998, 82(2): 147-156.

[8] Grace J, Malcolm D C, Bradbury I K. The effect of wind and humidity on leaf diffusive resistance in *Sitkaspruce* seedlings [J]. Journal of Applied Ecology, 1975, 12(3): 931-940.

[9] Russell G, Grace J. The effect of wind on grass V: Leaf extension, diffusive conductance, and photosynthesis in the wind tunnel [J]. Journal of Experimental Botany, 1978, 29(5): 1249-1258.

[10] 王燕红, 何维明, 于飞海, 等. 植物响应对风致机械刺激研究进展 [J]. 生态学报, 2010, 30(3): 794-800.

[11] 于云江, 史培军, 鲁春霞, 等. 不同风沙条件对几种植物生理生态特征的影响 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(1): 53-58.

[12] 赵哈林, 何玉惠, 岳广阳, 等. 风吹沙埋对沙漠植物幼苗生长和光合水分速率的影响 [J]. 生态学杂志, 2010, 29(3): 413-419.

[13] 曲 浩, 赵学勇, 岳广阳, 等. 科尔沁沙地几种常见植物对风胁迫的生理响应 [J]. 中国沙漠, 2009, 29(4): 668-673.

[14] 刘新民, 赵哈林, 赵爱芬. 科尔沁沙地风沙环境与植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1996.

[15] 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.

[16] 赵德山, 王立治, 洪钟祥. 冷风过境时的边界层阵风结构分析 [J]. 大气科学, 1982, (6): 321-324.

[17] 李 霞, 阎秀峰, 于 涛. 水分胁迫对 *Phellodendron amurense* 幼苗保护酶活性和膜质过氧化影响 [J]. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2353-2356.

[18] Volkov V, Wang B, Doming P J, et al. Thellungiella halophila, a salt relative of *Arabidopsis thaliana*, possesses effective mechanisms to discriminate between potassium and sodium [J]. Plant Cell Environ, 2003, 27: 1-14.

[19] 刘建新, 赵国林. 干旱胁迫下骆驼蓬抗氧化酶活性与渗透调节物质的变化 [J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(5): 127-131.

[20] 王 进, 周瑞莲, 赵哈林, 等. 海滨沙地砂引草对沙埋的生长和生理适应对策 [J]. 生态学报, 2012, 32(14): 4291-4299.

[21] 阎成仕, 李德全, 张建华. 冬小麦旗叶早衰老过程中氧化伤害与抗氧化系统的响应 [J]. 西北植物学报, 2000, 20(4): 568-576.

[22] 赵哈林, 赵学勇, 张铜会, 等. 沙漠化过程中植物的适应对策和植被稳定性 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.

[23] Cutler J M. Influence of water deficits and osmotic adjustment on leaf elongation in rice [J]. Crop Science, 1980, 20: 314-318.

[24] Hanson A D, Nelsen C E, Everson E H. Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistance using two contrasting barley cultivars [J]. Crop Science, 1977, 17: 720-726.

[25] 张显强, 罗在柒, 唐金刚, 等. 高温和干旱胁迫对鳞叶藓游离脯氨酸和可溶性糖含量的影响 [J]. 广西植物, 2004, 24(6): 570-573.