

干旱对构树幼苗生理代谢及抗性系统影响的性别差异

刘亚西^{1*}, 苟蓉¹, 游明鸿², 刘金平^{1#}, 曾晓琳¹

¹西华师范大学林学系, 四川 南充

²四川省草原科学研究院, 四川 成都

Email: 1431128281@qq.com, #jggg2000@163.com

收稿日期: 2021年6月7日; 录用日期: 2021年7月20日; 发布日期: 2021年7月27日

摘要

为研究构树幼苗对干旱胁迫生理响应的性别差异, 以扦插雌雄幼苗为材料, 设轻、中、重度干旱和水分充足4个水分梯度, 分别处理48 d后, 测定光合指标、代谢指标、抗性指标及受伤害指标, 分析干旱对构树幼苗生理代谢及抗性系统影响的性别差异。结果表明: 1) 轻、中度干旱提高了雌雄幼苗的Pn、Gs和Ci, 重度干旱抑制了现实Pn和潜在Pn, 4个水分下, 雄株的Pn、Gs、Tr、Ci均大于雌株($P < 0.05$), 潜在Pn小于雌株, 干旱下雌株光合能力大于雄株; 2) 轻度干旱提高了雌雄幼苗的SS、ST和SU含量, 中干旱增加了NR活性, 随干旱度增加PA含量增加, 4个水分下, 雄株的SS、ST、SU含量及NR活性均大于雌株($P < 0.05$), PA含量小于雌株, 干旱下雌株呼吸作用大于雄株; 3) 随干旱度增加雌雄幼苗的SOD、POD和CAT活性显著提高, 4个水分下, 雌株抗氧化酶活性均大于雄株($P < 0.05$), 干旱下雌株抗旱投入大于雄株; 4) 随干旱度增加雌雄幼苗的MDA和SP含量增大($P < 0.05$), 4个水分下, 雌株MDA和SP含量均高于雄株($P < 0.05$), 雌株更易受到干旱胁迫在伤害。综上, 雄株对干旱胁迫敏感且生理响应快于雌株, 雌株抗旱投入大于雄株。抗旱生理性别差异随干旱度增加而缩小, 雌株潜在光合速率和抗旱潜力大于雄株。轻度干旱利于构树幼苗生长发育。

关键词

构树, 雌雄异株, 干旱, 生理代谢, 抗氧化系统

Gender Differences in Physiological Metabolism and Resistance System of *Broussonetia Papyrifera* Seedlings under Drought Stress

Yaxi Liu^{1*}, Rong Gou¹, Minghong You², Jinping Liu^{1#}, Xiaolin Zeng¹

*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: 刘亚西, 苟蓉, 游明鸿, 刘金平, 曾晓琳. 干旱对构树幼苗生理代谢及抗性系统影响的性别差异[J]. 植物学研究, 2021, 10(4): 550-559. DOI: 10.12677/br.2021.104069

¹Forestry Department of China West Normal University, Nanchong Jiangxi

²Academy of Sichuan Grassland Science, Chengdu Sichuan

Email: 1431128281@qq.com, #jpgg2000@163.com

Received: Jun. 7th, 2021; accepted: Jul. 20th, 2021; published: Jul. 27th, 2021

Abstract

In order to study the gender difference of physiological response of *Broussonetia papyrifera* seedlings to drought stress, four water gradients, mild, moderate and severe drought and water sufficiency (CK), were set up. After treatment of male and female seedlings 48 days respectively, photosynthetic index, metabolic index, resistance index and injury index were measured to analyze the gender difference of drought on physiological metabolism and resistance system of *B. papyrifera* seedlings. The results showed that: 1) Mild and moderate drought increased Pn, Gs and Ci, while severe drought inhibited Pn and potential Pn of male and female seedlings. Under four water conditions, Pn, Gs, Tr and Ci of males were higher than females ($P < 0.05$), while Pn was lower than females, so photosynthetic capacity of males was higher than females; 2) mild drought increased SS, ST and Su contents of male and female seedlings, while medium drought increased NR activity, but PA content increased with drought degree. The SS, ST, SU contents and NR activities of males were higher than females ($P < 0.05$), and PA content was lower than females under 4 water conditions, indicating that the respiration of females was higher than males under drought; 3) The activities of SOD, POD and CAT of male and female seedlings were increased with drought degree significantly. The activities of antioxidant enzymes of females were higher than males under 4 water conditions ($P < 0.05$), so drought resistance input of females was higher than males; 4) with drought degree increasing, MDA and SP contents of male and female seedlings were increased ($P < 0.05$). Under 4 water conditions, MDA and SP contents of females were higher than males ($P < 0.05$), which showed that the females were more vulnerable to drought than males. In conclusion, males were sensitive to drought stress and physiological response faster than females, but females were more input to resistant drought than males. The gender differences of drought resistance physiological decreased with increasing drought intensity. It seems that the drought resistance of males was stronger than females, but the potential photosynthetic rate and drought resistance potential of females were higher than males. It was certain that mild drought was beneficial to the growth and development of *B. papyrifera* seedlings.

Keywords

Broussonetia papyrifera, Dioecism, Drought, Physiological Metabolism, Antioxidant System

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

雌雄异株植物受性别分化、生理特性、生殖成本及环境因子共同影响[1],使雌雄个体在形态、生理、生活史等方面表现出性别差异[2][3],导致雌雄个体对生境胁迫的响应方式、调节速度和应对策略不同[4][5][6],使外观形态、生理反应为基础的适应性和抗逆性表现出性别差异[1][3],从而影响个体大小、性

比组成、空间分布格局及种群稳定性。幼苗期是植物对生境因子变化最敏感、最脆弱的阶段,种子属性、种源距离、自然环境、人为干扰和种间竞争等诸多因素[7] [8],对幼苗构件分化、生长发育、生理代谢、抗性形成及生存能力产生影响。因幼苗阶段难以辨识性别,目前多以成年雌雄植株对生境胁迫的形态塑性、生理响应、生长策略,研究雌雄异株植物对生境适应性的性别差异,而幼苗期性别已经存在,幼苗对生境胁迫的适应能力及抗性的性别差异,对个体存活、种群结构、性比组成、繁殖能力及物种濒危度将产生深远影响。开展雌雄幼苗抗性性别差异研究,对该类植物保护、开发和利用有重要意义。

构树(*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.)为桑科(Moraceae)构树属(*Broussonetia*)雌雄异株植物,具饲用、药用、材用、食用等开发价值,作为经济林、木本饲料、园林绿化和生态治理树种,应用范围越来越广泛。目前,关于构树形态特征、群落分布、化学成分、饲用及药用价值[9] [10] [11],及胁迫下的适应性和抗性进行了大量研究[12] [13] [14]。但常忽略其性别分化的雌雄异株特性,仅对雌雄株叶片构造[15]和同工酶[16]的性别差异进行了比较,对生存、生长、生理、生殖及生活史性别差异关注较少。

开花之前很难分辨雌雄异株植物的性别,依构件性状辨别的可靠性低,依生化代谢指标鉴定的准确度差[17] [18],依染色体组型和同工酶鉴定的局限性强[19] [20],依特异蛋白质和分子标记鉴定的可信度高,但鉴定需要大量仪器设备、操作流程复杂、药品成本高耗时。本研究以扦插构树雌雄幼苗为材料,设置4个干旱梯度处理48 d后,通过测定光合作用、抗氧化酶活性、生理代谢物质及渗透性物质含量,研究干旱对构树幼苗生理代谢及抗性系统影响的性别差异。以期为构树品种选育、栽培措施制定、开发利用途径及资源保护方式提供科学借鉴,为雌雄异株植物抗性机理研究、种群特征分析及濒危风险评价提供理论依据。

2. 材料与方 法

2.1. 试验材料及设计

于2019年3月,在青年雌雄构树上,选取长 3 ± 0.2 cm,粗 0.5 ± 0.1 cm,含1芽、芽左右各约1.5 cm、重 0.65 ± 0.01 g的半木质化插穗,用生根剂浸泡10分钟后,以高40 cm、口径30 cm塑料花盆为容器,以沙土:紫色土:腐殖土1:1:1为基质。每盆扦插同性别扦插5株,每个性别扦插12盆,置光照培养箱(相对湿度60%、光照16 h/8 d、28℃)进行培养40 d后,移置于临窗的台阶式花架上进行干旱处理。

在室温自然蒸发下,以1018 mL/盆(饱和持水量)浇水48、72、144 h和192 h后,测得土壤水分(土壤含水量测定仪TDR300)为饱和和含水量的62.15%、48.33%、32.62%和21.89%,为水分充足、轻度干旱、中度干旱、重度干旱4个水分梯度。每性别随机3盆为1组,分为4组,分别进行干旱处理48 d。

2.2. 测定项目与方法

2.2.1. 光合指标

于第3叶中部,随机3点,用LI-6400光合仪,自然光照强度测现实光合参数(1300 Lux),在内置光源(最适辐射度为 $1100 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)下测潜在光合速率,每点连续采集3个数值。

2.2.2. 代谢指标

摘取第3叶,剪碎、混合后,用“苏州科铭生物有限公司”生产的试剂盒,测定可溶性糖(SS)、蔗糖(SU)、淀粉(ST),丙酮酸(PA)含量和硝酸还原酶(NR)活性。

2.2.3. 抗性指标

用愈创木酚法测过氧化物酶(POD)活性,氮蓝四哇(NBT)光化还原法测超氧化物歧化酶(SOD)活性,紫外吸收法测过氧化氢酶(CAT)活性[21]。

2.2.4. 受伤害指标

用考马斯亮蓝 G-250 染色法测可溶性蛋白(SP)含量, 硫代巴比妥酸(TBA)法测丙二醛(MDA)含量[22]。

2.3. 数据处理

用 SPSS20.0 软件, 进行方差分析(ANOVA)和多重比较(SNK 检验), Duncan 法进行显著性检验。

3. 结果与分析

3.1. 干旱对光合指标影响的性别差异

干旱对雌雄株的 Pn、Gs、Tr、Ci 和 PPn 均有显著影响($P < 0.05$) (表 1)。轻度干旱 Pn、Gs、Tr、Ci 均大于 CK ($P < 0.05$), 中度干旱 Tr 和 Ci 达最大值而 Pn 和 Gs 低于轻度干旱, 重度干旱 Pn、Gs、Tr、Ci 均低于中度干旱($P < 0.05$)。轻、中度干旱对 PPn 无影响, 重度干旱下 PPn 下降($P < 0.05$)。轻度干旱利于 Pn 和 Gs, 中度干旱利于 Tr 和 Ci, 重度干旱下 Pn 和 PPn 最低。

4 个水分梯度下, 雄株的 Pn、Gs、Tr、Ci 均大于雌株($P < 0.05$)。轻、中、重度干旱下, 雄株的 Pn 是 CK 的 1.47 倍、1.37 倍和 0.67 倍, 雌株的 Pn 是 CK 的 1.26 倍、1.23 倍和 0.55 倍, 雄株的光合参数及对于干旱适应能力大于雌株。而雄株的 PPn 小于雌株($P < 0.05$), 4 个水分梯度下, 雄株的 PPn 分别为雌株的 87.59%、91.65%、90.34%和 90.67%。

Table 1. SNK test about photosynthetic parameters in different drought degree

表 1. 干旱对光合指标影响的 SNK 检验

干旱度 Drought degree	性别 Sex	光合速率 Pn ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Gs ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 Tr ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO ₂ 浓度 Ci ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	潜在光合速率 PPn Potential Pn ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
重度 Severe	♀	6.08 ± 0.57Bd	8.52 ± 1.31b Bd	10.28 ± 1.75Bb	373.45 ± 14.67Bc	17.26 ± 2.30Ab
	♂	7.67 ± 0.64Ad	9.06 ± 1.46b Ad	11.52 ± 3.22Ab	402.73 ± 31.42Ac	15.65 ± 1.37Bb
中度 Moderate	♀	13.54 ± 1.41Bb	13.66 ± 2.38 Bb	11.84 ± 2.81Ba	428.17 ± 23.43Ba	20.91 ± 3.34Aa
	♂	15.56 ± 0.91Ab	15.08 ± 0.69 Ab	13.12 ± 1.54Aa	461.90 ± 16.28Aa	18.89 ± 2.53Ba
轻度 Mild	♀	13.85 ± 1.73Ba	14.17 ± 0.76 Ba	8.53 ± 1.25Bc	384.45 ± 24.07Bb	19.29 ± 3.31Aa
	♂	16.71 ± 2.58Aa	15.32 ± 1.38 Aa	9.52 ± 1.20Ac	427.73 ± 30.72Ab	17.68 ± 2.24Ba
CK	♀	10.96 ± 1.93Bc	12.26 ± 0.46 Bc	3.84 ± 0.82Bd	368.62 ± 28.13Bc	19.90 ± 3.31Aa
	♂	11.33 ± 1.53Ac	12.62 ± 0.87 Ac	3.92 ± 0.57Ad	371.90 ± 16.21Ac	17.43 ± 1.87Ba

方差分析 F 值表明, 干旱对光合参数影响大小为 $\text{Tr} > \text{Pn} > \text{Gs} > \text{Ci} > \text{PPn}$, 性别影响为 $\text{Pn} > \text{Ci} > \text{Gs} > \text{PPn} > \text{Tr}$, 干旱度间光合参数差异大于性别间(表 2)。干旱极显著增大或缩小了 Pn、Gs、Tr、Ci 的性别差异, 显著缩小了 PPn 的性别差异。干旱与性别互作极显著影响 Pn 和 Tr, 显著影响 Ci。

Table 2. Two-factor variance analysis about differences of photosynthetic parameters

表 2. 光合指标差异的双因子方差分析

变异来源 Source		光合速率 Pn ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Gs ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 Tr ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO ₂ 浓度 Ci ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	潜在光合速率 Potential Pn ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
总处理 Corrected model	F	14.322	6.126	22.273	5.251	4.876
	P	<0.001	<0.001	<0.001	0.002	0.033
干旱 Drought	F	12.322	6.089	19.305	5.341	3.961
	P	<0.001	<0.001	<0.001	0.001	0.042

Continued

性别	<i>F</i>	4.952	4.493	4.369	4.734	4.593
Sex	<i>P</i>	0.026	0.037	0.042	0.033	0.035
交互间	<i>F</i>	6.318	0.273	9.322	4.722	2.394
Interaction	<i>P</i>	<0.001	0.791	<0.001	0.038	0.075

3.2. 干旱对代谢指标影响的性别差异

3.2.1. 糖分含量

干旱显著影响雌雄株叶中可溶性糖(SS)、蔗糖(SU)、淀粉(ST)含量($P < 0.05$) (表 3), 轻度干旱 SS、SU、ST 含量增加达最大值, 中度重度糖分含量低于轻度干旱而大于 CK, 干旱使 SS、SU、ST 含量低于 CK ($P < 0.05$)。4 个水分梯度下, 雄株叶片中 SS、SU、ST 含量均大于雌株($P < 0.05$), CK 和轻、中、重度干旱下雄株 SS、SU、ST 含量分别是雌株的 1.06、1.28 和 1.35 倍, 1.04、1.41 和 1.53 倍, 1.09、1.19 和 1.52 倍, 1.03、1.03 和 1.29 倍, 雌雄株糖分含量差异随干旱度而不断变化, SU 和 ST 含量性别差异在轻度干旱下最大, SS 含量在中度干旱下最大。方差分析表明(表 4), 干旱间和性别间 SS、SU、ST 含量均有极显著($P < 0.01$), 影响顺序均为 $ST > SU > SS$, 表明 ST 含量最易受干旱影响。干旱影响大于性别, 干旱与性别有极显著交互作用($P < 0.01$)。

Table 3. SNK test of the effect of drought on metabolism indexes

表 3. 干旱对代谢指标影响的 SNK 检验

干旱胁迫 Drought stress	性别 Sex	可溶性糖 Soluble sugar (SS mg·g ⁻¹)	蔗糖 Cane sugar (SU mg·g ⁻¹)	淀粉 Starch (ST mg·g ⁻¹)	丙酮酸 Pyruvic acid (PA ug·g ⁻¹)	硝酸还原酶 Nitrate reductase (NR U·g ⁻¹)
重度 Severe	♀	146.51 ± 2.41Bd	3.87 ± 0.76Bd	4.16 ± 0.26Bd	118.70 ± 8.11Aa	17.27 ± 1.31Bc
	♂	150.53 ± 6.36Ad	4.00 ± 0.57Ad	5.40 ± 0.23Ad	113.86 ± 11.26Ba	22.85 ± 1.89Ac
中度 Moderate	♀	181.75 ± 4.72Bb	5.74 ± 0.67Bb	8.74 ± 0.39Bb	94.72 ± 2.53Ab	23.21 ± 1.46Ba
	♂	197.66 ± 3.93Ab	6.86 ± 0.09Ab	13.36 ± 0.44Ab	91.36 ± 4.11Bb	32.11 ± 0.54Aa
轻度 Mild	♀	196.10 ± 6.88Ba	5.79 ± 0.58Ba	9.51 ± 0.68Ba	90.22 ± 4.12Ac	24.95 ± 0.45Bb
	♂	204.76 ± 13.48Aa	8.16 ± 0.51Aa	14.62 ± 0.42Aa	81.72 ± 1.94Bc	28.73 ± 1.41Ab
CK	♀	156.10 ± 6.88Bc	4.56 ± 0.51Bc	8.24 ± 0.98Bc	80.82 ± 4.12Ad	24.65 ± 0.45Bb
	♂	164.76 ± 8.43Ac	5.84 ± 0.58Ac	11.12 ± 0.45Ac	74.38 ± 1.94Bd	27.88 ± 1.41Ab

3.2.2. 丙酮酸含量

干旱显著影响雌雄株叶中 PA 含量($P < 0.05$) (表 3), 随干旱度增加 PA 含量增加($P < 0.05$), 重度干旱时达最大值。4 个水分梯度下, 雌株 PA 含量大于雄株, CK 和轻、中、重度干旱下, 雌株 PA 含量是雄株的 1.09、1.10、1.04 和 1.04 倍, 性别差异随干旱度加重而减小。方差分析表明(表 4), 干旱度间和性别间 PA 含量均极显著差异($P < 0.01$), 干旱是影响 PA 含量的主要因子, 性别次之。干旱与性别对 PA 含量有极显著交互作用($P < 0.01$)。

3.2.3. 硝酸还原酶活性

干旱显著影响雌雄株叶中 NR 活性($P < 0.05$) (表 3), 轻度干旱对 NR 活性影响较小, 中度干旱提高而重度降低了 NR 活性($P < 0.05$)。4 个水分下, 雌株 NR 活性小于雄株($P < 0.05$), CK 和轻、中、重度干旱下, 雌株 NR 活性是雄株的 88.41%、86.84%、72.28%和 75.58%。干旱使性别差异增大, 中度干旱下雄

株 NR 活性为雌株的 1.39 倍。方差分析表明(表 4), 干旱间和性别间 NR 活性均有极显著差异($P < 0.01$) (表 4), 干旱与性别交互作用是影响 NR 活性的主要因子, 干旱次之、性别第三。

Table 4. Two-factor variance analysis about differences of metabolism indexes
表 4. 代谢指标差异的双因子方差分析

变异来源 Source		可溶性糖 Soluble sugar (SS mg·g ⁻¹)	蔗糖 Cane sugar (SU mg·g ⁻¹)	淀粉 Starch (ST mg·g ⁻¹)	丙酮酸 Pyruvic acid (PA ug·g ⁻¹)	硝酸还原酶 Nitrate reductase (NR U·g ⁻¹)
总处理 Corrected model	<i>F</i>	43.71	58.52	147.87	47.03	45.02
	<i>P</i>	<0.001	0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drought	<i>F</i>	44.07	66.34	76.12	45.54	44.18
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
性别 Sex	<i>F</i>	18.97	20.15	44.64	28.93	24.64
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
交互间 Interaction	<i>F</i>	18.26	7.98	26.98	14.37	51.64
	<i>P</i>	<0.001	0.006	<0.001	<0.001	<0.001

3.3. 干旱对抗氧化酶活性影响的性别差异

干旱显著影响雌雄株叶中抗氧化酶活性($P < 0.05$) (表 5), 随干旱度增加 SOD、POD 和 CAT 活性均显著增加。轻度干旱 3 种酶活性均低于 CK, 中、重度干旱 3 种酶活性显著提高($P < 0.05$)。4 个水分下, 雌株 3 种酶活性均高于雄株($P < 0.05$), CK 和轻、中、重度干旱下, 雌株 SOD、POD 和 CAT 活性分别是雄株的 1.59、1.15 和 1.11 倍, 1.69、1.30 和 1.09 倍, 1.39、1.12 和 1.19 倍, 1.13、1.37 和 1.15 倍, 酶活性性别差异随干旱度而变化。

方差分析表明, 总处理、干旱度间、性别间 SOD、POD 和 CAT 活性均有极显著差异($P < 0.01$) (表 6), 干旱和性别对 3 种酶活性有极显著影响($P < 0.01$), 影响顺序均为 SOD > POD > CAT。干旱是影响 3 种酶活性的主要因子, 性别次之。干旱和性别互作对 3 种酶活性有显著影响($P < 0.01$), 影响顺序均为 POD > SOD > CAT。

Table 5. SNK test of the effect of drought on antioxidant enzymes activity and osmotic substances content
表 5. 干旱对抗氧化酶活性和渗透物质含量影响的 SNK 检验

干旱 Drought	性别 Sex	超氧化物歧化酶 SOD (U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	过氧化物酶 POD (U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	过氧化氢酶 CAT (U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	丙二醛 MDA (μmol·g ⁻¹)	可溶性蛋白 SP (mg·g ⁻¹)
重度 Severe	♀	403.52 ± 21.18Aa	363.21 ± 8.82Aa	94.21 ± 9.18Aa	58.82 ± 8.32Aa	32.11 ± 6.02Aa
	♂	356.29 ± 9.58Ba	264.21 ± 9.53Ba	82.32 ± 12.22Ba	56.32 ± 6.34Ba	28.73 ± 4.52Ba
中度 Moderate	♀	281.75 ± 6.72Ab	242.35 ± 10.42Ab	82.36 ± 9.66Ab	54.39 ± 5.84Ab	27.88 ± 2.36Ab
	♂	202.63 ± 13.61Bb	216.79 ± 8.94Bb	69.36 ± 7.85Bb	47.68 ± 5.02Bb	23.21 ± 2.46Bb
轻度 Mild	♀	146.22 ± 12.11Ad	115.38 ± 9.47Ad	59.38 ± 4.57Ad	20.24 ± 3.12Ad	22.85 ± 1.21Ad
	♂	86.53 ± 9.88Bd	88.63 ± 7.28Bd	54.62 ± 3.87Bd	19.38 ± 2.34Bd	17.27 ± 1.08Bd
CK	♀	153.43 ± 9.22Ac	138.22 ± 11.35Ac	68.32 ± 5.82Ac	32.12 ± 2.22Ac	24.65 ± 2.45Ac
	♂	96.54 ± 9.68Bc	120.13 ± 9.51Bc	61.34 ± 7.24Bc	24.68 ± 1.04Bc	21.95 ± 1.57Bc

3.4. 干旱对渗透性物质含量影响的性别差异

干旱对雌雄叶片中 MDA 和 SP 含量有显著影响($P < 0.05$) (表 5), 随干旱度加重 MDA 和 SP 含量增加($P < 0.05$)。轻度干旱 MDA 和 SP 含量低于 CK, 中度干旱 MDA 含量比轻度干旱增加了约 150%, 重度干旱增加了约 10%。中、重度干旱 SP 增加幅度均约 20%。4 个水分下, 雌株 MDA 和 SP 含量均高于雄株($P < 0.05$), CK 和轻、中、重度干旱下, 雌株 MDA 和 SP 含量分别是雄株的 1.30、1.04、1.14 和 1.04 倍, 1.12、1.32、1.20 和 1.12 倍, MDA 和 SP 含量的性别差异随干旱度而变化。

方差分析表明, 总处理、干旱梯度间、性别间 MDA 和 SP 含量均有极显著差异($P < 0.01$) (表 6), 干旱和性别对 MDA 和 SP 含量均有极显著影响($P < 0.01$), 干旱对 MDA 含量影响大于性别, 对 SP 含量影响则小于性别。干旱和性别对 MDA 含量有极显著交互, 对 SP 含量交互不显著。

Table 6. Two-factor analysis of variance on antioxidant enzymes activity and osmotic substances content
表 6. 抗氧化酶活性和渗透物质含量的双因素方差分析

变异来源 Source		超氧化物歧化酶 SOD ($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)	过氧化物酶 POD ($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)	过氧化氢酶 CAT ($\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)	丙二醛 MDA ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$)	可溶性蛋白 SP ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)
总处理 Corrected model	<i>F</i>	62.122	56.524	13.285	44.562	14.527
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
干旱 Drought	<i>F</i>	54.581	42.384	9.424	33.284	9.171
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
性别 Sex	<i>F</i>	28.963	24.381	6.238	5.897	7.312
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
交互间 Interaction	<i>F</i>	10.121	12.502	4.813	10.145	4.128
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.026	<0.001	0.059

4. 讨论

短期或轻度干旱使气孔关闭、叶片水势和 CO_2 摄取量降低, 从而影响光合速率[23] [24] [25], 因构树为阳生树种, CK 下 G_s 和 Tr 低而限制了 Pn 。植物常通过缩小叶面积、提高了叶绿体密度和光合色素含量, 降低了叶片水势, 激活光合相关酶等途径, 应对或抵御轻度干旱, 故构树幼苗光合指标在轻度干旱下大于 CK。植物通过关闭气孔或降低光合器官活性应对干旱[23] [26], 构树通过关闭气孔应对中度干旱, 或因系统活性限制, 中度干旱使 G_s 降低, Ci 增加, 但 Pn 显著降低。严重干旱导致光合色素分解, 影响光能吸收和转化效率[24] [27], 构树幼苗的光合参数均显著降低, 可见重度干旱严重限制构树光合系统的正常运行。干旱度显著影响构树幼苗光合作用能力, 对幼苗的存活与生长必将产生后续影响。因植物种类、发育阶段及胁迫强度限制, 有研究表明雌雄异株植物光合指标一直存在性别差异, 也有研究认为光合指标在水分充足时无性别差异[1] [3]。本研究发现, 4 个水分条件下, 构树幼苗雌株潜在 Pn 则均大于雄株, 而现实 Pn 均小于雄株。但因自然光源和内置光源的不同, 雌雄株 Pn 和 PPn 性别差异表现出大相径庭的结果, 是光合色素组成或水分利用率的本身存在性别差异, 还是雌雄株的光响应能力、光饱和点和表观量子数存在性别差异, 导致 Pn 和 PPn 呈相反结果, 待于深入研究。

水分亏缺引起光合产物数量和存在形式发生变化, 同时使光合产物运输受阻, 导致产物累积量发生不同。SS 是光合产物暂时贮藏和运输的主要形式, 与植物呼吸作用和抗性有密切关系[28], SU 是 SS 在

各器官分配和运输的主要形式, ST 积累速率依赖于高浓度的 SU [29]。轻度干旱构树幼苗 Pn 最大, SS 含量较低而 SU 和 ST 含量最大,表明光合产物转化、运输与累积通畅,与其他学者研究结果相似[26] [30]。中、重度干旱 Pn、SU 和 ST 下降而 SS 显著提高,优先满足叶片维持渗透压和呼吸作用对 SS 的需要,使糖代谢中间产物 PA 含量随干旱强度增加而显著增加。重度干旱因抑制光合而促进呼吸作用,糖分含量下降限制了蛋白质合成,约 25%光合总能量用于氮代谢[31], NR 活性对调控氮代谢过程[32],故 NR 活性的显著下降。4 个水分下,雄株 Pn 和 SS、SU、ST 含量及 NR 活性均显著高于雌株,说明雄株光合同化能力高于雌株,但 PA 显著低于雌株,可见雄株的呼吸消耗小于雌株。本文用 SS、SU、ST 含量和 PA 含量及 NR 活性等少数几个物质含量变化,表征涉及诸多反应的生理代谢,存在一定疏漏,但表明了雌雄株应对干旱的生理代谢存在显著性别差异。

构树抗氧化酶系统能够对干旱胁迫快速应激[12] [13],通过诱导和调节抗氧化酶活性,降低或消除活性氧对膜脂的攻击能力。因轻度干旱利于构树光合作用、生理代谢和生长发育,故雌雄幼苗的 3 种抗氧化酶活性均低于 CK。SOD 主要使 $O^{\cdot-}$ 转化为 H_2O_2 和 O_2 , POD 和 CAT 将 H_2O_2 分解为 H_2O , 3 种酶活性的变化顺序和增长幅度受植物种类、植物抗性、胁迫强度等诸多因素的影响[33] [34] [35]。本文中,随干旱度幼苗的相互作用增强使 3 种酶活性显著增加,雌株抗氧化酶活性大于雄株,与其他研究认为雌株抗氧化系统调节能力大于雄株的结果一致[2] [5]。但干旱度和性别间的抗氧化酶活性差异均为 $SOD > POD > CAT$,表明 SOD 对干旱胁迫或生理代谢响应速度最快,把 $O^{\cdot-}$ 转化为 H_2O_2 的能力极强,分解 H_2O_2 的 POD 增加量大于 CAT。

植物通过提高 SS、SP 和 MDA 等小分子物质浓度,降低渗透势来避免细胞膜伤害[32]。3 种物质的合成来源、含量变化及作用机理不同,但其含量受光合合成、代谢途径和代谢速率的共同影响[36]。有研究认为,SP 含量随胁迫度增加而增加,以抵抗或降低胁迫带来的伤害[33],SS 因调节能力较高,在胁迫中、后期才开始积累[35]。也有研究认为,胁迫生境要抑制蛋白质合成,并诱导蛋白质降解,使 SP 含量降低[37]。本试验中,轻度干旱显著提高了 SS 含量,但此时生理代谢速度与抗氧化酶活性较低,所以此时 SS 主要是光合产物与呼吸底物,并非发挥渗透物质作用。中重干旱显著增加了 MDA 和 SP 含量,此时光合速率显著降低而 SS 含量反而显著增大,说明超过中度干旱 SS 主要功能是参与渗透调节。重度干旱下,SS 降低,而 MDA 和 SP 进一步增加,说明 MDA 和 SP 是应对重度干旱伤害的主要渗透物质。构树幼苗雌株 MDA 和 SP 大于雄株,而 SS 显著低于雄株,与雌雄株渗透压调节采用方式不同观点一致[36]。但随干旱度增加,抗氧化酶活性和渗透性物质含量的性别差异缩小,或因雄株对水分胁迫响应虽早,但抗旱潜力低于雌株[30],雌株抗旱潜力随胁迫度增加而逐步体现出来。渗透物质含量易受干旱种类、干旱胁迫部位及胁迫强度等因素影响,故将来需在超微结构、同工酶和蛋白组水平上更有效地评价抗旱性的性别差异。

5. 结论

通过调节光合作用与代谢速率,提高抗氧化酶活性和渗透性物质含量,构树幼苗形成与干旱度相适应的生理代谢策略。雄株对干旱胁迫较敏感且生理响应快于雌株,雌株光合速率小于雄株,而通过加快呼吸速率,提高 NR 活性、抗氧化酶活性与渗透性物质含量抵御干旱,抗旱物质消耗大于雄株。但随干旱度增加,雌雄株抗性生理的性别差异缩小,雌株潜在光合速率和抗旱潜力大于雄株。轻度干旱利于构树幼苗光合作用、生理代谢和生长发育。

基金项目

四川省科技计划(2019YFN0022)项目和四川省植物资源共享平台(TJPT20160021)资助。

参考文献

- [1] 胥晓, 杨帆, 尹春英, 等. 雌雄异株植物对环境胁迫响应的性别差异研究进展[J]. 应用生态学报, 2007, 18(11): 2626-2631.
- [2] 马少薇, 刘果厚, 王蕾, 等. 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 9(7): 1250-1258.
- [3] 陈娟, 李春阳. 环境胁迫下雌雄异株植物的性别影响差异及竞争关系[J]. 应用与环境生物学报. 2014, 20(4): 743-750.
- [4] 刘航江, 宗人旭, 刘金平, 等. 草地群落类型对乳白香青种群特征和雌雄株形态及抗性的影响[J]. 草业学报, 2018, 27(10): 113-124.
- [5] 何梅, 孟明, 施大伟, 等. 雌雄异株植物对干旱胁迫响应的性别差异[J]. 植物资源与环境学报, 2015, 24(1): 99-106.
- [6] 刘金平, 游明鸿, 张丽慧, 等. 不同支持物对攀援植物——葎草雌雄株光合特性及生物量结构的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(18): 6032-6040.
- [7] Germino, M.J., Smith, W.K. and Resor, A.C. (2002) Conifer Seedling Distribution and Survival in an Alpine-Treeline Ecotone. *Plant Ecology*, **162**, 157-168. <https://doi.org/10.1023/A:1020385320738>
- [8] Augspurger, C.K. and Kelly, C.K. (1984) Pathogen Mortality of Tropical Tree Seedlings: Experimental Studies of the Effects of Dispersal Distance, Seedling Density, and Light Conditions. *Oecologia*, **61**, 211-217. <https://doi.org/10.1007/BF00396763>
- [9] 谢春平. 城市近郊构树群落组成与结构分析——以南京仙林地区为例[J]. 四川农业大学学报, 2015, 33(4): 357-363.
- [10] 张秋玉, 李远发, 梁芳. 构树资源研究利用现状及其展望[J]. 广西农业科学, 2009, 40(2): 217-220.
- [11] 张婉, 赵运林, 唐永成. 构树对干旱、盐碱和重金属胁迫的适应机制研究进展[J]. 植物学研究, 2017, 6(5): 325-332.
- [12] 叶波, 吴永波, 邵维, 等. 高温干旱复合胁迫及复水对构树幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(9): 2343-2349.
- [13] 杨帆, 丁菲, 杜天真. 盐胁迫下构树幼苗各器官中 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Na^+ 和 Cl^- 含量分布及吸收特征[J]. 应用生态学报, 2009, 20(4): 767-772.
- [14] 蒋泽平, 肖小君, 何开跃. NaCl 胁迫对构树、光叶楮生理及细胞结构的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2010, 34(3): 77-82.
- [15] 任媛媛, 翟晓巧, 刘艳萍. 6 个构树无性系叶片解剖结构与抗旱性的关系[J]. 陕西农业科学, 2015, 61(12): 17-21.
- [16] 赵云云, 闫毓秀. 雌雄构树过氧化物同工酶的比较研究[J]. 首都师范大学学报(自然科学版), 1996, 17(2): 84-87.
- [17] 蔡汝, 陶俊, 陈鹏. 银杏雌雄株叶片光合特性、蒸腾速率及产量的比较研究[J]. 落叶果树, 2000, 32(1): 14-16.
- [18] 李国梁, 林伯年, 沈德绪. 杨梅雌雄株同工酶和酚类物质的鉴别[J]. 浙江农业大学报, 1995, 21(1): 22-26.
- [19] 李瑞丽, 卢龙斗, 高武军, 等. 雌雄异株植物性别鉴定的研究进展[J]. 广西植物, 2006, 26(4): 387-391.
- [20] 应振土, 李曙轩. 瓠瓜与黄瓜的性别表达和内源乙烯与氧化酶活性的关系[J]. 园艺学报, 1990, 17(1): 51-57.
- [21] 熊庆娥. 植物生理实验教材[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003.
- [22] 王学奎. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [23] Blum, A. (1996) Crop Response to Drought and the Interpretation of Adaptation. *Plant Growth Regulation*, **20**, 135-148. <https://doi.org/10.1007/BF00024010>
- [24] Zhang, H.H., Zhang, X.L., Xu, N., et al. (2011) Effects of Exogenous $CaCl_2$ on the Functions of Flue-Cured Tobacco Seedlings Leaf Photosystem under Drought Stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **22**, 1195-1200.
- [25] Deng, Z.Y., Zhang, Q., Xin, J.W., et al. (2008) Progress in Response of Arid Eco-Environment and Water Resource to Global Warming. *Journal of Glaciology and Geocryology*, **30**, 57-63.
- [26] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性[J]. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [27] 赵丽, 贺玉晓, 魏雅丽, 等. 干热河谷区土壤水分胁迫下扭黄茅光合作用光响应过程及其模拟[J]. 中国农学通报, 2016, 32(17): 115-121.
- [28] 刘金平, 范宣, 游明鸿, 等. 老芒麦种子发育过程中生殖枝中糖分、丙酮酸含量及硝酸还原酶活性变化[J]. 草业

- 学报, 2015, 24(5): 69-77.
- [29] Vandeputte, G.E. and Delcour, J.A. (2004) From Sucrose to Starch Granule to Starch Physical Behavior: A Focus on Rice Starch. *Carbohydrate Polymers*, **58**, 245-266. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2004.06.003>
- [30] 刘金平, 游明鸿, 段婧, 等. 水分胁迫下雌雄异株植物菵草繁殖策略的可塑性调节[J]. 草业学报, 2015, 24(3): 226-232.
- [31] Ching, T.M., Crane, J.M. and Stamp, D.L. (1974) Adenylate Energy Pool and Energy Change in Maturing Rape Seed. *Plant Physiology*, **54**, 748-751. <https://doi.org/10.1104/pp.54.5.748>
- [32] 马春晖, 韩建国, 孙洁峰, 等. 结缕草种子发育过程中生理生化变化的研究[J]. 草业学报, 2009, 18(6): 174-179.
- [33] Ramanjulu, S. and Bartels, D. (2002) Drought and Desiccation Induced Modulation of Gene Expression in Plants. *Plant Cell & Environment*, **25**, 141-151. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00764.x>
- [34] 唐钢梁, 李向义, 林丽莎, 等. 骆驼刺在不同遮阴下的水分状况变化及其生理响应[J]. 植物生态学报, 2013, 37(4): 354-364.
- [35] 刘红云, 梁宗锁, 刘淑明, 等. 持续干旱及复水对杜仲幼苗保护酶活性和渗透调节物质的影响[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(3):55-59.
- [36] 郭海燕, 段婧, 刘金平, 等. 温度对雌雄菵草生理代谢及保护酶系统影响的性别差异[J]. 草业学报, 2017, 26(10): 198-206.
- [37] 白志英, 李存东, 刘渊. 干旱胁迫下小麦叶片脯氨酸和蛋白质含量变化与染色体的关系[J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(3): 325-330.