

海岸抗风优势植物紫穗槐对 净风和风沙流的生理响应

周瑞莲, 逢金强, 宋 玉

(鲁东大学 生命科学学院, 山东 烟台 264039)

摘要: 利用野外便携式风洞对盆栽紫穗槐(*Amorpha fruticosa*) 幼株进行了不同风速(6、9、12、15、18 m·s⁻¹)、不同风沙流强度(0、1.00、28.30、63.28、111.82、172.93 g·cm⁻¹·min⁻¹)、不同时间(10、20、30、40 min)净风和风沙流吹袭处理。通过测定其叶片相对含水量(RWC)、细胞膜透性、丙二醛(MDA)、可溶性糖、脯氨酸含量、抗氧化酶活性(SOD、CAT、POD)以揭示紫穗槐适应强风吹袭环境的生理生态学机制。结果表明,随着净风和风沙流吹袭风速的增加,紫穗槐叶片RWC趋于下降,细胞膜透性和MDA含量增高。在净风和风沙流吹袭下叶片膜脂过氧化程度与含水量大幅下降呈负相关,与细胞膜透性的增高呈正相关。在中风、大风净风和风沙流吹袭40 min后,伴随紫穗槐叶片RWC的下降,叶片可溶性糖和脯氨酸含量增加,这种现象在大风(18 m·s⁻¹)风沙流吹袭下尤为明显。如大风净风吹袭40 min后,叶片RWC下降40.3%,而可溶性糖和脯氨酸含量分别增加28.2%、13.9%;大风风沙流吹袭40 min后,叶片RWC下降48.4%,可溶性糖和脯氨酸含量分别增加41.3%、61.8%。另外,紫穗槐在中风、大风净风和风沙流吹袭下,伴随叶片RWC下降,叶片MDA含量、CAT、SOD、POD活性增加。随着风沙流处理时间的延长,叶片RWC、MDA含量、SOD和CAT活性均呈下降趋势,而且在同风速处理中,风沙流吹袭下叶片RWC、MDA含量、SOD活力和CAT活性均低于净风处理。结果表明,中风净风吹袭引发叶片失水快速激活抗氧化保护酶系统和加速渗透调节物积累在紫穗槐抗风生长中起重要的生理调控作用。风沙流吹袭中,沙粒对叶片磨蚀导致的物理伤害引发叶片失水加剧,导致其生理代谢紊乱而使抗氧化保护酶活性和渗透调节物含量下降。因此,尽管紫穗槐的生理调控能力有限,但其较强的繁殖和生长力使之成为防风优势树种。

关键词: 防风固沙; 紫穗槐; 抗氧化酶; 渗透调节物; 抗风生理机理

中图分类号: S793.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-8020(2021)01-0040-13

紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)为豆科落叶灌木,耐寒、耐干旱、抗风力强,尤其是其生命力强、枝叶生长快、萌蘖性强,是可在海岸沙地生存的优势树种之一,在海岸防风固沙、公路维护、海岸经济发展中起到重要的保护作用^[1]。目前对紫穗槐对干旱^[2-3]、盐胁迫^[4-5]的适应机理已有报道,但至今尚有很多科学问题待解决,如其抵御强风沙流吹袭中采取哪些适应对策,其生理调控是否参与其对风沙流吹袭的适应等。由于紫穗槐属于豆科多年生灌木,是许多豆科农作物的近缘种。因此,揭示紫穗槐抗风机理在挖掘其抗风基因和提高作物抗风能力中具有重要作用。

海岸地区年均风速高,大风或台风频发,风沙

流活动和风沙危害更为严重。由于风沙流含有大量高能沙粒,因此海岸风沙流吹袭,强风裹挟着大量沙尘,不仅污染大气环境,侵袭农田、公路、铁路等生产设施,破坏海岸景观,而且风沙流吹袭通过大风摇曳、沙砾击打磨蚀茎叶对植物造成机械损伤,可导致大面积植物受损甚至死亡^[6],沙地强海风吹袭使许多植物无法生存,导致海岸带植被稀疏,多样性很低^[7]。由于风沙流含有大量高能沙粒,其危害性要比净风大数倍到数十倍^[6-7]。因此,海岸风沙环境与干旱、高温、盐碱环境一样,都属于极端环境,强抗风沙力和耐风吹袭能力成为海岸植物可在风沙环境生存的特有属性。而关于海岸防风固沙植物抗风沙流生长的生理机理报

收稿日期: 2020-09-02; 修回日期: 2020-11-30

基金项目: 国家自然科学基金(31770762)

第一作者简介: 周瑞莲(1958—),女,河南济源人,教授,博士,研究方向为牧草抗逆生理、作物生理、植物抗逆分子生态及极端环境植物生理生态。E-mail: zhouan726@163.com

道较少。

目前,关于抗氧化酶和渗透调节物在植物抗逆中的作用有较为深刻的认识^[8-9]。研究发现,正常情况下,植物体内氧自由基代谢是平衡的。但在逆境条件下,植物体内活性氧自由基产生的速率就会提高并积累^[10-11]。而且,积累在细胞中的活性氧自由基可破坏活性氧代谢平衡,并引起细胞膜脂过氧化及细胞膜结构和蛋白质核酸受损。同时,积累的活性氧自由基还能激活抗氧化体系,例如,增强抗氧化酶活性(超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD))抑制氧自由基积累、防止膜脂过氧化以维护膜的完整性和细胞氧自由基代谢的平衡^[9-11]。因此,胁迫条件下,植物体内抗氧化酶活性高低与植物的抗逆能力强弱密切相关。一些研究发现,植物在干旱^[12-13]、高温^[11]、盐碱^[9,11]、沙埋^[14-15]等环境胁迫下,植物叶片细胞失水,引发植物受渗透胁迫导致植物细胞中快速积累一些小分子有机渗透调节物(可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱)等进行渗透调节,维护细胞水分平衡^[8,10,16]。渗透调节物通过增加细胞渗透势、防止细胞失水而在维护植物细胞的水分平衡和适应逆境环境中起重要作用。

对风吹袭胁迫研究也发现,风吹袭影响形态结构的建成,长期在自然大风环境下生长的抗风植物霸王^[17]和樟子松^[18]株高、叶片长度、单叶面积减小,叶片厚度和茎粗增加。风吹袭影响光合代谢,樟子松^[19]和梭梭^[20]在轻度和中强度风沙流吹袭下,叶片净光合速率和日均蒸腾速率增加,在高强度风沙流吹袭下叶片净光合速率和日均蒸腾速率下降^[19-20]。而且,风沙流吹袭还影响植物抗逆生理变化,在强风沙流吹袭下,霸王^[21]、梭梭^[20]、樟子松^[22]叶片 RWC 下降,霸王叶片 SOD 和 CAT 活性略有增强,可溶性糖、脯氨酸和叶绿素含量升高,丙二醛含量降低^[21]。樟子松随风吹时间的增加,叶片 RWC 和 SOD 活性下降,MDA 含量、细胞膜透性、POD 活性、可溶性糖和脯氨酸含量趋于增加^[22]。研究表明,不同风沙环境中植物解剖结构、渗透调节物质、细胞酶活性、细胞膜透性的变化与其抗风性有关^[17-22]。

目前关于抗风吹袭和抗风沙流胁迫的研究,就研究内容而言,多集中于风沙流对于植物生长特性及其光合蒸腾特性的影响^[19,23];就植物材料而言,多集中在肉质植物^[17,21]和针叶树种^[18-19];就研究材料来源而言,多集中在内陆抗风沙植物,

而对海岸沙地生长的抗风性强的阔叶紫穗槐是如何适应风沙流吹袭而生存的生理调控机理研究还未见报道。

本研究以山东省烟台市滨海沙地生长的抗风灌木紫穗槐为研究对象,通过开展野外便携式风洞的风吹试验,研究在不同强度净风和风沙流吹袭下不同时间内叶片 RWC、细胞膜透性、渗透调节物含量、及抗氧化酶活性变化,分析其对不同时间和强度净风和风沙流胁迫的生态适应对策和生理响应规律,探讨其耐风沙能力与各项生理生态指标变化的关系,阐明其对风沙环境的生理生态适应机制,以期为我国北方海岸沙地防风固沙树种的筛选和培育提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料来源

从山东烟台苗圃购置株高 40 cm 紫穗槐树苗。

1.2 材料培养

为了排除移栽带来的伤害,得到生长健壮的紫穗槐树苗用于试验,在试验前一年购置树苗(2017 年 11 月),并将其移栽到 30 cm×30 cm×25 cm 花盆中越冬生长,春季生长健壮的树苗用于试验。具体移栽过程为:取鲁东大学生命科学学院生物园土壤表土和西泊子海岸沙地的沙子,并按 2:1 比例混匀成沙土后装入各盆中,以保证各盆中土质一致。在该生物园试验地中平行挖四行宽 30 cm、深 25 cm 的沟,将花盆依次安放在深沟中,用周围的土填充盆间隙,并拍实盆周围的土,移栽后马上给花盆注满水,在冬季和春季定时给花盆浇水,并清除盆内外杂草。

1.3 风吹试验设计

风吹试验分为净风吹袭和风沙流吹袭,净风吹袭即风吹袭中没有沙粒,风沙流吹袭即在风吹袭中加入了沙粒。风吹强度试验设计分为 0 (CK)、和风($6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)、清风($9 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)、强风($12 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)、疾风($15 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)、大风($18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$) 6 个梯度风速,分别相当于 0、4、5、6、7、8 级风,其中 $6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速略高于当地起沙风,每个处理 3 个重复,每个重复为 4 株紫穗槐幼树。每个风吹强

度下风吹时间分别为 0、10、20、23、40 min。0 (CK)、6、9、12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风沙流强度分别为 0、1.00、28.30、63.28、111.82、172.93 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 。

1.4 标记植物

为了适应 70 cm 高风洞装置,在风吹处理前一晚,从试验地中挑选生长势、生长高度一致(约 50 cm)的盆栽紫穗槐苗挖出来搬到实验室,同时各盆浇等量的水备用。风吹处理前标记植物,以利于风吹处理后植物表型的观测。另外在紫穗槐植株主茎上中下部枝干上标记,用于观测各部位叶量的变化。

1.5 试验取材

风吹试验于 2018 年 6 月中旬进行,风吹设备为野外便携式风洞(专利号: ZL 200810182207X)。在不同风速和不同时间处理过程中采集试验材料。在风吹处理前将紫穗槐放置于风洞仪中,并分别在风吹处理的 0、20、40 min 时停机,从处理植株上剪取叶片,立刻测定叶片细胞膜透性和叶片含水量。在风吹处理的 0、10、20、30、40 min 时停机,从处理植株上剪取叶片快速包裹放到液氮中固定,带回实验室保存在超低温冰箱中,用于抗氧化酶活性、渗透调节物含量、丙二醛含量的测定。风吹处理后将处理的盆栽紫穗槐浇水放回到生物园中。各风吹处理重复两次,各生理指标的测定重复 5 次以上。

1.6 试验方法

酶液提取是在 4 $^{\circ}\text{C}$ 条件下进行的,准确称取 1 g 液氮固定的叶片于预冷研钵中,加入酶提取液(pH 值=7.8 磷酸缓冲液),冰浴上研磨成匀浆,在 15 000 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$,4 $^{\circ}\text{C}$ 条件下离心 15 min,上清液用于抗氧化酶活力和脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白质和 MDA 含量的测定。

采用愈创木酚法测定 POD 活性^[24];采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定 SOD 活性^[25],采用过氧化氢-碘量法测定 CAT 活性^[26],采用茚三酮比色法测定游离脯氨酸含量,采用蒽酮法测定可溶性糖含量,采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量^[24],细胞膜透性采用电导率法^[24] 相对含水量

采用称重法^[24]。

1.7 数据处理

实验数据采用 3 个以上重复的平均值 \pm 标准差(mean \pm SD),用 SPSS 11.5 软件进行数据分析。

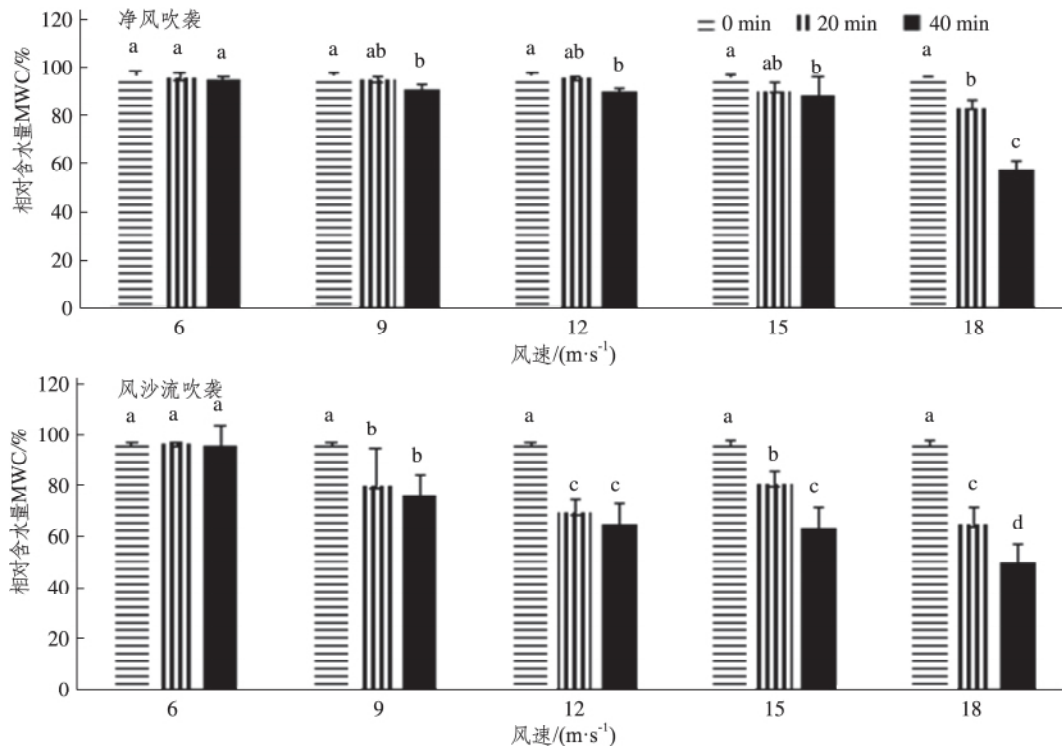
2 结果与分析

2.1 不同风速净风和风沙流吹袭下叶片相对含水量变化

随着净风和风沙流吹袭风速的提高和时间的延长,紫穗槐叶片含水量显著下降,但下降幅度不同(图 1)。在净风吹袭中,叶片 RWC 大幅下降仅在大风(18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)吹袭时发生(40.3%),且与对照差异显著($p < 0.05$)。中风速(12 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 、15 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)净风吹袭叶片 RWC 下降较少(6.5%、8.3%)。而在风沙流吹袭中,叶片 RWC 在中风速吹袭时就大幅下降(32.8%、34.2%),大风吹袭时下降更明显(48.4%),均与对照差异显著($p < 0.05$)。另外,同风速吹袭下,风沙流处理组叶片 RWC 较净风吹袭后处理组低且下降幅度大。如同风速吹袭 40 min,在 12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速风沙流吹袭下叶片 RWC 分别较净风吹袭低 28.2%、28.4% 和 13.9%。大风及风沙流吹袭明显加速叶片失水。

2.2 不同风速净风和风沙流吹袭下叶片细胞膜透性变化

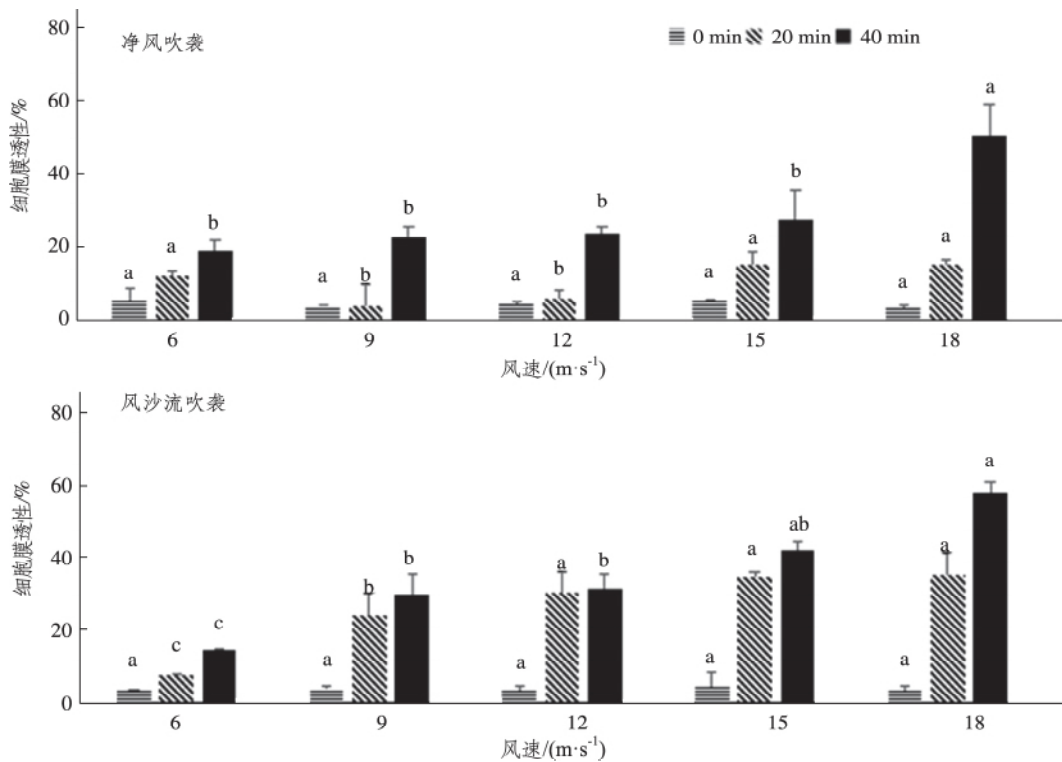
紫穗槐细胞膜透性对净风和风沙流吹袭的响应模式相同,即随着净风和风沙流吹袭风速的提高和时间的延长,紫穗槐细胞膜透性均显著增高,在 18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 吹袭达到最大(图 2)。与对照相比,在 6、9、12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速净风吹袭 40 min 后,叶片细胞膜透性分别增加 428.2%、530.4%、557.5%、660.4%、1282.1%,且与对照差异极显著($p < 0.01$);在 6、9、12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速风沙流吹袭 40 min 后,叶片细胞膜透性分别增加 294.4%、719.4%、758.1%、1047.7%、1494.9%,且与对照差异极显著($p < 0.01$)。同风速下,风沙流处理组叶片细胞膜透性增高幅度均大于净风吹袭处理组。



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著($p < 0.05$)

图 1 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片相对含水量变化

Fig.1 Change in relative water content in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著($p < 0.05$)

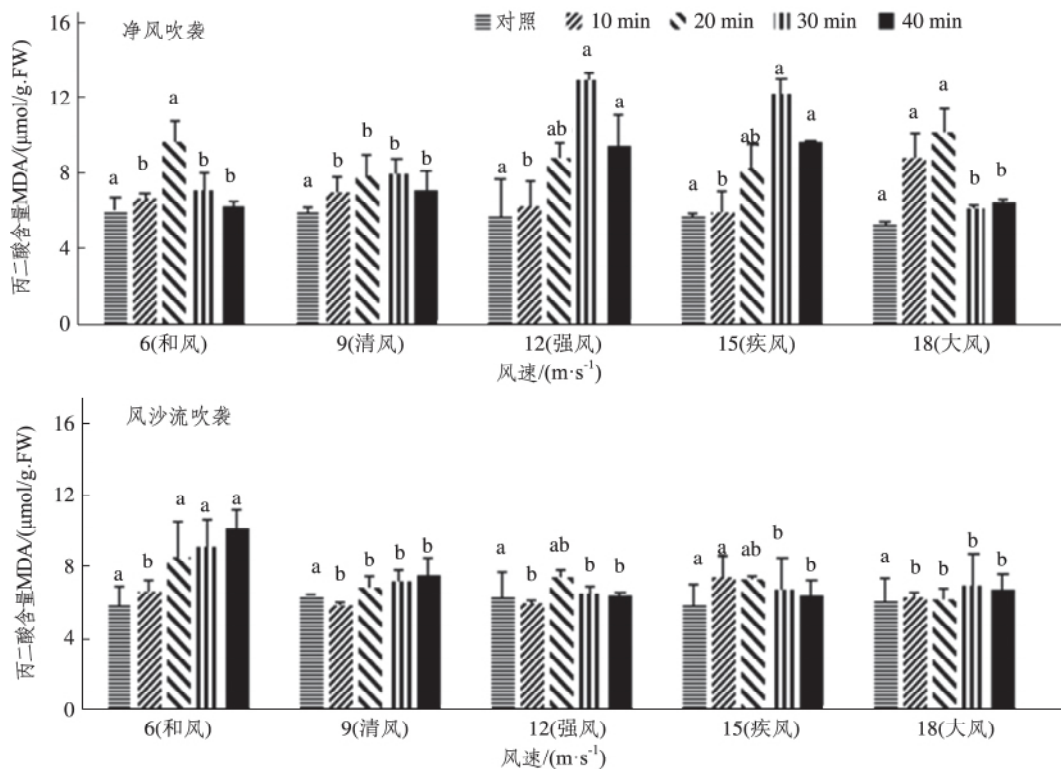
图 2 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片细胞膜透性变化

Fig.2 Change in membrane permeability in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds

2.3 不同风速净风和风沙流吹袭下叶片过氧化产物含量变化

不同风速净风和风沙流吹袭中紫穗槐叶片膜脂过氧化程度不同(图 3)。随着净风风速增加,不同时间叶片平均 MDA 含量趋于增大,并在 $12 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速时达到最大,随着风速进一步增大而下降,而且不同风速净风吹袭下叶片 MDA 含量均高于对照,如在 $6, 9, 12, 15, 18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 净风吹袭 40 min 后,叶片平均 MDA 含量分别较对照分别增加 22.4%、25.5%、62.5%、56.5%、50.5%,

且与对照差异显著($p < 0.05$)。而在风沙流吹袭中,叶片 MDA 含量在低风速($6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)吹袭下增加,并显著高于对照,随着风速增强而下降并趋于稳定,略高于对照,但与对照差异不显著,该结果与李道明研究结果一致^[21],研究发现,在重度风沙流胁迫条件下,霸王叶片丙二醛含量降低。另外,同风速吹袭下,风沙流处理组叶片 MDA 含量低于净风吹袭组。如在 $12, 15, 18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速下风沙流吹袭 40 min 后,叶片平均 MDA 含量分别较同风速净风吹袭组分别低 7.9%、29.6%、22.8%、17.0%。



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著($p < 0.05$)

图 3 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片丙二醛含量变化

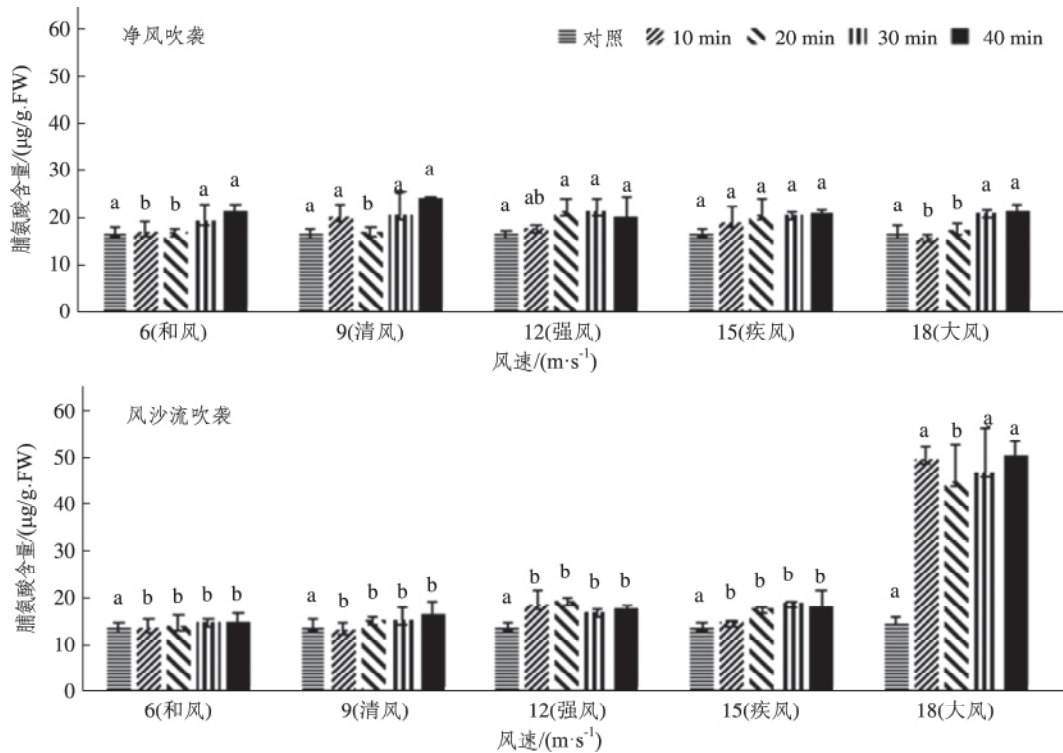
Fig.3 Change in MDA content in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds

2.4 不同风速净风和风沙流吹袭下叶片渗透调节物含量变化

不同风速净风和风沙流吹袭下,紫穗槐叶片脯氨酸含量变化趋势不同(图 4)。在不同风速净风吹袭中,虽然在吹袭 40 min 时,叶片脯氨酸含量略有增加且高于对照,如在 $6, 9, 12, 15, 18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 吹袭 40 min 后,叶片脯氨酸含量分别较对照高 9.7%、23.5%、23.5%、16.2%、13.9%。但随着净

风风速增大,不同风速叶片平均脯氨酸含量增幅较小,而与对照差异不显著。

与之不同的是,随着风沙流风速增加,叶片在低速($6, 9 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)和中速($12, 15 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)吹袭下,不同时间叶片平均脯氨酸含量小幅增加(13.3%~37.1%),与对照差异不显著。但在大风($18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)吹袭下,叶片脯氨酸含量增加极为明显,其叶片平均脯氨酸含量较对照增大了 261.8%。



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著 ($p < 0.05$)

图 4 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片脯氨酸含量变化

Fig.4 Change in proline content in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds

同风速吹袭下,风沙流处理组在低速和中速吹袭中叶片平均脯氨酸含量低于净风处理组,例如,风沙流处理组叶片 40 min 叶片平均脯氨酸含量在 6、9、12、15 $m \cdot s^{-1}$ 吹袭下分别较净风吹袭低 23.3%、26.7%、10.9%、14.9%,但在大风(18 $m \cdot s^{-1}$)吹袭下,风沙流吹袭叶片脯氨酸含量高于净风吹袭达 115.5%。

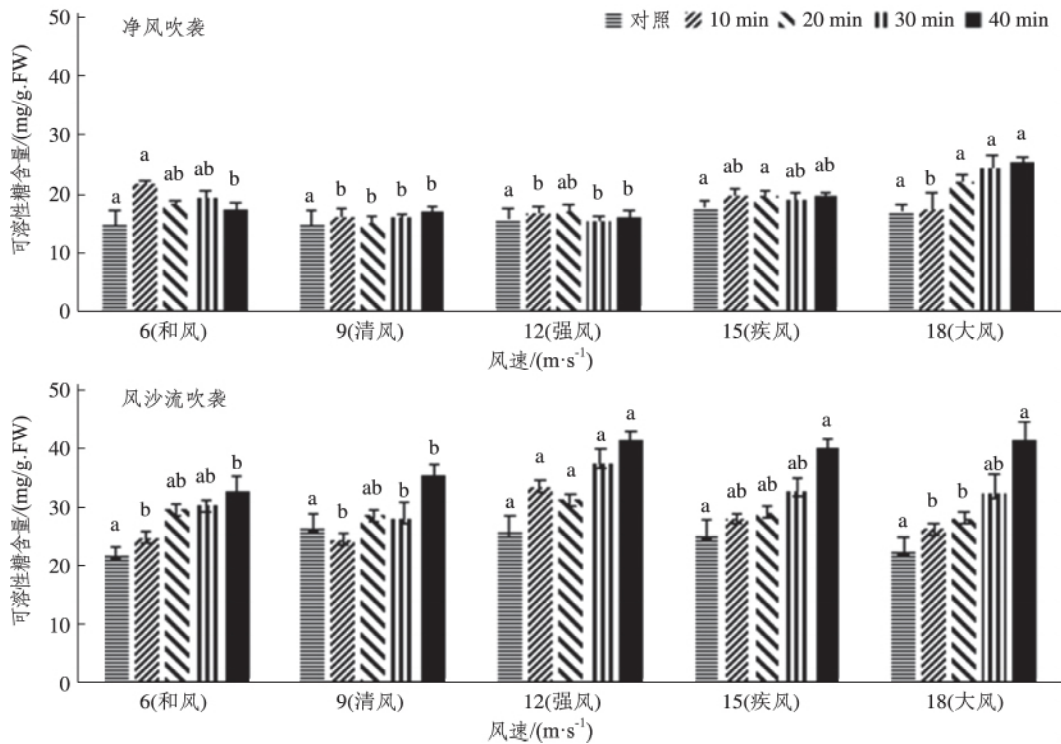
不同风速净风吹袭和风沙流吹袭中,紫穗槐叶片可溶性糖含量变化趋势不同(图 5)。随着净风吹袭风速增加,紫穗槐叶片平均可溶性糖含量略有波动但变化不明显,只在大风吹袭下略有增加。不同风速间叶片平均可溶性糖含量差异不显著。随着风沙流风速增加和吹袭时间延长,紫穗槐叶片平均可溶性糖含量趋于增高,在大风和吹袭 40 min 时达到最高。与对照相比,在 6、12、15、18 $m \cdot s^{-1}$ 风沙流吹袭 40 min,叶片平均可用性糖含量分别增加 32.6%、8.6%、38.1%、27.7%、41.3%。

同风速吹袭下,风沙流处理组叶片平均可溶性糖含量均高于净风处理组,且两者差异显著

($p < 0.05$)。如在 6、9、12、15、18 $m \cdot s^{-1}$ 风沙流吹袭 40 min 后,叶片平均可溶性糖含量分别较净风吹袭高 52.2%、81.9%、118.8%、59.9%、43.9%。

2.5 不同风速净风和风沙流吹袭下叶片抗氧化酶活力变化

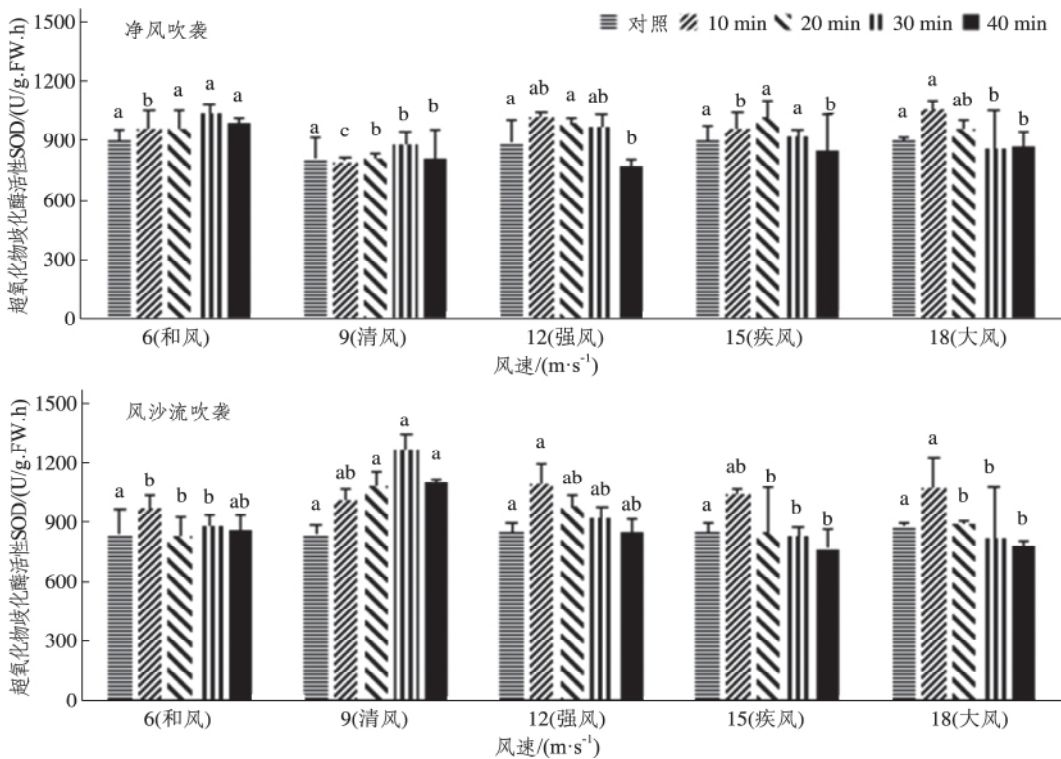
不同风速净风和风沙流吹袭中,紫穗槐叶片 SOD 活性变化趋势略有不同(图 6)。随着净风风速增加,不同时间叶片平均 SOD 活力略有波动,但不同风速间叶片平均 SOD 活性基本稳定。但不同风速净风吹袭下叶片平均 SOD 活性略高于对照,但与对照差异不显著。随着风沙流风速增加,不同时间叶片 SOD 活性增高,且在 9 $m \cdot s^{-1}$ 风速时达到最高,随着风速进一步提高叶片 SOD 活性增幅下降,并与低风速风吹袭时叶片 SOD 活性相同。同风速吹袭下,除了在 9 $m \cdot s^{-1}$ 风速风沙流处理中叶片平均 SOD 活性显著高于净风吹袭处理外(高 35.5%),在其它风速处理中风沙流吹袭组叶片 SOD 活性均低于净风处理。



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著 ($p < 0.05$)

图 5 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片可溶性糖含量变化

Fig.5 Change in soluble sugar content in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著 ($p < 0.05$)

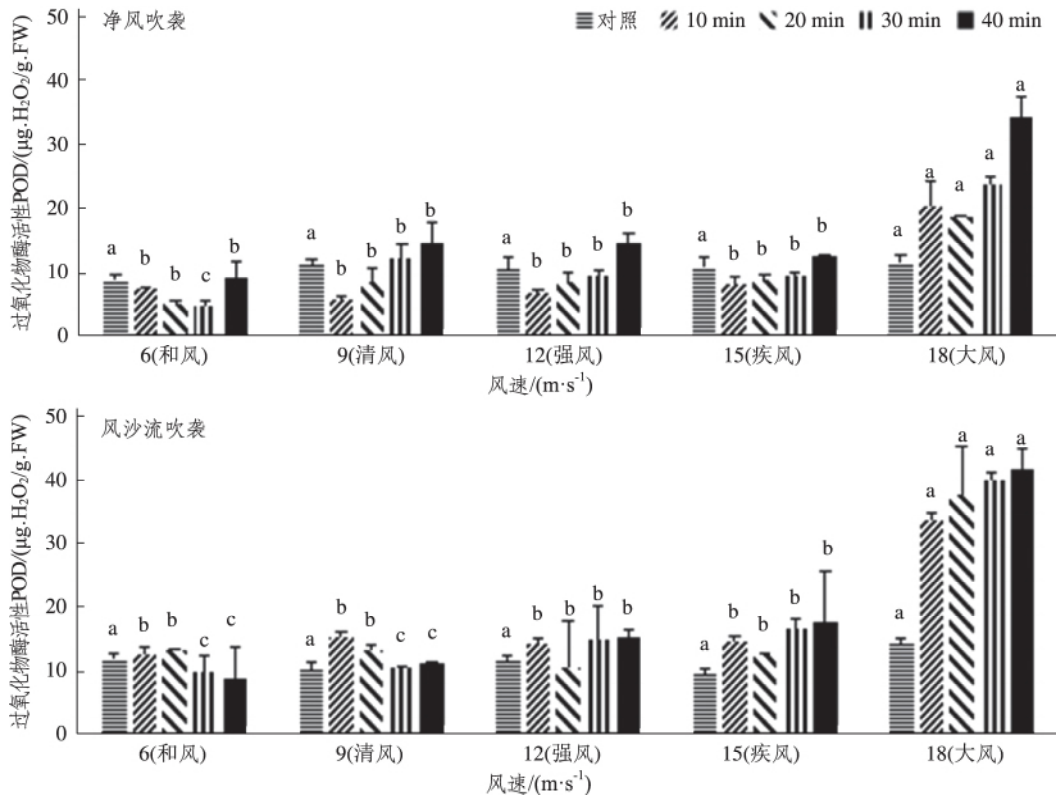
图 6 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片过氧化物歧化酶活性变化

Fig.6 Change in superoxide dismutase activity in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds

无论是净风还是风沙流吹袭,叶片 POD 活性均随着风速的增加和时间延长而增加,但是增加幅度略有不同(图 7)。随着净风风速的增加,同风速不同时间叶片平均 POD 活性呈缓慢增加,只有在大风($18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)吹袭下增加显著。与对照相比,紫穗槐叶片在 9、12、15 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速处理下叶片平均 POD 活性变化较小,只在 $18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 处理中叶片 POD 活性增加 112.9%,并与对照差异显著($p < 0.05$)。而随着风沙流风速增加,同风速

不同时间叶片平均 POD 活性缓慢增高,但在大风($18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)处理时增加极为显著。在低、中风速风沙流吹袭中,叶片平均 POD 活性增加了 23.5%、62.6%,但在大风吹袭时增加 170.9%。

同风速吹袭相比,风沙流处理组叶片平均 POD 活性高于净风吹袭,如在 6、9、12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速下吹袭 40 min 后,叶片平均 POD 活性分别较净风处理高 66.9%、22.4%、37.6%、56.2%和 58.1%,两者间差异显著($p < 0.05$)。



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著($p < 0.05$)

图 7 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片过氧化物酶活性变化

Fig.7 Change in peroxidase activity in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds

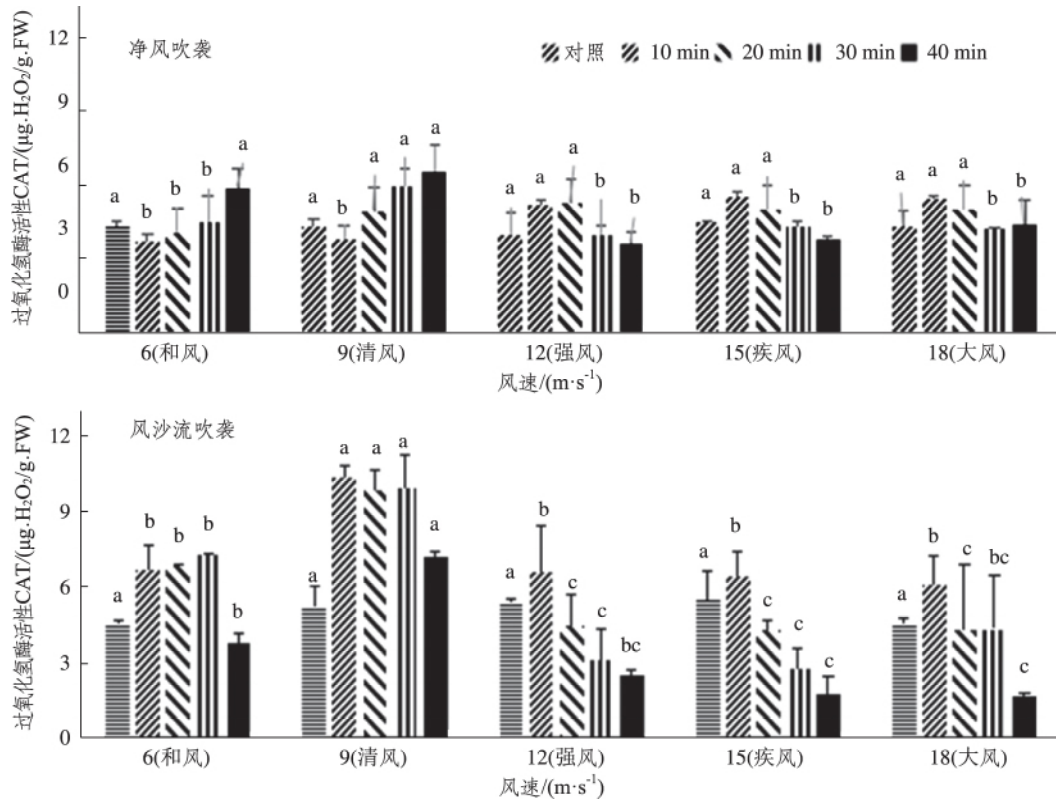
在不同风速净风和风沙流吹袭中,紫穗槐叶片 CAT 活性随风速增加和时间延长的变化趋势相似(图 8)。随着净风风速增大,不同时间叶片平均 CAT 活性在低速风吹袭下增加,随着风速进一步增加而小幅波动。在 12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速吹袭下,叶片 CAT 活性随着风吹时间延长呈显著下降趋势,在风吹 40 min 时达到最低。但不同风速净风吹袭下叶片平均 CAT 活性略高于对照。与对照相比,紫穗槐在 6、9 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速净风处理下叶片 CAT 活性增加了 35.1%和 78.8%,在 12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风速处理下叶片平均 CAT 活性分别

下降 23.2%、30.2%、9.9%。随着风沙流风速增加,不同时间叶片平均 CAT 活性在风速 9 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时增加并达到最高,随着风速进一步增加而明显下降。同时叶片 CAT 活性在风吹袭初期快速增高,随风吹袭时间延长而呈明显下降趋势,且低于对照并与对照其差异显著($p < 0.05$)。

同风速吹袭相比,在低风速吹袭下(6、9 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)风沙流处理组叶片平均 CAT 活性高于净风吹袭(36.2%、76.7%),而在中风速(12、15 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)和大风速(18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)吹袭下叶片平均 CAT 活性较净风吹袭组低(7.4%、17.5%、13.7%)。尤其是同

风速吹袭 40 min, 风沙流处理组叶片 CAT 活性明显较净风处理组低。例如紫穗槐在 6、12、15、18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 风沙流处理中 40 min 后, 叶片 CAT 活性较

同速净风处理的低 35.4%、31.1%、53.2%、62.7%。



注: 不同小写字母表示同一时间不同风速之间差异显著 ($p < 0.05$)

图 8 不同风速净风和风沙流处理下紫穗槐叶片过氧化氢酶活性变化

Fig.8 Change in catalase activity in the leaves of *Amorpha fruticosa* under wind blowing and wind-drift blowing at different wind speeds

3 分析与讨论

本研究结果表明,紫穗槐在中风速净风吹袭 40 min 后,叶片 RWC 下降 7.4%(图 1),细胞膜透性增高 608.9%(图 2);在大风吹袭下 40 min 后, RWC 下降 40.3%(图 1),细胞膜透性增高 1 282.1%(图 2)。紫穗槐在中风速风沙流吹袭 40 min 后,叶片 RWC 下降 33.1%,细胞膜透性增高 902.6%;在大风吹袭下 40 min 后, RWC 下降 48.4%,细胞膜透性增高 1 494.9%。净风和风沙流吹袭下紫穗槐叶片 RWC 下降与细胞膜透性增加成明显负相关。同时还发现,在中风速净风吹袭下叶片平均 MDA 含量增加 59.5%(图 3),大风吹袭下增加 50.5%;中风速风沙流处理下叶片平均 MDA 含量增加 11%,大风吹袭叶片 MDA 含量

增加 8.2%。净风和风沙流吹袭下叶片膜脂过氧化程度和含水量下降成负相关,和细胞膜透性的增高成正相关。一些研究认为,叶片数量和大小调节可以减小风对植物的机械损害^[27-28]。而紫穗槐叶片较大受风面较大易受风吹影响。研究发现紫穗槐在干旱胁迫下叶片 RWC 下降^[2-4]。因此,紫穗槐较大的叶片受风吹袭易引发叶片蒸发失水而导致其含水量下降,而风沙流处理中沙粒击打叶片使叶片受损失水加重可能是叶片 RWC 下降幅度加大的原因。另外,研究发现,逆境胁迫引发活性氧的大量积累,启动膜脂过氧化的自由基链式反应,损伤蛋白质的结构和功能,导致膜系统代谢紊乱^[9-11]。MDA 是膜脂过氧化作用的最终产物,它的水平表征了膜脂过氧化的程度^[9]。一些研究发现,樟子松在强风沙流吹袭下, RWC 下降, MDA 含量、细胞膜透性趋于增

加^[18]; 差巴嘎蒿 (*Artemisia halodendron*) 在反复干旱和复水处理中, 叶片随着干旱而 RWC 下降, 质膜透性和 MDA 含量增加^[12]。老芒麦 (*Elymus sibiricus*) 等牧草叶片随着干旱强度增加和时间延长叶片 RWC 下降而叶片 MDA 含量趋于增高^[29]。紫穗槐幼苗在水分胁迫下根部 MDA 含量增加并超过对照, 并认为缺水引发的氧自由基积累引发细胞膜脂过氧化而使幼苗根系的膜系统受到伤害^[30]。可见, 净风和风沙流吹袭引发紫穗槐叶片快速失水引发细胞水分平衡失衡诱发氧自由基积累导致细胞膜脂过氧化可能是其膜透性增大和膜受损的诱因。风沙流吹袭通过加速叶片失水速率和氧自由基积累而加大了对细胞膜的伤害。

其次, 研究还表明, 紫穗槐在中风速净风吹袭 40 min 后, 叶片 RWC 下降 7.4% 时, 可溶性糖稳定 (图 5)、脯氨酸增加 19.9% (图 4); 大风 ($18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$) 净风吹袭 40 min 后, 叶片 RWC 下降 40.3% 时, 可溶性糖含量增加 28.2%、脯氨酸含量在增加 13.9%; 紫穗槐在中风速风沙流吹袭 40 min 后, 叶片 RWC 下降 33.1% 时, 可溶性糖含量增加 32.9%、脯氨酸增加 34.8% (图 4~5), 在大风风沙流吹袭 40 min 后, 叶片 RWC 下降 48.4%、可溶性糖增加 41.3%、脯氨酸增加 261.8%。净风和风沙流吹袭下紫穗槐叶片 RWC 下降与渗透调节物含量的增加呈明显负相关。一些研究发现, 在逆境胁迫下, 植物体内会主动积累一些渗透调节物质来提高细胞的保水和持水能力^[8, 10]。其中脯氨酸具有较强亲水性, 能稳定胶体组织内的代谢过程是植物在逆境反应敏感的一种重要渗透调节物质且能抵御植物体内氨积累所造成的毒害^[8, 16]。因此, 净风和大风吹袭引发叶片积累脯氨酸和提高可溶性糖含量与细胞缺水相关。另外研究还发现, 在同风速吹袭下, 中风速、大风风速沙流吹袭下, 叶片 RWC 较净风吹袭的低 28.2%、13.8%, 可溶性糖含量较之低 47.1%、30.5%, 脯氨酸含量较之低 12.5%。这一方面表明, 在轻度失水情况下叶片通过提高脯氨酸的合成能力和稳定可溶糖含量提高其渗透调节能力维护其抗风生长。另一方面表明, 叶片严重失水可能引发的代谢紊乱抑制了脯氨酸和可溶性糖的合成, 同时渗透调节物可能作为能量物质被消耗而降低。因此在净风和轻度风沙流吹袭下积累的这些渗透调节物在维持水分平衡上有重要作用。

此外, 研究结果还显示, 紫穗槐在中风速净风吹袭 40 min 后, 叶片 RWC 下降 6.1% (图 1), 而 MDA 含量 (图 2)、SOD (图 6)、CAT (图 8) 活性分别增加 59.5%、4.8%、21.6%; 在大风 ($18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$) 净风吹袭 40 min 后, 叶片 RWC 下降 40.3%, MDA 含量、SOD、POD (图 7) 活性分别增加 50.5%、4.3%、112.9%; 紫穗槐在中风速、高风速风沙流吹袭 40 min 后, 叶片 RWC 下降 33.5%、48.4%, MDA 含量增加 11.6%、8.1%, SOD、POD 活性分别增加 3.8%、8.2%、40.2%、170.9%。净风和风沙流吹袭下紫穗槐叶片 RWC 与 MDA 的积累和 SOD 和 POD 活性增加呈明显负相关, 而 MDA 积累与 SOD 和 POD 活性呈正相关。净风吹袭引发紫穗槐的细胞失水是引发细胞膜脂过氧化的根源, 同时也是激活细胞抗氧化防御体系的原由。而风沙流吹袭更加加剧细胞失水程度、提高膜脂过氧化程度和抗氧化酶系统。原因是风沙流引发紫穗槐叶片生理干旱加剧促进植物细胞中超氧阴离子的产生, 进而诱导 SOD 基因的表达, 所以活性增加^[12-13, 25]。因此细胞缺水引发氧自由基代谢平衡失衡使氧自由基产生速率加快, 积累的活性氧自由基在引发细胞膜脂过氧化的同时也诱导抗氧化酶基因表达而使 SOD、POD、CAT 活性的增加, 而抗氧化酶在抑制膜脂过氧化维护氧自由基代谢平衡上起重要作用。另外, 研究结果还表明, 随着风沙流处理时间的延长叶片 RWC (图 1)、MDA 含量 (图 3)、SOD (图 6) 和 CAT (图 8) 活性均呈下降趋势。在同风速处理中, 风沙流吹袭下叶片中 RWC、MDA 含量、SOD 活性和 CAT 活性均低于净风处理。对霸王应对风沙流胁迫的生理响应特征研究发现, 轻度和中度风沙流胁迫使霸王幼苗受到一定程度损伤, 但 APX 和 POD 活性增高; 而在重度风沙流胁迫下 ($14 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$), 其叶片 APX 和 POD 活性均有不同程度减弱, MDA 含量降低, 细胞膜透性加大^[21]。玉米随着风沙流吹袭强度的增大, 其 MDA 含量趋于下降, 而膜透性大幅度增加, SOD 活性降低, 而在强风沙流吹袭下其脯氨酸含量增加^[32]。还有研究发现, 沙棘 (*Hippophae rhamnoides*) 苗木和黑果枸杞 (*Lycium ruthenicum*) 在干旱初期叶片 SOD、CAT、POD 活力增高, 随着干旱程度加大和干旱时间的延长抗氧化酶系统损伤, 而抗氧化酶活性下降, 细胞膜遭到破坏^[11, 33]。这再次表明风沙流吹袭加剧了叶片失水是叶片受害程度加剧的关键。长时间风沙流

吹袭中沙粒对叶片的磨蚀导致角质层蒸腾失水加剧,同时可能叶片水分失衡引发木质部栓塞和空穴阻碍了水分运输而加剧叶片失水,而使叶片水分亏缺度加大^[34]。同时,在长时间风沙流吹袭引发叶片过度失水使植物体内的代谢趋于紊乱,从而抑制 SOD 和 CAT 酶基因表达,SOD 和 CAT 酶活性趋于下降。这种代谢的紊乱也可能抑制了氧自由基的产生,抑制了膜脂过氧化导致 MDA 含量的减少。可见紫穗槐在短时间净风吹袭下,少量失水激活了抗氧化酶保护系统抑制了膜脂过氧化使紫穗槐具有抗风性能。但是紫穗槐在长时间净风和风沙流吹袭下过量的失水,导致代谢紊乱可能使抗氧化酶活力下降使其失去了抗逆生理调控能力。可见,抗旱性不同的植物其抗旱生理调节功能的启动可能只能在一个特定的水分阈值,在水分阈值范围内适度失水植物可启动抗氧化防御体系维护其生理代谢,当叶片水分含量超过水分阈值则代谢紊乱使其抗氧化防御体系丧失功能,细胞膜完整性受损,细胞死亡。因此,阔叶的紫穗槐在风沙流吹袭中极易失水而使其抗氧化防御系统的生理调控能力受限。但紫穗槐发达的根系、较强的繁殖能力、叶片季节更替可能是其适宜风沙环境,成为抗风树种的原因。

本研究表明,逆境环境下植物细胞膜的完整性在维持细胞内环境的稳定性、各种生化反应和细胞内物质和能量代谢的有序性起重要的保护作用,在植物抗逆生长中起重要作用^[31]。在低风速和中风速净风和风沙流短时间吹袭下,紫穗槐通过轻度失水激活抗氧化保护酶系统和提高渗透调节物含量而抑制膜脂过氧化维护膜的完整性而提高了其抗风生长的能力。但大风净风吹袭和风沙流吹袭引发叶片过度失水,加之风沙流吹袭中沙粒对叶片磨蚀导致的物理伤害引发叶片失水加剧。过度失水时生理代谢紊乱而使紫穗槐丧失了抗逆生理调控能力,而使抗氧化保护酶活力下降和渗透调节物含量下降。因此,阔叶的紫穗槐在风沙流吹袭中极易失水而使其抗风沙能力受限,而其较强的抗风沙能力使其成为防风林树种,这与其季节性落叶生活特性能清除受损叶片及较强的繁殖力有关。

参考文献:

- [1] 王印川.紫穗槐及其经济利用价值[J].山西水土保持科技,2003(1):21-23.
- [2] 颜淑云,周志宇,邹丽娜,等.干旱胁迫对紫穗槐幼苗生理生化特性的影响[J].干旱区研究,2011,28(1):139-145.
- [3] 赵建诚,秦柱南,孙超,等.紫穗槐种子萌发对盐旱逆境的生理响应[J].种子,2012,31(5):26-29.
- [4] 赵燕,王辉,李吉跃.水分胁迫对沙地樟子松和紫穗槐生理特性的影响[J].福建林业科技,2014,41(4):7-11.
- [5] 何建社,张利,刘千里,等.岷江干旱河谷区典型灌木对干旱胁迫的生理生化响应[J].生态学报,2018,38(7):2362-2371.
- [6] 张振克,杨运恒.胶东半岛北部沿海现代风沙灾害特点、成因及减灾对策[J].中国沙漠,1992(4):37-43.
- [7] 刘玉章,董光荣,李长治.影响土壤风蚀主要因素的风洞实验研究[J].中国沙漠,1992(4):44-52.
- [8] DELAUNEY A J,VERMA D P S,KRUPA Z.Proline biosynthesis and osmoregulation in plants [J]. The Plant Journal,1993,4(2):215-223.
- [9] BOR M,OZDEMIT F,TURKAN I.The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L.and wild beet *Beta maritima* L. [J].Plant Science,2003,164(1):77-84.
- [10] SAIRAM R K,EAO K V,SRIVASTAVA G C,et al. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration [J].Plant Science,2002,163(5):1037-1046.
- [11] SAIRAM R K,SRIVASTAVA G C,SAXENA D C. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes [J]. Biologia Plantarum,2000,43(2):245-251.
- [12] LUO Y Y,ZHAO X Y,ZHOU R L,et al. Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering [J]. Acta Physiologiae Plantarum,2011,33(1):79-91.
- [13] GUO Y Y,YU H Y,YANG M M,et al. Effect of drought stress on lipid peroxidation, osmotic adjustment and antioxidant enzyme activity of leaves and roots of *Lycium ruthenicum* Murr. Seedling [J]. Russian Journal of Plant Physiology,2018,65(2):244-250.
- [14] 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.
- [15] 周瑞莲,王进,杨淑琴,等.海滨沙滩单叶蔓荆对沙埋的生理响应特征[J].生态学报,2013,33(6):1973-1981.

- [16] 许祥明,叶和春,李国凤.脯氨酸代谢与植物抗渗透胁迫的研究进展[J].植物学通报,2000,17(6):536-542.
- [17] 南江,赵晓英,原慧,等.霸王和木本猪毛菜在遮风和不遮风环境下的表型特征差异[J].生态学报,2014,34(20):5758-5765.
- [18] 赵哈林,李瑾,周瑞莲,等.强风沙流吹袭对樟子松幼苗生长特性及其逆境生理特征的影响[J].生态学杂志,2015,34(4):901-906.
- [19] 赵哈林,李瑾,周瑞莲,等.不同强度净风频繁吹袭对樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) 幼苗光合蒸腾特征的影响[J].生态学报,2017,37(5):1431-1437.
- [20] 管阳,纪永福,张莹花,等.风沙流对梭梭幼苗光合作用的影响[J].甘肃农业大学学报,2018,53(2):108-112.
- [21] 李道明,纪永福,张莹花,等.风沙流胁迫对霸王幼苗生理特征的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(3):103-110.
- [22] 赵哈林,李瑾,周瑞莲,等.强风沙流吹袭对樟子松幼苗生长特性及其逆境生理特征的影响[J].生态学杂志,2015,34(4):901-906.
- [23] 蒋建云,刘博,王旭峰,等.风沙流对南疆棉花生长影响试验分析[J].江苏农业科学,2015,43(6):91-93.
- [24] 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,2003:123-276.
- [25] DRAKIEWICZ M, SKÓRZYŃSKA-POLIT E, KRUPA Z. Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *BioMetals*, 2004, 17(4):379-387.
- [26] SUNDAR D, PERIANAYAGUY B, Reddy A R. Localization of antioxidant enzymes in the cellular compartments of sorghum leaves[J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, 44(2):157-163.
- [27] RETUERTO R, WOODWARD F I. Effects of windspeed on the growth and biomass allocation of white mustard *Sinapis alba* L. [J]. *Oecologia*, 1992, 92(1):113-123.
- [28] NIKLAS K J. Differences between *Acer saccharum* leaves from open and wind protected sites[J]. *Annals of Botany*, 1996, 78(1):61-66.
- [29] 张卫红,刘大林,苗彦军,等.西藏3种野生牧草苗期对干旱胁迫的响应[J].生态学报,2017,37(21):7277-7285.
- [30] 王竞红,张秀梅,陈艾,等.紫穗槐幼苗根系生理特性和解剖结构对 PEG60000 模拟干旱的响应[J].生态学报,2018,38(2):511-517.
- [31] 简令成,王红.逆境植物细胞生物学[M].北京:科学技术出版社,2008.
- [32] 赵哈林,李瑾,周瑞莲,等.玉米幼苗对风沙流强度变化的生理响应[J].应用生态学报,2015,26(1):61-66.
- [33] 裴斌,张光灿,张淑勇,等.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[J].生态学报,2013,33(5):1386-1396.
- [34] 董蕾,李吉跃.植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理[J].生态学报,2013,33(18):5477-5483.

Physiological Response of *Amorpha fruticosa* as Dominating Species for Sand-fixing and Wind-resistance in Coastal to Wind Blowing and Wind Drift Blowing

ZHOU Ruilian, PANG Jinqiang, Song Yu

(School of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264039, China)

Abstract: In this study *Amorpha fruticosa* seedling was used as material. Relative water content (RWC), malondialdehyde (MDA), membrane permeability, proline, soluble sugar, the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and peroxidase (POD) were measured in the leaves of *Amorpha fruticosa* under treatments of different wind speed (6, 9, 12, 15 and 18 m · s⁻¹) and different blowing time (10, 20, 30 and 40 min) by using outdoor portable wind tunnel to understand that physiological response mechanism of it to wind blowing and wind-drift blowing. The results showed that: first, the RWC decreased and membrane permeability increased with increasing of wind speed of wind blowing, wind-drift blowing. The degree of membrane lipid per-

oxidation was negatively correlated with dramatically dropping of RWC and was positively correlated with increasing of membrane permeability. Second, under treatments of wind blowing and wind-drift blowing at wind-speeds with 12, 15, 18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ for 40 min, RWC decreased, but soluble sugar and proline contents increased, especially obvious under the treatment with wind-drift blowing at 18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$. For instance, under wind blowing for 40 min, with decreasing of RWC by 40.3%, the soluble sugar and proline content increased by 28.2%, 13.9%. Whereas, under wind-drift blowing for 40 min, with RWC dropping by 48.3%, the soluble sugar and proline content increased by 41.3%, 61.8%. It presented that the dropping of water content in the leaves of *Amorpha fruticosa* was related negatively to the content of osmotic regulator. Third, the activities of CAT, SOD, POD and MDA content increased with dropping of RWC under wind blowing and wind drift blowing at 12, 15, 18 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$. In addition, with time extension of wind-drift blowing, RWC, MDA content, the activities of SOD and CAT tend to decrease, and at same wind speed, the contents of RWC and MDA, the activities of SOD and CAT were lower under the treatments of wind-drift blowing than those under wind blowing. It indicated that water shortage triggered by wind blowing and wind-drift blowing induced quickly antioxidant defense system and promoted the accumulation of osmotic regulator in the leaves of *Amorpha fruticosa*, which could play an important role in physiological regulation to maintain water balance and protective effects in its resistance wind blowing to growth. The physical damage to leave and intensified dehydration of the leaves caused by wind-drift blowing led to the physiological and metabolic disorders, which reduced the activity of antioxidant protective enzymes and the content of osmolytes. Therefore, it was limit ability of physiological regulation for *Amorpha fruticosa* to adapt to strong wind blowing and wind-drift blowing. *Amorpha fruticosa* has strong reproduction and growth ability, which could be a reason why it became a dominant tree species in sand-fixing and wind-resistant.

Keywords: sand-fixing and wind-resistance; *Amorpha fruticosa*; antioxidant defense system; osmotic regulator; physiological mechanism of resistance to wind blowing

(责任编辑 李维卫)