

土壤水分胁迫对冬小麦叶片渗透调节及叶绿体超微结构的影响

武玉叶¹, 李德全²

(1 山东泰安市农业科学研究所, 山东 泰安 271000; 2 山东农业大学生命科学院, 山东 泰安 271018)

摘要: 土壤水分胁迫下, 抗旱性强的小麦品种昌乐 5 号、北农 2 号与抗旱性弱的济南 13、鲁麦 5 号相比, 渗透调节能力高 0.41~0.60 MPa, 相对含水量少降 6.39~10.74 个百分点, 叶水势少降 0.19~0.63 MPa。水分胁迫使小麦叶片光合能力下降, 水分胁迫全过程下降平均百分数, 抗旱性强的品种比抗旱性弱的品种光合速率少降 17.7%~22.5%; 气孔导度少降 21.06%~23.75%。小麦叶肉细胞叶绿体的超微结构发生变化且随水分胁迫的加重而加剧, 但变化程度与小麦的抗旱性及渗透调节能力成负相关。胁迫导致叶绿体外形变圆, 类囊体肿胀, 片层间距加大, 基质片层模糊, 最终叶绿体解体。

关键词: 土壤水分胁迫; 渗透调节; 冬小麦叶绿体超微结构

中图分类号: S318, S512.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2001)02-0087-07

渗透调节是植物忍耐干旱机制所必须的基本过程, 而光合作用是受水分胁迫影响最明显的生理过程之一, 上官周平研究表明, 渗透调节能力较强的小麦品种在干旱下能维持相对较高的光合速率、光系统光化学活性以及 RuBP 羧化酶活性等^[1,2], 但由于光合作用中光能的吸收、电子传递、还原能力的形成和初次光合产物的合成都与叶绿体的结构有关, 因此, 不少学者对叶绿体的超微结构在干旱过程中变化进行了研究, 其中有报道渗透胁迫下小麦幼苗叶肉细胞超微结构变化与抗旱性成正相关^[3], 但关于土壤水分胁迫下小麦灌浆期叶片叶绿体超微结构变化与抗旱性及渗透调节的关系至今未见报道。本文选用抗旱性强弱不同的小麦品种观察其在不同程度土壤水分胁迫下叶绿体的超微结构变化与抗旱性及渗透调节的关系, 为小麦抗旱机理的研究提供细胞学依据。

1 材料和方法

1.1 材料处理

1.1.1 供试小麦品种 选用抗旱性强的冬小麦品种昌乐 5 号(C5)、北农 2 号(B2)和抗旱性弱的济南 13(J13)和鲁麦 5 号(L5)为试材。

1.1.2 处理水平 本试验共分 3 个处理水平: (1)对照(ck) 75%~80%(占土壤最大持水量的百分数), (2)中度水分胁迫(T₁) 40%~45%, (3)严重水分胁迫(T₂) 30%~35%。

收稿日期: 2000-02-29

基金项目: 国家自然科学基金和教育部高校骨干教师计划基金项目资助

作者简介: 武玉叶(1971-), 女, 硕士, 主要从事植物环境生理研究工作; 李德全为通讯作者。

1.1.3 水分胁迫处理方式 从拔节初期开始控制水分至灌浆期各项生理指标测定, 每盆土壤中的水量用称重法控制, 于每天下午5:00 向盆内补充水分, 补水时减去植株的重量。

1.1.4 材料处理 1996~1997年度在山东农业大学网室进行。1996年10月3日将精选种子播于玻璃钢盆, 盆直径(内径)20 cm, 高25 cm, 每盆装肥沃大田表土7.93 kg(烘干重), 同时测量土壤最大持水量。每盆播种15粒, 每个品种进行3个水分处理, 每个处理重复3次。待小麦出苗后长至三叶期定苗至8株/盆。土壤相对含水量保持75%~80%, 待小麦拔节期置遮雨棚内开始干旱处理。处理方式及水平如上所述。从拔节期开始控水到灌浆期各项生理指标测定。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 叶片相对含水量 参照山东农学院和西北农学院合编的《植物生理实验指导》进行, 取5次重复平均值。

1.2.2 叶片水势测定 采用3005型压力室测定, 取5次重复平均值。

1.2.3 渗透调节能力测定 叶片饱和和渗透势的测定采用冰点降低法。渗透调节能力计算按Ludlow(1980)的方法计算。即同处理组对照的饱和和渗透势3次重复平均值减去处理饱和和渗透势3次重复平均值得到的数值。

1.2.4 叶片气体交换参数测定 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(E)等参数由英国产便携式光合气体分析系统(LCA-3型)测定, 取10次重复平均值。

1.2.5 叶绿体超微结构观察 取水分胁迫下灌浆期小麦旗叶, 材料前处理及超微结构观察在山东农业大学遗传所电镜室内完成。

2 结果与分析

2.1 土壤水分胁迫对灌浆期小麦叶片水分状况的影响

叶片水势和相对含水量是反映植物水分状况的两个基本参数。从表1看出, 小麦叶片水势和相对含水量随土壤水分胁迫加重而下降。正常供水下, 品种间叶片水势、相对含水量差异不大。中度到严重水分胁迫下品种间两参数变化明显。其中处理的相对含水量与对照相比, 下降大小顺序为: 中度水分胁迫下, 济南13>鲁麦5号>北农2号>昌乐5号, 济南13失水最严重, 下降16.98%, 昌乐5号最轻下降9.13%。北农2号、昌乐5号比济南13、鲁麦5号少降6.39~7.85个百分点。严重水分胁迫下, 其大小顺序稍有差异为: 鲁麦5号>济南13>北农2号>昌乐5号。北农2号、昌乐5号比济南13、鲁麦5号少降7.47~10.74个百分点。2个水分胁迫处理共同点是昌乐5号、北农2号比济南13、鲁麦5号有更大的保水能力, 而昌乐5号与北农2号、济南13与鲁麦5号两两之间变化不大。品种间叶水势的变化与相对含水量基本一致(表1), 中度水分胁迫下, 昌乐5号、北农2号比济南13、鲁麦5号少降0.19 MPa~0.38 MPa, 严重水分胁迫下少降0.42 MPa~0.63 MPa。

2.2 土壤水分胁迫下灌浆期小麦叶片的渗透调节作用

为揭示品种间在同等水分胁迫下失水程度的差异机制, 测定了叶片的渗透调节能力。试验结果表明(表2): 随土壤水分胁迫加剧, 小麦叶片 Ψ_s^{100} 下降, $\Delta\Psi_s^{100}$ 增加。品种间比较,

中度胁迫下, $\Delta\Psi_S^{100}$ 值是: 昌乐 5 号> 北农 2 号> 济南 13> 鲁麦 5 号; 严重胁迫下为: 昌乐 5 号> 北农 2 号> 鲁麦 5 号> 济南 13。4 个品种中, 济南 13 在中度水分胁迫时 $\Delta\Psi_S^{100}$ 为 0. 545 MPa, 而严重水分胁迫下降为 0. 295 MPa。其余 3 个品种都在严重胁迫下达最大。两个水分胁迫处理, 昌乐 5 号、北农 2 号的 $\Delta\Psi_S^{100}$ 都显著高出济南 13、鲁麦 5 号。并且前二者比后二者高 0. 410 MPa~ 0. 604 MPa。说明昌乐 5 号、北农 2 号有更强的渗透调节能力, 与前面品种间相对含水量、水势变化相对应。这可能是水分胁迫下, 昌乐 5 号、北农 2 号有很强的渗透调节能力, 从而维持了更高的相对含水量和组织水势。

表 1 土壤水分胁迫对小麦叶片水势和相对含水量的影响

品 种	项 目	对 照	中度水分胁迫	严重水分胁迫
昌乐 5 号	相对含水量(%)	91. 80±3. 67	83. 42±2. 78	75. 43±1. 76
	比对照下降百分数(%)		9. 13	17. 83
	水势(- MPa)	0. 42±0. 02	1. 32±0. 05	1. 93±0. 04
	比对照下降绝对值		0. 90	1. 51
北农 2 号	相对含水量(%)	93. 61±3. 10	84. 24±0. 23	76. 35±2. 34
	比对照下降百分数(%)		10. 00	18. 44
	水势(- MPa)	0. 62±0. 03	1. 42±0. 04	2. 24±0. 05
	比对照下降绝对值		0. 800	1. 62
济南 13	相对含水量(%)	95. 47±4. 10	79. 26±2. 00	70. 73±1. 57
	比对照下降百分数(%)		16. 98	25. 91
	水势(- MPa)	0. 55±0. 01	1. 64±0. 05	2. 69±0. 06
	比对照下降绝对值		1. 09	2. 14
鲁麦 5 号	相对含水量(%)	95. 83±4. 09	80. 12±1. 98	68. 45±2. 43
	比对照下降百分数(%)		16. 39	28. 57
	水势(- MPa)	0. 50±0. 02	1. 68±0. 04	2. 54±0. 06
	比对照下降绝对值		1. 18	2. 04

表 2 土壤水分胁迫对小麦叶片饱和渗透势和渗透调节能力的影响

品 种	项目	对照	中度水分胁迫	严重水分胁迫	平均
昌乐 5 号	Ψ_S^{100}	- 1. 095	- 1. 918	- 2. 200	
	$\Delta\Psi_S^{100}$	0	0. 823	1. 110	0. 967
北农 2 号	Ψ_S^{100}	- 1. 235	- 1. 952	- 2. 177	
	$\Delta\Psi_S^{100}$	0	0. 717	0. 942	0. 830
济南 13	Ψ_S^{100}	- 1. 468	- 2. 013	- 1. 763	
	$\Delta\Psi_S^{100}$	0	0. 545	0. 295	0. 420
鲁麦 5 号	Ψ_S^{100}	- 1. 598	- 1. 922	- 2. 004	
	$\Delta\Psi_S^{100}$	0	0. 320	0. 406	0. 363

2. 3 土壤水分胁迫下灌浆期小麦叶片渗透调节与叶片气体交换参数的关系

图 1 表明: 随土壤水分胁迫加重, 气体交换参数中光合速率(P_n)、气孔导度(G_s) 明显下

降, 品种间下降程度不同。叶片光合速率下降的百分数品种间变化大小顺序与水势、相对含水量变化基本一致。即: 鲁麦 5 号> 济南 13 (济南 13> 鲁麦 5 号)> 北农 2 号> 昌乐 5 号, 北农 2 号、昌乐 5 号与济南 13、鲁麦 5 号之间差异显著, 二水分胁迫处理下降百分数, 前二者比后二者低 17.72%~22.53%。气孔导度在品种间变化与光合速率一致。二水分胁迫处理气孔导度下降百分数昌乐 5 号、北农 2 号比济南 13、鲁麦 5 号低 21.26%~23.15%。说明抗旱性强小麦品种昌乐 5 号、北农 2 号比济南 13、鲁麦 5 号叶片保持了较高的光合速率和气孔导度。目前判断光合速率下降是否受非气孔因素限制依据是光合速率和气孔导度下降与细胞间隙 CO_2 浓度的变化呈相反趋势。本试验结果表明(图 1), 水分胁迫下, 所有品种 Ci 先下降后上升, 表明水分胁迫影响了叶肉细胞光合活性。但严重胁迫下, Ci 上升幅度不同, 其中, 昌乐 5 号、北农 2 号略微升高, 分别高出对照 1.83% 和 1.78%, 而济南 13、鲁麦 5 号高出 6.42% 和 8.63%。说明土壤水分胁迫下, 昌乐 5 号、北农 2 号比济南 13、鲁麦 5 号保持了较高的叶肉细胞光合活性。

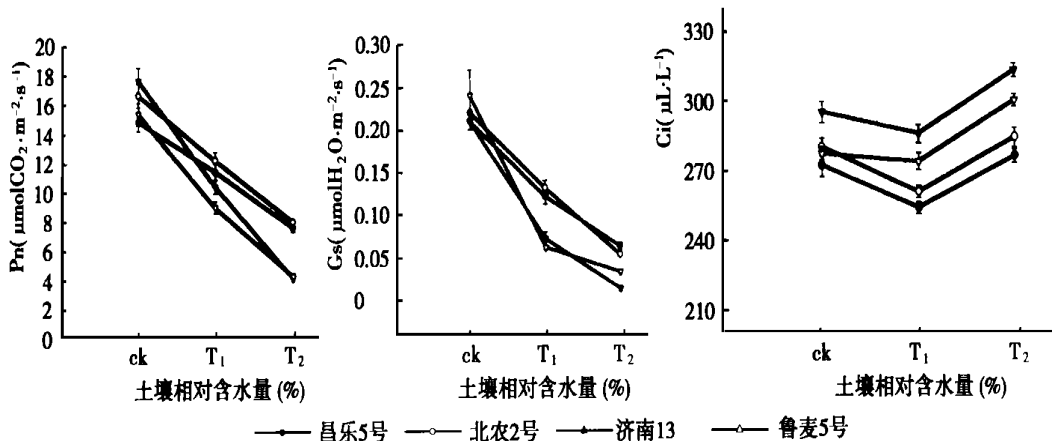


图 1 土壤水分胁迫对小麦叶片气体交换参数的影响

2.4 土壤水分胁迫对灌浆期小麦叶片叶绿体超微结构的影响

正常水分条件下, 参试的 2 个抗旱性不同的小麦品种昌乐 5 号、鲁麦 5 号超微结构基本一致如图 2- A~F, 叶肉细胞呈长方形, 其中叶绿体紧贴细胞壁单行排列, 呈椭圆状。叶绿体膜平滑, 靠近细胞壁的一面较平直, 面向中央液泡的一面凸起, 内部基粒类囊体丰富, 片层结构发达, 排列整齐, 并且基粒类囊体和基质类囊体的排列方向与叶绿体长轴基本平行。类囊体之间充满着中等电子密度的介质。内中可见淀粉粒。说明此叶肉细胞发育良好, 结构完整, 具有正常光合作用功能。

中度土壤水分胁迫条件下, 抗旱性不同的 2 个小麦品种其叶肉细胞超微结构与对照相比分别发生了不同程度的变化(图 2- G~L)。抗旱性强的昌乐 5 号, 除个别叶绿体离开细胞壁外, 绝大多数仍紧靠细胞壁。但与细胞壁的相邻面积减少, 叶绿体长度与宽度的比值减小, 近似圆球状, 基粒类囊体肿胀, 且发生弯曲, 有的类囊体的排列方向不再与叶绿体的长轴平行。基质片层模糊, 叶绿体膜不平滑。抗旱性弱的鲁麦 5 号品种叶绿体已离开细胞壁, 与昌乐 5 号相比, 叶绿体膜及类囊体膜已变得模糊不清, 并且类囊体膜互相粘连, 间距加大, 有的类囊体已解体。基质片层大部分溶解, 基质中出现较大的透明腔。

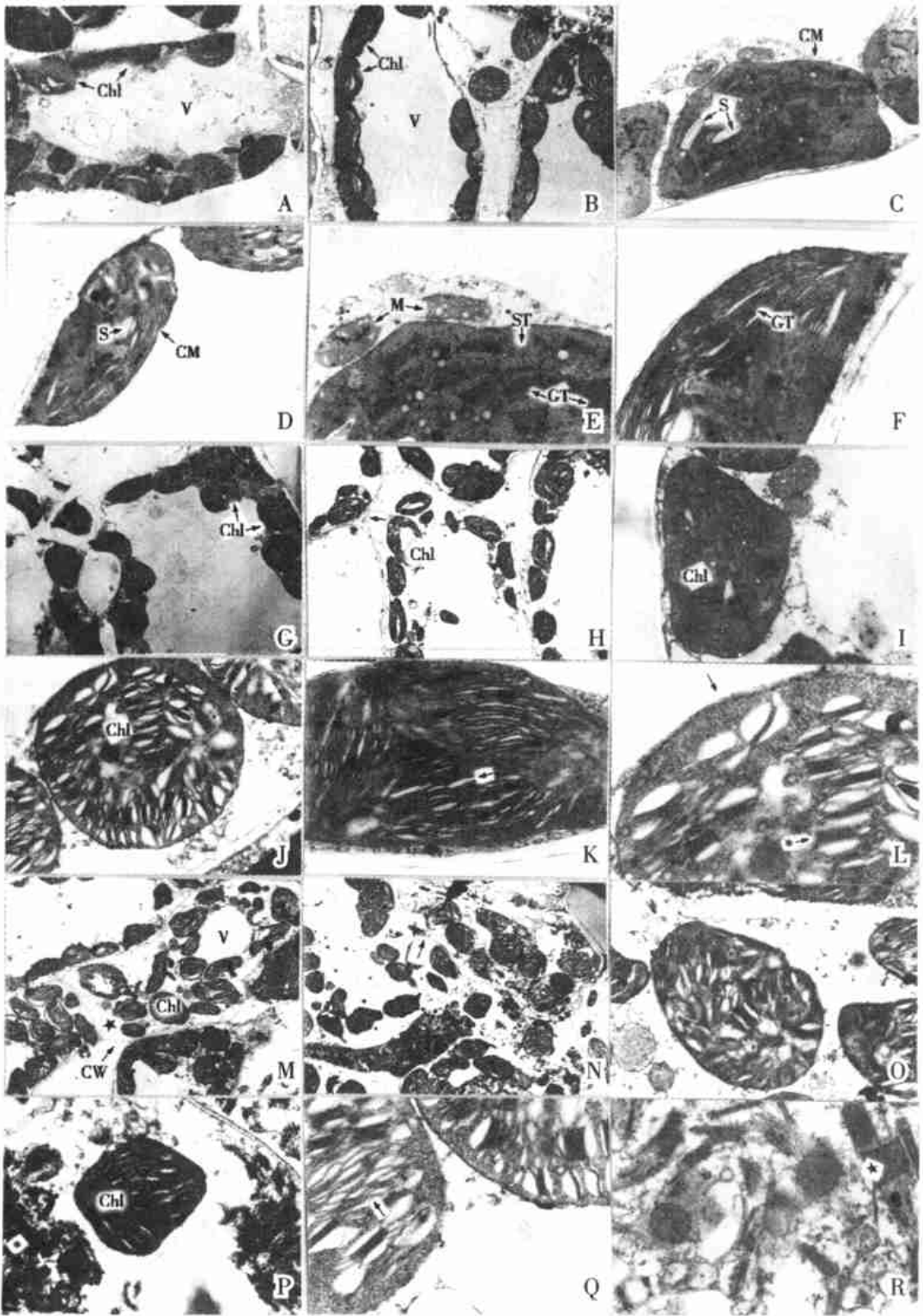


图 2 土壤水分胁迫下灌浆期小麦叶片叶绿体超微结构图

严重土壤水分胁迫下, 2 个小麦品种的超微结构较中度水分胁迫时的变化更加剧烈(图 2 - M~ R)。昌乐 5 号细胞发生质壁分离, 叶绿体挤入细胞中央, 叶绿体膜模糊不清, 类囊体肿胀至溶解, 散布在基质中, 而鲁麦 5 号细胞已破裂, 内溶物溢出, 多数叶绿体溶解散乱在介质中。

以上试验结果说明, 渗透调节能力强、抗旱性强的小麦品种比渗透调节能力弱、抗旱性弱的品种对水分胁迫的敏感性小, 在一定程度土壤水分胁迫下, 叶绿体超微结构受损伤程度小, 从而为光合作用的较正常进行打下细胞学基础。

3 讨论

本试验结果表明, 土壤水分胁迫下小麦叶肉细胞叶绿体的超微结构发生变化。水分胁迫越重, 变化越大, 这与许振柱在小麦上、韩善华在油菜中的观察结果一致^[4,5]。从本试验的结果还看出, 叶绿体及类囊体的膜对土壤水分胁迫最敏感。据 Levitt 和 Paljakoff Maybe 推测, 干旱引起叶绿体活性下降, 很可能是由于叶绿体中膜蛋白变性, 进而导致类囊体破坏所致。本文结果不仅说明土壤水分胁迫的确能引起叶绿体类囊体肿胀, 在严重土壤水分胁迫下, 它还会使类囊体进一步泡状化和逐渐解体, 最终叶绿体被膜破裂和基质外溢, 使叶绿体完全丧失活性。作为光合器官的叶绿体受到伤害, 必须导致光合速率下降。

水分胁迫对细胞超微结构的影响, 与植物体内许多代谢和抗旱性相关。本文结果表明, 中度与严重水分胁迫下, 抗旱性强弱不同的小麦品种随土壤水分胁迫的变化, 叶绿体的超微结构发生了不同程度的变化。并发现变化程度与其抗旱性及渗透调节能力成负相关。两种水分胁迫处理都是渗透调节能力强、抗旱性强的昌乐 5 号对水分胁迫不敏感, 变化轻, 而渗透调节能力弱的鲁麦 5 号品种对水分胁迫敏感, 变化大。有资料表明^[6-8], 一些因子能保持或保护干旱下细胞膜、其他细胞组分及细胞器在细胞中的排列, 这些因子包括作为水的替代物的糖类、渗透调节物质和一些保护蛋白。我们认为在土壤水分胁迫下抗旱性强、渗透调节能力强的 wheat 品种主动积累小分子渗透物质, 不仅在一定程度上减弱水分丧失, 还对细胞内膜系统起保护作用, 对水分胁迫下细胞结构的维持起很大作用。

参考文献:

- [1] 上官周平, 陈培元. 水分胁迫对小麦叶片光合作用的影响及其与抗旱性的关系[J]. 西北植物学报, 1990, 10(1): 1- 7.
- [2] 上官周平, 陈培元. 土壤干旱对小麦叶片渗透调节作用和光合作用的影响[J]. 华北农学报, 1989, 4(4): 44- 49.
- [3] 姚娅琴, 汪沛洪, 胡东维, 等. 水分胁迫下小麦叶肉细胞超微结构变化与抗旱性的关系[J]. 西北植物学报, 1993, 13(1): 16- 20.
- [4] 韩善华. 油菜叶绿体在干旱处理过程中的超微结构变化[J]. 作物学报, 1991, 17(4): 310- 313.
- [5] 许振柱, 于振文, 董庆裕, 等. 水分胁迫对冬小麦旗叶细胞质膜及叶肉细胞超微结构的影响[J]. 作物学报, 1997, 23(3): 370- 375.
- [6] Crowe J H, Crowe L M, Carpenter J F, *et al.* Interaction of sugars with membranes[J]. *Biochimica et Biophys-*

ica Acta Membranes Reviews, 1998, 947: 367– 384.

- [7] Close T J. Dehydrin: the protein[A] . In: Close T J, Bray E A, eds. Plant response to cellular dehydration during environmental stress[M] . Rockville M D: American Society of Plant Physiologists, 1993. 104– 118.
- [8] Ingram V, Bartels D. The molecular basis of dehydration tolerance in plants[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1996, 47: 377– 403.

Effects of Soil Water Stress on Osmotic Adjustment and Chloroplast Ultrastructure of Winter Wheat Leaves

WU Yu-ye¹, LI De-quan²

(1Taian Institute of Agricultural Sciences, Taian 271000, China;

2 College of Life Science, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China)

Abstract: Under soil water stress, osmotic adjustment ability of wheat cultivars with strong drought-resistant was 0.41MPa – 0.60MPa stronger than that of wheat cultivars with weak drought-resistant. Dropping percentage of relative water content and dropping value of water potential were 6.39 – 10.74 percentage point and 0.19MPa– 0.63MPa less than that of weak drought resistant cultivars. Meanwhile, Photosynthetic capacity was inhibited under soil water stress. However, the degree of inhibition of photosynthetic rate and stomatal conductance of strong drought-resistant cultivars were 17.7% – 22.5% and 21.06% – 23.75% less than that of weak drought-resistant cultivars, respectively. Ultrastructure changes of wheat mesophyll cell chloroplast of 2 cultivars were examined under soil water stress. The more severe the soil water stress was, the greater the changes of chloroplast ultrastructure were. The changes were negative correlation with cultivars' drought-resistant and osmotic adjustment ability. The morphology of chloroplast under soil water stress changed into circular. Thylakoid of chloroplast became swollen, matrix lamella became obscure, ultimately, the chloroplast were disintegrated.

Key words: Soil water stress; Osmotic adjustment in winter wheat leaf; Chloroplast ultrastructure