

水分胁迫对不同紫花苜蓿品种幼苗生长特性和根系 ABA 含量的影响

李跃 万里强* 李向林 毕舒怡 黄海燕 栗振义 曹婧

(中国农业科学院 北京畜牧兽医研究所,北京 100193)

摘要 为探讨水分胁迫对3个紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)品种的生长特性和根系 ABA 浓度的影响,在温室可控条件下,采用盆栽停水法设置轻度(停水 7 d)、中度(停水 14 d)和重度(停水 21 d)3个水分胁迫水平,对教汉、中苜 1 号和三得利 3 个紫花苜蓿品种进行处理,并分别测量叶片水势、相对含水量、气孔导度、根系 ABA 含量、地上生物量、根冠比及 F_v/F_m 。结果表明:随着水分胁迫程度增加,紫花苜蓿的地上生物量、 F_v/F_m 、叶水势、叶片相对含水量和气孔导度下降,根冠比和根系 ABA 含量升高。品种间的地上生物量和根系 ABA 含量差异显著($P < 0.05$), F_v/F_m 和根冠比无显著差异($P > 0.05$);教汉和三得利的气孔导度和土壤体积含水量呈线性正相关,中苜 1 号则是二项式相关;3 个紫花苜蓿品种的气孔导度与叶水势以及气孔导度与 ABA 含量皆呈指数相关。3 个品种对水分胁迫的响应存在显著差异,中苜 1 号的抗旱性最强,其地上生物量和根系 ABA 含量最高,教汉次之,三得利最弱。

关键词 紫花苜蓿;水分胁迫;脱落酸;气孔导度;叶水势;根冠比

中图分类号 S551+.7

文章编号 1007-4333(2017)10-0075-09

文献标志码 A

Effects of water stress on the growth characteristics and root ABA content of alfalfa

LI Yue, WAN Liqiang*, LI Xianglin, BI Shuyi, HUANG Haiyan, LI Zhenyi, CAO Jing

(Institute of Animal Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

Abstract The aim of this study was to investigate the effects of water stress on growth characteristics and root ABA content in three alfalfa varieties, which were treated by withholding water in pots under controlled conditions. Pot experiments were conducted in the greenhouse to determine the effects of water stress on alfalfa. Water stress was imposed by withholding water 7 d (mild drought), 14 d (moderate drought) and 21 d (severe drought). Leaf water potential, relative water content, stomatal conductance, root ABA content, shoot biomass, root/shoot ratio and F_v/F_m were measured. Generally, shoot biomass, F_v/F_m , leaf water potential, RWC and stomatal conductance tended to decrease as water stress increased; On the contrary, ABA content and root/shoot ratio (R/S) tended to increase. The differences of shoot biomass and root ABA content between the varieties were significant ($P < 0.05$), but the difference of F_v/F_m and R/S between the varieties were not significant ($P > 0.05$). In addition, by regression analysis, the linear correlations were found between soil water content and stomatal conductance in Aohan and Sanditi, and binomial correlation in Zhongmu NO. 1; Correlation of indices was found between stomatal conductance and water potential, and the same between stomatal and ABA content. The responses of 3 alfalfa varieties to water stress were significantly different. Zhongmu No. 1, which presented the highest shoot biomass and root ABA content among the 3 varieties, was most tolerant to drought, followed by Aohan and Sanditi.

Keywords alfalfa; water stress; abscisic acid; stomatal conductance; leaf water potential; root/shoot ratio

收稿日期: 2016-11-24

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31372370); 国家牧草产业技术体系项目(CARS-35-12)

第一作者: 李跃, 博士研究生, E-mail: liyue_s@163.com

通讯作者: 万里强, 研究员, 主要从事牧草生理生态研究, E-mail: wanliqiang@caas.cn

紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)因其高产和营养丰富,尤其是蛋白质含量高,被誉为“牧草之王”,是世界上广泛种植的牧草^[1],近年来在中国的种植面积也在不断增长。紫花苜蓿的茎秆还可用来生产酒精,具有成为能源植物的潜力^[2]。然而,干旱对苜蓿种植造成了极大的威胁,干旱胁迫使苜蓿叶片的气孔导度下降,光合作用受到抑制,生长变得缓慢甚至停止,牧草产量及其营养组分受到明显影响^[3]。因此,研究紫花苜蓿对的水分胁迫的响应机制很重要,既可以帮助人们理解苜蓿的抗旱机制,又可以为苜蓿耐旱育种以及发展高效节水耐旱苜蓿生产技术提供理论依据。ABA的应旱机制研究在除了紫花苜蓿以外的其他诸多植物物种中都取得了丰硕的研究成果,然而由于ABA对植物生长的调控行为是存在种间差异的,如Liang等^[4]发现 $10\ \mu\text{mol/L}$ 的ABA可以抑制拟南芥和莴苣的侧根发生,但是却能增加紫花苜蓿等豆科植物的侧根数,因此苜蓿中ABA的应旱机制也可能不同于其他物种。

ABA被认为是胁迫激素,能够提高作物对多种生物和非生物胁迫的抗性,这一点已经在拟南芥^[5-7]、玉米^[8-9]、番茄^[10-12]和烟草^[13-15]中通过突变体得到了证实。在水分胁迫早期拟南芥、玉米、水稻、烟草和番茄等植物的根系、木质部汁液和叶片中ABA积累并作用于气孔,使气孔关闭,降低水分的蒸腾散失,维持机体水分状态的平衡,从而提高对水分胁迫的抗性^[16-17]。以往有关苜蓿抗旱性的研究主要集中在植物形态变化^[18]、渗透胁迫物质^[19]以及过氧化物清除系统^[20]对水分胁迫的响应等方面,对苜蓿在干旱下ABA代谢进行的研究相对较少。韩瑞宏等^[21]采用称重控水法对抗旱性强弱不同的紫花苜蓿进行干旱处理,对干旱胁迫下紫花苜蓿叶片激素动态进行了研究,但该研究未涉及根系ABA的浓度变化。任敏等^[22]虽然对水分胁迫下的苜蓿根系和叶片ABA水平的都进行了研究,但采用的是将苜蓿根系完全暴露在空气中的方法,用这种方法模拟的水分胁迫过程仅能持续数小时,与自然的水分胁迫发生时间相去甚远,因此试验结果与实际情况可能存在较大差异。相比之下,近年来普遍采用的停水法^[23]不仅操作简单,而且在效果上更接近自然干旱,得到的试验结果也更具参考价值。有关停水干旱处理对紫花苜蓿生长、水分生理参数以及ABA含量影响的研究较少。本试验旨在研究停水法干旱处理对紫花苜蓿生长特性和根系ABA含量的影响,同时对苜蓿气孔导度与叶水势以及气孔导

度和根系ABA水平之间的关系进行初步探索,以期为构建ABA相关的苜蓿逆境生理生态学理论及苜蓿耐旱品种的选育提供参考。

1 材料与方法

1.1 品种及育苗

紫花苜蓿品种为敖汉、中苜1号和三得利,均来自北京畜牧兽医研究所草地生态研究室。将供试紫花苜蓿种子用75%乙醇浸泡30 s,之后再用0.1%升汞溶液消毒3 min,蒸馏水漂洗3次,最后将种子转移至培养皿内的双层滤纸上,使滤纸保持湿润,并在25℃恒温培养箱中催芽。将盛有蛭石和珍珠岩(体积比为2:1)的塑料花盆(直径15 cm,高20 cm)用塑料袋套紧盆口,并均匀的钻取4个直径5 mm的孔洞,待苜蓿种子长出5 mm的胚根后,将其移植到花盆的孔洞中,每个孔洞移植2粒种子,每盆共移植8粒种子,套袋可以防止培养基质中的水分过快蒸发。然后将盆栽放在25℃的温室内培养,光照周期为16 h光照,8 h黑暗。移植后的第1周用清水浇灌,之后每周用500 mL营养液浇灌1次。4周后每盆定苗4株苜蓿,继续培养8周后用于试验。

1.2 试验设计

研究采用停水处理的方法模拟水分胁迫环境,每个品种的紫花苜蓿均设置4个处理水平,即对照不停水(基质含水率为40%),重度胁迫最先停水并持续21 d(基质最终含水率为0.5%),依次中度胁迫停水14 d(基质最终含水率为5%),然后轻度胁迫停水7 d(基质最终含水率为10%)^[23]。每个处理水平重复3盆苜蓿植株。试验时苜蓿处于分枝期,进行处理之前,先向盆栽中浇灌1 L清水,使所有盆栽的基质均处于水饱和状态,然后进行停水处理,达到相应的停水天数后各个处理同时取样,并测量植株的叶片气孔导度、叶水势、叶片相对含水量、叶绿素荧光、地上生物量和根系ABA浓度。

1.3 测量方法

叶片相对含水量的测量采用Antolín等^[24]的方法,将植株最顶端完全展开的叶片摘下,共摘取12片复叶,称重为 W_1 ;然后将叶片用湿润的纱布包裹复水半小时后称重为 W_2 ;最后将叶片用65℃烘箱烘干,称其干重为 W_3 。叶片相对含水量(RWC) = $(W_2 - W_1) / (W_2 - W_3)$ 。叶水势测量采用psypro水势测量系统(Beijing Channel Scientific Instruments Co., Ltd.),对不同水分胁迫处理的植株最顶端完全展开的叶片进行测量。气孔导度测量采用Leaf

Porometer 气孔导度测量仪 (Decagon Devices, Inc., USA), 同样是测量植株最顶端完全展开的叶片。地上生物量的测量在叶片相对含水量、叶水势和气孔导度测量完毕后进行, 将植株齐根剪下并迅速称重并记录, 将根系小心的与盆土剥离, 清水洗净, 滤纸吸干表面水分后称重。植株地上部和根系在 110 °C 中杀青 0.5 h, 之后在 65 °C 烘箱中烘干 48 h 至恒重。叶绿素荧光 F_v/F_m 值的测量采用 OS-30P+植物胁迫测量仪 (Opti-Sciences Inc., USA)。土壤体积含水量用土壤水分测量仪 (Delta-T Devices Ltd., UK) 测定。

根系 ABA 含量的测量采用酶联免疫法^[25], 胁迫处理结束后将苜蓿根从盆栽中小心取出, 洗净, 用滤纸吸干表面水分后立即投入液氮中, 然后送到中国农业大学农学与生物技术学院测量。ABA 抽提和检测过程简述如下: 取 0.5 g 样品于研钵中, 加入样品提取液 4 mL (80% 甲醇) 研磨, 研磨匀浆转移至离心管中 4 °C 下提取 4 h, 然后 4 000g 离心 15 min, 取上清。所得上清液过 C-18 固相萃取柱, 经氮气吹干, 再加 2 mL 磷酸缓冲液重悬。然后用间接酶联免疫吸附法测定 ABA 含量, 具体检测流程参照张

炜等^[25]的报道。

1.4 数据分析

试验测量所得的数据使用 SAS 8.0 软件中的 ANOVA 程序进行差异显著性分析, 用 Excel 2007 软件进行线性回归分析并制作相关的图表。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对紫花苜蓿生长的影响

与充分供水相比, 水分胁迫显著抑制紫花苜蓿的生长, 表现为地上生物量下降、根冠比增加、PS II 最大光化学效率下降。水分胁迫程度越高, 生长受到的影响越大, 3 个品种的紫花苜蓿表现趋势一致, 但受胁迫程度不同。轻度水分胁迫下, 中苜 1 号的地上生物量下降幅度最小, 为 7.27%, 敖汉和三得利的下降幅度较大, 分别为 20.35% 和 28.58%。中度胁迫下, 敖汉、中苜 1 号和三得利的地上生物量下降幅度分别为 24.76%, 8.84% 和 41.19%, 依然是中苜 1 号下降幅度最小, 敖汉次之, 三得利下降幅度最大。重度胁迫时, 敖汉、中苜 1 号和三得利的地上生物量下降幅度分别为 24.55%, 25.16% 和 49.88%, 三得利的下降幅度仍然最大 (表 1)。

表 1 水分胁迫对地上生物量、根冠比和 PS II 最大光化学效率的影响

Table 1 Effects of water stress on shoot biomass, R/S and F_v/F_m

品种 Variety	处理 Treatment	地上生物量/(g/m ²) Biomass of shoot	根冠比 R/S	PS II 最大光化学效率 F_v/F_m
敖汉 Aohan	对照 Control	85.47±17.24 a	0.49±0.06 b	0.813±0.004 a
	轻度干旱 Mild drought	68.08±5.85 a	0.65±0.19 ab	0.807±0.010 ab
	中度干旱 Moderate drought	64.31±21.57 a	0.48±0.01 b	0.789±0.017 bc
	重度干旱 Severe drought	64.49±15.86 a	1.04±0.50 a	0.778±0.010 c
中苜 1 号 Zhongmu No. 1	对照 Control	110.31±26.18 a	0.45±0.20 b	0.795±0.005 a
	轻度干旱 Mild drought	102.29±52.58 a	0.52±0.02 b	0.797±0.003 a
	中度干旱 Moderate drought	100.56±16.67 a	0.66±0.12 ab	0.784±0.014 ab
三得利 Sanditi	对照 Control	90.59±35.48 a	0.46±0.36 a	0.780±0.005 a
	轻度干旱 Mild drought	64.69±22.94 ab	0.47±0.25 a	0.792±0.004 a
	中度干旱 Moderate drought	53.28±16.65 ab	0.56±0.35 a	0.792±0.016 a
	重度干旱 Severe drought	45.40±6.12 b	0.59±0.04 a	0.779±0.009 a
敖汉		70.59±16.54 B	0.66±0.33 A	0.79±0.020 A
中苜 1 号		98.93±28.80 A	0.63±0.20 A	0.79±0.010 A
三得利		63.49±26.46 B	0.52±0.25 A	0.79±0.010 A

注: 相同列数据后标注不同的小写字母表示同一品种不同水分胁迫处理之间的差异显著 ($P < 0.05$), 标注不同的大写字母表示不同品种之间的差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column mean significant difference between the treatments ($P < 0.05$); Different uppercase letters in the same column mean significant difference between the varieties ($P < 0.05$). The same below.

在轻度和中度水分胁迫下,3个品种的根冠比和PSⅡ最大光化学效率与对照差异均不显著。重度水分胁迫下,敖汉和中苜1号的根冠比显著高于对照($P < 0.05$),PSⅡ最大光化学效率显著低于对照($P < 0.05$);而三得利的根冠比和PSⅡ最大光化学效率与对照仍无显著差异($P > 0.05$)。3个品种之间的根冠比和PSⅡ最大光化学效率均差异不显著。

2.2 水分胁迫对紫花苜蓿水分生理参数和ABA含量的影响

水分胁迫对紫花苜蓿叶水势的影响见图1,随着水分胁迫的增强,叶水势逐渐下降。然而轻度水分胁迫对敖汉和三得利紫花苜蓿的叶水势未产生明显影响;中度和重度水分胁迫下,敖汉和三得利苜蓿的叶水势显著低于对照($P < 0.05$),其中敖汉苜蓿的叶水势分别下降了42%和62%,三得利苜蓿的叶水势分别下降了33%和72%;中苜1号在轻度、中度和重度水分胁迫下的叶水势分别下降了16%、52%和67%,均显著低于对照($P > 0.05$)。

对含水量则显著低于对照($P < 0.05$),敖汉和三得利与对照的差异仍不显著($P > 0.05$);重度胁迫下中苜1号的相对含水量最低,三得利居中,敖汉最高,且中苜1号和三得利的叶片相对含水量均显著低于对照($P < 0.05$),敖汉的叶片相对含水量与对照的差异仍然不大。

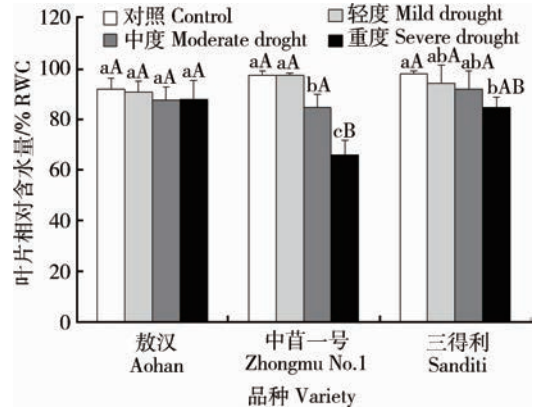


图2 水分胁迫对叶片相对含水量的影响

Fig. 2 Effects of water stress on relative water content of leaf

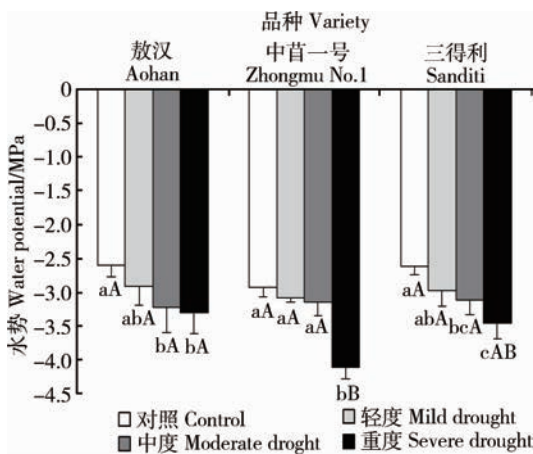


图1 水分胁迫对叶水势的影响

Fig. 1 Effects of water stress on leaf water potential

标注不同的小写字母表示同一品种不同水分胁迫处理之间的差异显著($P < 0.05$);不同的大写字母表示相同水分胁迫处理下不同品种之间的差异显著($P < 0.05$)。下图同。

Different lower-case letters mean significant difference between the treatments ($P < 0.05$). Different upper-case letters mean significant difference between the varieties under the same water stress treatment ($P < 0.05$). The same below.

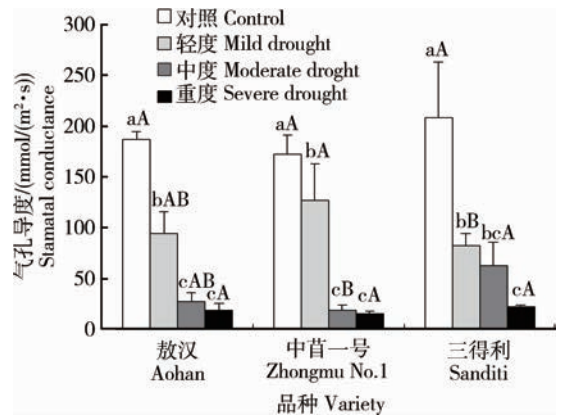


图3 水分胁迫对气孔导度的影响

Fig. 3 Effects of water stress on stomatal conductance

水分胁迫对气孔导度的影响非常显著,轻度水分胁迫下所有参试紫花苜蓿的叶片气孔导度均显著下降($P < 0.05$);随着胁迫程度的加剧,气孔导度持续降低,达到重度胁迫程度时,气孔导度降至最低。敖汉和中苜1号苜蓿在中度胁迫以后气孔导度下降已不显著($P > 0.05$);三得利苜蓿在中度胁迫下的气孔导度与轻度胁迫差异不显著($P > 0.05$),与重度胁迫差异显著($P < 0.05$)。

水分胁迫下参试紫花苜蓿根系ABA浓度与对照相比均有不同程度的升高。轻度水分胁迫下,3

种紫花苜蓿根系 ABA 小幅升高；中度水分胁迫下敖汉和中苜 1 号与对照相比仍然不显著 ($P > 0.05$)；重度胁迫下 3 个参试苜蓿品种根系 ABA 浓度与对照之间的差异均达到显著水平 ($P < 0.05$)。中苜 1 号的根系 ABA 含量显著高于敖汉和三得利 (表 2)。

表 2 水分胁迫对根系 ABA 含量的影响

Table 2 Effects of water stress on ABA content in roots

品种 Variety	处理 Treatment	脱落酸(DW) 含量/(ng/g) ABA content
	对照	57.883 ± 3.369 c
敖汉	轻度干旱	60.308 ± 4.185 bc
Aohan	中度干旱	74.392 ± 7.705 ab
	重度干旱	88.718 ± 12.699 a
	对照	86.146 ± 7.277 b
中苜 1 号	轻度干旱	93.465 ± 4.220 ab
Zhongmu No. 1	中度干旱	88.669 ± 5.972 b
	重度干旱	113.366 ± 20.602 a
	对照	60.343 ± 11.448 b
三得利	轻度干旱	64.946 ± 8.122 ab
Sanditi	中度干旱	83.120 ± 20.103 ab
	重度干旱	94.509 ± 21.900 a
敖汉		70.33 ± 14.550 B
中苜 1 号		95.41 ± 14.860 A
三得利		75.73 ± 20.100 B

2.3 不同水分胁迫下紫花苜蓿生理特性的相关性分析

将气孔导度与土壤含水量进行线性拟合 (图 4)，敖汉和三得利的气孔导度与土壤含水量呈线性正相关， R^2 分别为 0.985 7 和 0.999 4；中苜 1 号的气孔导度和土壤含水量呈二项式相关， R^2 为 0.998 5。由图 4 可知，水分亏缺的条件下，相同的土壤含水量，敖汉的气孔导度最小，其次是三得利，中苜 1 号的气孔导度最高，说明 3 个紫花苜蓿品种中，敖汉对土壤水分变化最敏感，中苜 1 号最不敏感，三得利居中。

气孔导度与叶水势回归拟合分析如图 5 所示，二者呈指数相关。敖汉、三得利和中苜 1 号苜蓿的气孔导度与叶水势的相关性较高，回归方程的 R^2

分别为 0.966、0.873 和 0.947。气孔导度与根系 ABA 含量也呈指数相关，如图 6 所示，敖汉和三得利的气孔导度与 ABA 含量相关性较好， R^2 分别为 0.935 和 0.826，中苜 1 号则稍差， R^2 为 0.626。

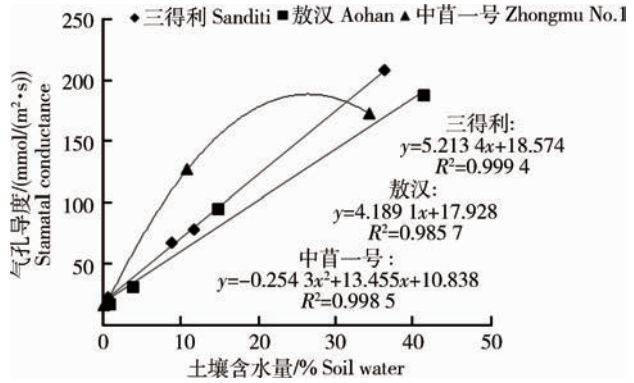


图 4 气孔导度与土壤含水量之间的回归关系
Fig. 4 Linear regressions of soil water content on stomatal conductance

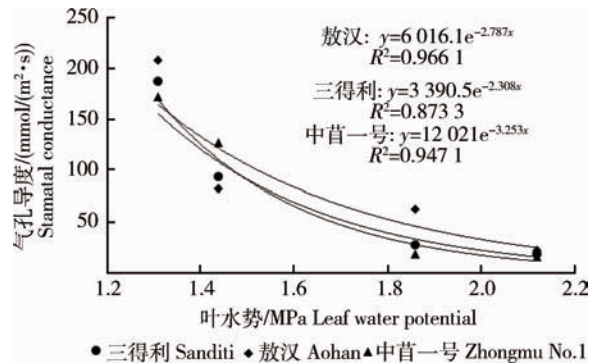


图 5 叶水势与气孔导度的回归分析
Fig. 5 Regressions of water potential on stomatal conductance

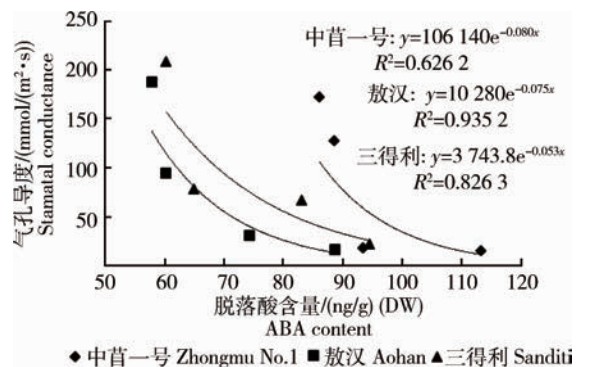


图 6 脱落酸含量与气孔导度的回归分析
Fig. 6 Regressions of ABA content on stomatal conductance

3 讨论

3.1 地上生物量、叶绿素荧光以及根冠比

经过漫长的进化,植物已经发展出一系列响应水分胁迫的生理生化机制^[26-27],如渗透调节物质的积累机制、活性氧清除机制等,本研究调查了紫花苜蓿叶绿素荧光参数、气孔导度、水分生理以及根系ABA浓度对水分胁迫的响应。水是光合作用的反应底物,因此当机体缺水时,植物的光合系统就会做出响应。 F_v/F_m 是植物叶绿素荧光参数之一,代表PSⅡ的最大光化学效率,可以表征植物光合系统运转的好坏。受到一定的水分胁迫后,胁迫会导致植株叶片吸收的光能多于植物所能够利用的光能,使植物体内光能过剩,进一步导致光氧化作用,PSⅡ的最大光化学效率下降^[28],因此通过 F_v/F_m 值的降低程度可以了解胁迫对植物体光合作用的影响,同时也可以表征植物体的受胁迫程度^[29]。本研究中,随着胁迫程度的加剧, F_v/F_m 的值逐渐降低,表明PSⅡ最大光化学效率逐渐下降,叶片光合作用受水分胁迫抑制程度逐渐加深。然而在轻度和中度水分胁迫下3个紫花苜蓿品种PSⅡ最大光化学效率与对照相比差异并不显著,说明停水7和14 d后虽然叶片气孔导度显著下降,但是还未对光合作用产生明显影响。也就是说,在光合强度不变的情况下,苜蓿的耗水量显著降低,所以提高了苜蓿的水分利用效率,这一结果同Erice等^[30]相一致。地上部生物量是光合作用长期累积的结果,水分胁迫对光合的影响必然也体现在生物量上。随着水分胁迫程度的增加,地上生物量呈逐渐降低的趋势,但是不同品种对水分胁迫的响应不同。三得利苜蓿的地上生物量受到水分胁迫的影响最大,产量损失最严重,最高时几乎下降了50%。中苜1号的地上生物量受到水分胁迫影响较小,轻度和中度水分胁迫下只降低了不到10%,重度水分胁迫下也只下降了25%。和其他2个品种一样,敖汉苜蓿的地上生物量也受到了水分胁迫的影响而下降,但是无论是停水7、14还是21 d,敖汉苜蓿的产量变化并不明显,产量损失在20%~25%之间,突出了其节水耐旱的性能。

水分胁迫下,由于植物地上部和地下部所受到的影响不同,或者由于光合同化物的分配发生了变化,植物的根冠比会发生改变^[31]。由本研究结果得出,轻度和中度水分胁迫不改变紫花苜蓿的根冠比,重度水分胁迫才使其根冠比增加,这与Erice等^[23]

的结果一致。其他研究结果^[32-33]也都表明,水分胁迫下植物根冠比趋于增大,并认为根冠比增大是植物抗旱的表现,因为根冠比增大意味着根系比例增大,根系吸水相对增多,同时地上部减少,水分散失相对降低,从而减缓了植物的水分亏缺。

3.2 水分状态、ABA含量与气孔导度

叶片相对含水量是公认的能够较好反应植物水分状况的生理指标^[34],指示着植物叶片的保水力。一些研究表明,在水分胁迫下耐旱性越强的品种叶片相对含水量下降的幅度越小,同时叶水势下降的幅度越大^[24]。本研究中,敖汉苜蓿在轻度、中度和重度水分胁迫处理下的相对含水量与对照差异均不显著,暗示敖汉苜蓿的耐旱性较强。另外,从试验结果中还可以看出,虽然叶水势和相对叶片含水量均呈降低的趋势,但二者的变化并不同步。中度水分胁迫下,敖汉和三得利苜蓿的叶水势下降显著,但叶片相对含水量下降不显著,这说明敖汉和三得利的叶片保水力较强。由于相对含水量变化不显著,所以敖汉和三得利叶水势的下降可能并不是因为细胞失水,而可能是因为渗透调节能力较强,细胞内渗透调节物质的快速积累造成了水势下降^[34]。中苜1号在3个水分胁迫处理下的水势均显著低于对照,且随着胁迫程度的增加而降低;同时叶片相对含水量也下降较快,这可能因为中苜1号吸水能力很强,为叶片供水的能力强,从而能够维持较大的气孔开度,使其在同样时间内消耗掉的土壤水分也较大,使盆内水分消耗较快,才导致植株水分生理参数显著变化。从土壤含水量与气孔导度的相关性分析也可以看出,在相同的土壤含水量下,中苜1号的气孔导度几乎总是最高的,这使得中苜1号可以吸收更多的二氧化碳用于光合同化作用,但是气孔的开放使得叶片在吸收二氧化碳的同时必然伴随着水分的散失,导致叶片失水较快。

目前普遍认为,水分胁迫下植物根系ABA生物合成增加,并被迅速装载到木质部,进一步运输到作用部位。胁迫状态下根系ABA浓度并不一定总是升高,如Jeschke等^[35]在研究缺磷对ABA的合成、转运和代谢时,发现缺磷时根系ABA水平升高并不显著,但木质部和叶片中ABA的含量显著升高,因此认为缺磷胁迫下根系新合成的ABA被迅速的装载到了木质部并运输到叶片发挥作用,从而导致根系内ABA浓度升高不显著。本研究中,3个苜蓿品种在轻度和中度水分胁迫下根系ABA浓度

并没有显著升高,这一点与 Jeschke 等^[35]的结果一致。但是本研究没有检测苜蓿木质部汁液和叶片 ABA 的含量变化,因此如要搞清为何根系 ABA 浓度升高不显著,还需要进一步的研究证实。重度水分胁迫下根系 ABA 水平显著上升,可能是由于在重度水分胁迫下苜蓿的维管束组织已经发生了气泡栓塞^[35],阻碍了 ABA 向木质部和叶片的运输,从而导致 ABA 在根系内累积。

气孔是陆地植物与大气环境间进行气体交换的主要媒介,对维持植物体内的水分平衡至关重要。植物体在受到水分胁迫时会做出相应的响应来调控气孔运动,降低气孔导度,维持机体水分平衡。目前有关水分胁迫下植物体调控气孔运动的理论主要有 2 种,即水力信号理论和根源化学信号理论。现在普遍认为水力信号在水分胁迫后期叶水势出现显著下降时起主要作用,而在水分胁迫初期叶片水势未出现明显变化时,根源化学信号则起主导作用^[36-37]。一般认为气孔导度显著下降而叶片相对含水量没有显著下降时,是根源化学信号起作用的阶段;当叶片相对含水量发生显著下降时,则是根源水力信号作用的阶段^[38]。本研究中,在轻度水分胁迫下参试的 3 个紫花苜蓿品种的水势和叶片相对含水量均未发生显著变化,水力信号还很微弱,不足以使气孔关闭,但是气孔导度却出现了显著的降低,这很可能暗示着化学信号物质在水分胁迫早期主导着对气孔导度的调控。因此,本研究结果在一定程度上与 Zhang 等^[39]、Davies 等^[40]和纪文龙等^[41]的观点一致。

另外,不同苜蓿品种的气孔导度对土壤水分的变化具有不同响应,敖汉的气孔导度与土壤含水量呈线性正相关,对土壤水分含量敏感性较高,而且敖汉的生物量较高。中苜 1 号的气孔导度与土壤含水量则呈二次曲线相关,对土壤水分含量敏感性低,耗水最快,但生物量最高;三得利对土壤水分含量敏感性也较高,但生物量最低。根据植物种类的不同,气孔导度与 ABA 含量的关系可以是指数相关也可以是线性相关^[36]。本研究对紫花苜蓿气孔导度与叶水势和根系 ABA 含量的关系进行了初步探索,发现气孔导度与叶水势和根系 ABA 含量之间呈指数相关,这说明调控气孔开放的水力信号和根源信号之间可能是相互关联的,但是由于观测数据较少,因此还需进一步试验验证。

4 结 论

水分胁迫降低了紫花苜蓿的地上生物量、 F_v/F_m 、叶水势、叶片相对含水量和气孔导度,增大了根冠比和根系 ABA 含量。水分胁迫下紫花苜蓿根系 ABA 积累,叶水势下降,二者共同调控气孔关闭。中苜 1 号苜蓿抗旱性最强,敖汉次之,三得利最弱。

参考文献 References

- [1] 寇江涛,师尚礼,胡桂馨,周万海,姚拓. 紫花苜蓿对藪马危害的光合生理响应[J]. 中国农业科学,2013,46(12):2459-2470
Kou J T, Shi S L, Hu G X, Zhou W H, Yao T. Photosynthetic physiology of *Odonthrips* damaged *Medicago sativa* [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46 (12): 2459-2470 (in Chinese)
- [2] 王晓娟,张树振,林双双,邓志刚,金樑. 紫花苜蓿(*Medicago sativa* L)生物能源利用的研究进展. 中国农业科学,2013,46(8):1694-1705
Wang X J, Zhang S Z, Lin S S, Deng Z G, Jin L. Advances in study on bio-energy utilization of stem cell wall components in alfalfa (*Medicago sativa* L) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(8):1694-1705 (in Chinese)
- [3] 陈淑义. 水分胁迫对苜蓿生长和品质的影响及生理基础[D]. 泰安:山东农业大学,2006
Chen S Y. Effect of water stress on the growth and quality of alfalfa and its physiological basis [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2006 (in Chinese)
- [4] Liang Y, Harris J M. Response of root branching to abscisic acid is correlated with nodule formation both in legumes and nonlegumes [J]. *American Journal of Botany*, 2005, 92(10): 1675-1683
- [5] Audran C, Liotenberg S, Gonneau M, North H, Frey A, Tap-Waksman K, Vartanian N, Marion-Poll A. Localisation and expression of zeaxanthin epoxidase mRNA in *Arabidopsis* in response to drought stress and during seed development [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, 28(12): 1161-1173
- [6] Iuchi S, Kobayashi M, Taji T, Naramoto M, Seki M, Kato T, Tabata S, Kakubari Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *Plant Journal*, 2001, 27(4): 325-333
- [7] Ghassemian M, Lutes J, Chang H S, Lange I, Chen W, Zhu T, Wang X, Lange B M. Abscisic acid-induced modulation of metabolic and redox control pathways in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Phytochemistry*, 2008, 69(17): 2899-2911
- [8] Schwartz S H, Tan B C, Gage D A, Zeevaert J A, McCarty D

- R. Specific oxidative cleavage of carotenoids by VP14 of maize [J]. *Science*, 1997, 276(5320):1872-1874
- [9] Burbidge A, Grieve T M, Jackson A, Thompson A, McCarty D R, Taylor I B. Characterization of the ABA-deficient tomato mutant *notabilis* and its relationship with maize Vp14 [J]. *Plant Journal*, 1999, 17(4):427-431
- [10] de Souza T C, Magalhaes P C, de Castro E M, de Albuquerque P E P, Marabesi M A. The influence of ABA on water relation, photosynthesis parameters, and chlorophyll fluorescence under drought conditions in two maize hybrids with contrasting drought resistance [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(2):515-527
- [11] Thompson A J, Jackson A C, Symonds R C, Mulholland B J, Dadswell A R, Blake P S, Burbidge A, Taylor I B. Ectopic expression of a tomato 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene causes over-production of abscisic acid [J]. *Plant Journal*, 2000, 23(3):363-374
- [12] Groot S P C, VanYperen I, Karssen C M. Strongly reduced levels of endogenous abscisic acid in developing seeds of the tomato mutant *sitiens* do not influence *in vivo* accumulation of dry matter and storage proteins [J]. *Plant Physiology*, 1991, 81(1):73-78
- [13] Mahdiah M, Mostajeran A. Abscisic acid regulates root hydraulic conductance via aquaporin expression modulation in *Nicotiana tabacum* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(18):1993-2003
- [14] Marin E, Nussaume L, Quesada A, Gonneau M, Sotta B, Huguency P, Frey A, Marion-Poll A. Molecular identification of zeaxanthin epoxidase of *Nicotiana plumbagifolia*, a gene involved in abscisic acid biosynthesis and corresponding to the ABA locus of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 15(10):2331-2342
- [15] Audran C, Borel C, Frey A, Sotta B, Meyer C, Simonneau T, Marion-Poll A. Expression studies of the zeaxanthin epoxidase gene in *Nicotiana plumbagifolia* [J]. *Plant Physiology*, 1998, 118(3):1021-1028
- [16] Ye N, Jia L, Zhang J. ABA signal in rice under stress conditions [J]. *Rice*, 2012(5):1-9
- [17] Sauter A, Davies W J, Hartung W. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: The fate of the hormone on its way from root to shoot [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(363):1991-1997
- [18] 李文晓, 张岁岐, 丁彦彦, 山仑. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系 [J]. *生态学报*, 2010, 30(19):5140-5150
Li W R, Zhang S Q, Ding S Y, Shan L. Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19):5140-5150 (in Chinese)
- [19] 余玲, 王彦荣, Garnett Trevor, Auricht Geoff, 韩德梁. 紫花苜蓿不同品种对于干旱胁迫的生理响应 [J]. *草业学报*, 2006, 15(3):75-85
Yu L, Wang Y R, Garnett T, Auricht G, Han D L. A study on physiological responses of varieties of *Medicago sativa* and their relationship with the drought resistance capacity under drought stress [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2006, 15(3):75-85 (in Chinese)
- [20] Sgherri C L M, Salvateci P, Menconi M, Raschi A, Navari I F. Interaction between drought and elevated CO₂ in the response of alfalfa plants to oxidative stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156:360-366
- [21] 韩瑞宏, 张亚光, 田华, 卢欣石. 干旱胁迫下紫花苜蓿叶片几种内源激素的变化 [J]. *华北农学报*, 2008, 23(3):81-84
Han R H, Zhang Y G, Tian H, Lu X S. Study on changes of endogenous hormones in the leaves of alfalfa under drought stress [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23(3):81-84 (in Chinese)
- [22] 任敏, 何金环. 自然干旱胁迫下紫花苜蓿叶片和根部 ABA 的代谢变化 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(4):1771-1772
Ren M, He J H. Changes of ABA metabolism in leaves and roots of alfalfa under natural drought stress [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(4):1771-1772 (in Chinese)
- [23] Erice G, Louahlia S, Irigoyen J J, Sánchez-Díaz M, Avicé J. Biomass partitioning, morphology and water status of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167:114-120
- [24] Antolín M C, Yoller J, Sánchez-Díaz M. Effects of temporary drought on nitrate-fed and nitrogen-fixing alfalfa plants [J]. *Plant Science*, 1995, 107:159-165
- [25] 张炜, 高巍, 曹振, 何丽珊, 谭桂玉, 王保民. 干旱胁迫下小麦 (*Triticum aestivum* L) 幼苗 ABA 和 IAA 的免疫定位及定量分析. *中国农业科学*, 2014, 47(15):2940-2948
Zhang W, Gao W, Cao Z, He L S, Tan G Y, Wang B M. Immunolocalization and quantitation of ABA and IAA in the organs of wheat (*Triticum aestivum* L) under drought stress [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(15):2940-2948 (in Chinese)
- [26] Araújo S S, Beebe S, Crespi M, Delbreil B, González E M, Gruber V, Lejeune-Henaut I, Link W, Monteros M J, Prats E, Rao I, Vadez V, Vaz Pato M C. Abiotic stress responses in legumes: Strategies used to cope with environmental challenges [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2015, 34:237-280
- [27] Verslues P E, Agarwal M, Katiyar-Agarwal S, Zhu J H, Zhu J K. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status [J]. *The Plant Journal*, 2006, 45:523-539
- [28] 莫伟平, 严婷婷, 崔春梅, 王博茜, 邢思年, 贾文锁, 刘国杰. 水分胁迫对巨峰葡萄叶片 PS II 光化学效率及光能分配的影响 [J]. *中国农业大学学报*, 2015, 20(3):59-64
Mo W P, Yan T T, Cui C M, Wang B Q, Xin S N, Jia W S, Liu G J. Effects of water-stress on photochemical efficiency of PS II

- and light energy allocation in *Vitis vinifera* Kyoho grape[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2015, 20(3): 59-64 (in Chinese)
- [29] 李立辉, 王岩, 胡海燕, 赵天宏, 郭书娜, 王伟, 姚欣. 初花期干旱对不同抗旱性紫花苜蓿光合特征及荧光参数的影响[J]. 华北农学报, 2015, 30(4): 126-131
- Li L H, Wang Y, Hu H Y, Zhao T H, Guo S Y, Wang W, Yao X. Responses of photosynthetic characters and fluorescence parameters of alfalfa with different drought tolerances to drought[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2015, 30(4): 126-131 (in Chinese)
- [30] Erice G, Louahia S, Irigoyen J J. Water use efficiency, transpiration and net CO₂ exchange of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 72: 123-130
- [31] 朱毅, 范希峰, 武菊英, 段留生, 侯新村. 水分胁迫对柳枝稷生长和生物物质品质的影响[J]. 中国农业大学学报, 2012, 17(2): 59-64
- Zhu Y, Fan X F, Wu J Y, Duan L S, Hou X C. Effects of water stress on growth and biomass quality of switchgrass [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2012, 17(2): 59-64 (in Chinese)
- [32] 陈晓远, 刘晓英, 罗远培. 土壤水分对冬小麦根、冠物质动态消长关系的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(12): 1502-1507
- Chen X Y, Liu X Y, Luo Y P. Effects of soil moisture on dynamic distribution of dry matter in winter wheat root and shoot[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(12): 1502-1507 (in Chinese)
- [33] 冯广龙, 罗远培, 刘建利, 杨培岭. 不同水分条件下冬小麦根与冠生长及功能间的动态消长关系[J]. 干旱地区农业研究, 1997, 15(2): 73-79
- Feng G L, Luo Y P, Liu J L, Yang P L. Dynamic relationship of function and growth between winter wheat root and shoot under different soil water conditions[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, 15(2): 73-79 (in Chinese)
- [34] 韩瑞宏, 田华, 高桂娟, 卢欣石. 干旱胁迫下紫花苜蓿叶片水分代谢与两种渗透调节物质的变化. 华北农学报, 2008, 23(4): 140-144
- Han R H, Tian H, Cao G J, Lu X S. Change of water metabolism and two osmotic adjustment substances in the leaves of alfalfa under drought stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23(4): 140-144 (in Chinese)
- [35] Jeschke W D, Peuke A D, Pate J S, Hartung W. Transport, synthesis and catabolism of abscisic acid (ABA) in intact plants of castor bean (*Ricinus communis* L) under phosphate deficiency and moderate salinity[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(314): 1737-1747
- [36] Brodersen C R, McElrone A J, Choat B, et al. *In vivo* visualizations of drought-induced embolism spread in *Vitis vinifera* [J]. *Plant Physiology*, 2013, 161: 1820-1829
- [37] Brodribb T J, McAdam A M. Abscisic acid mediates a divergence in the drought response of two conifers[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162: 1370-1377
- [38] 朱佳贇. 不同品种春小麦在非水力根源信号和水力根源信号区间的生理生化响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2007
- Zhu J Y. Physiological and biochemical responses of spring wheat to drought stress under non-hydraulic root-sourced and hydraulic rootsignals[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2007 (in Chinese)
- [39] Zhang J, Davies W J. Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status will account for changes in leaf conductance [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1990, 13: 277-285
- [40] Davies W J, Mansfield T A, Hetherington A M. Sensing of soil water status and the regulation of plant growth and development[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1990, 13: 709-719
- [41] 纪文龙, 范意娟, 李辰, 魏灵芝, 姜金铸, 李冰冰, 贾文锁. 干旱胁迫下葡萄叶片气孔导度和水势动态的变化规律[J]. 中国农业大学学报, 2014, 19(4): 74-80
- Ji W L, Fan Y J, Li C, Wei L Z, Jiang J T, Li B B, Jia W S. Correlation analysis between leaf conductance and water potential changes during drought stress in grapevine [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2014, 19(4): 74-80 (in Chinese)

责任编辑: 杨爱东