

干旱胁迫对枇杷生理特性及生长的影响

王 丹, 龚荣高*, 荣 毅

(四川农业大学 园艺学院, 成都 611130)

摘 要:以 3 年生‘大五星’枇杷嫁接苗为试验材料,通过盆栽控水试验设置 4 个水分处理梯度:对照(CK)、轻度胁迫(LS)、中度胁迫(MS)和重度胁迫(SS),研究不同程度土壤干旱对枇杷幼树的生长和生理特性的影响。结果显示:(1)枇杷的株高、地上和地下生物量随干旱胁迫的增强呈下降趋势。(2)在轻度和中度胁迫下叶片叶绿素含量增加,随着土壤水分的减少,叶绿素含量和叶片相对含水量(LRWC)均显著下降。(3)叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)随着干旱胁迫的加剧均显著下降,其中 G_s 下降幅度最大,而胞间 CO_2 浓度(C_i)则表现为先下降后上升,重度胁迫时叶片的水分利用率(WUE)最低。(4)干旱的加重使叶片超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性呈现先增加后降低的趋势,过氧化氢酶(CAT)活性在轻度胁迫下最为活跃但在重度胁迫时显著降低,丙二醛(MDA)含量在中度胁迫第 10 天开始显著升高。(5)随干旱胁迫的加剧游离脯氨酸(Pro)含量增加且在重度胁迫第 10 天达到最大值,而可溶性蛋白(SP)含量在胁迫后期与对照无显著差异,可溶性糖(SS)含量在重度胁迫后期达到峰值且与对照差异显著。研究表明,在轻度和中度干旱胁迫下,枇杷叶片光合作用受到抑制,但能够积极调控抗氧化酶的活性和渗透调节物质的含量等来增强耐受性,而重度胁迫下,叶片膜系统和光合系统受到损伤,枇杷生长受到严重抑制。

关键词:枇杷;干旱胁迫;生长;光合特性;抗氧化酶活性;渗透调节

中图分类号: Q945.79; S667.3

文献标志码: A

Physiological Characteristics and Growth of Loquat under Drought Stress

WANG Dan, GONG Ronggao*, RONG Yi

(College of Horticulture, Sichuan Agriculture University, Chengdu 611130 China)

Abstract: In order to explore the effects on physiological characteristics and growth of loquat under drought stress, we conducted a pot experiment of 4 treatments which were CK, light stress (LS), moderate stress (MS) and severe stress (SS) by using 3-year-old ‘Dawuxing’ loquat. The results showed that: (1) Plant height, stem leaf biomass and root biomass were inhibited under drought stress. (2) The chlorophyll contents increased under light and moderate drought stress, the leaf relative water content (LRWC) and chlorophyll contents decreased significantly following the lack of the relative water content of soil. (3) Net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) showed decreasing trends significantly and G_s was the most sensitive one to drought stress. However, intercellular CO_2 concentration (C_i) increased and then declined with increasing drought stress. Water use efficiency (WUE) got the minimum under severe stress. (4) With water stress intensifying, superoxide dismutase (SOD) activity and

收稿日期: 2015-12-25; 修改稿收到日期: 2016-06-15

基金项目: 国家农业科技成果转化项目(2010GB2F000408)

作者简介: 王 丹(1992—),女,在读硕士研究生,主要从事逆境生理生态研究。E-mail: wander154536252@163.com

* 通信作者: 龚荣高,副教授,主要从事逆境生理生态研究。E-mail: gongronggao@tom.com

peroxidase (POD) activity decreased after an initial increase. Catalase (CAT) played a pivotal role at light stress, while reduced at severe stress. Malondialdehyde (MDA) content enhanced significantly under moderate stress for 10 days. (5) Free proline (Pro) content increased when drought stress was fortified and was the highest after severe stress for 10 days. However, soluble protein (SP) content had no significant difference under the late of drought stress. The soluble sugar content peaked in the later of severe stress and had significant difference with the contrast. The results proved that loquat leaves enhanced their tolerance and adaptability by controlling the activities of antioxidant enzymes and osmotic adjustment and protective enzyme system under light or moderate stress, though the water deficit restrained its photosynthesis. The membrane system and photosynthetic system of loquat were damaged and enzyme activities affected so that the growth of loquat were badly inhibited with the increase of drought stress.

Key words: loquat; drought stress; growth; photosynthetic properties; antioxidant enzyme activity; osmotic regulation

枇杷(*Eriobotrya japonica* Lindl.)是亚热带果树中比较重要的一种,稍耐阴,喜温暖气候和肥水湿润的土壤,在中国有着丰富的枇杷种植资源和优良品种^[1]。枇杷对干旱有一定的耐受性,但在生长过程中易发生花期、幼果期和果实成熟期旱害,而且枇杷一般种植在山坡地带,保水能力弱,灌溉条件差,导致枇杷的坐果率和产量严重降低,因此季节性干旱是制约枇杷单产提高的主要因素^[2-3]。

干旱是影响植物生长、发育最重要的非生物胁迫之一,随着全球气温持续的增高和水资源分配的不均,使得水分缺乏与干旱危害日趋加剧,极大程度地影响作物的产量^[4]。植物抵御干旱的机制复杂多样,干旱胁迫下,植株形态结构发生改变,生长受到抑制,光合速率下降,气孔导度降低^[5-6];植物体内抗氧化酶活性增加,各种抗氧化酶协调作用以保护植物细胞免受氧化胁迫伤害,从而提高植物的抗旱性;植物体还可以通过积累脯氨酸和可溶性糖等有机渗透调节物质来维持细胞膨压,抵御或减少干旱胁迫造成的伤害^[7-8]。现阶段枇杷的研究主要集中在冷害^[9]和果实贮藏保鲜^[10]等方面,而关于枇杷根系、叶片响应干旱的生理研究^[11-13]结果表明,随着胁迫程度的加强,枇杷生长受到抑制,叶片的光合及蒸腾作用减弱,叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性增强;也有研究表明,轻度的干旱有助于诱导枇杷早期开花,使果实成熟期提前,对枇杷的生长有促进作用^[14-15],但这些研究均未全面阐述不同程度土壤干旱胁迫对枇杷的影响以及枇杷对干旱的耐受极限。而干旱胁迫往往逐渐发生,植物应对干旱的反应也随胁迫时间的延长而不断发生变化,开展不同程度土壤干旱胁迫下枇杷对干旱环境的响应机制的研究显得尤为重要。

因此,本研究以‘大五星’枇杷为材料,通过测定

不同土壤干旱程度下植株的生长指标,叶片的气体交换参数、叶片相对含水量、叶绿素、丙二醛、可溶性糖等渗透调节物质的含量以及抗氧化酶活性的动态变化规律,探究枇杷响应干旱胁迫的生理调节机制,为指导制定高效合理的枇杷栽培措施提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料为四川龙泉驿区长势良好的3年生‘大五星’枇杷嫁接苗,定植于口径40 cm、高30 cm的花盆中,每盆种植1株。所用土壤为菜园土和沙壤土适量混合,并加入10%腐熟的有机肥和0.1%的复合肥,后期处理过程中不再施肥。待驯化后选取高度、长势一致的材料进行干旱胁迫控制性试验。

1.2 试验设计

试验于2014年6~9月在四川农业大学农场进行。当试验开始时将材料移至大棚,每盆充分灌溉,使土壤含水量一致,停止灌溉后采用自然耗水进行干旱胁迫处理。以土壤含水量(占田间持水量的百分数)设置正常供水(对照,CK;田间持水量的61%~65%)、轻度干旱胁迫(Light Stress,LS;田间持水量的50%~54%)、中度干旱胁迫(Moderate Stress,MS;田间持水量的39%~43%)和重度干旱胁迫(Severe Stress,SS;田间持水量的28%~32%)4个水分处理。每个处理20盆,共80盆。8月初,所有试验盆达到预定含水量后,用称重法和土壤水分测定仪HH2(ML2x, GBR, England)控水,使各处理土壤含水量保持在设定的水平,并在各处理的第0天、5天、10天、15天、20天测定枇杷的生长指标、叶片气体交换参数,并采集新梢中部约第2~4片成熟叶,用冰袋保存带回实验室,擦拭叶片表面污渍,除去叶脉后,进行生理指标测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生长指标 枇杷株高用直尺测量。测定植株干重时:将整株取出并冲洗干净,先在 105 ℃下杀青 30 min,后在 80 ℃下烘干至恒重,分别称取地上和地下部分重量,3 次重复。

1.3.2 气体交换参数 选取各处理枇杷的成熟功能叶,采用 Li-6400 便携式光合测定系统(Lo-Cor Inc,USA)测定其净光合速率(P_n)及影响因子,包括气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)并计算水分利用率($WUE = P_n/T_r$),测定时间为上午 9:00~11:00,光合有效辐射强度为 1 500 $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,3 次重复。

1.3.3 生理指标 叶片相对含水量(LRWC)采用烘干法测定;叶片叶绿素含量用丙酮-乙醇混合法^[16]测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑(NBT)光还原法^[17];过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法;过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法。游离脯氨酸(Pro)含量测定用磺基水杨酸法;丙二醛(MDA)含量测定用硫代巴比妥酸

(TAB)法;可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法;可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝法^[18]。以上指标均设 3 次重复。

1.4 数据分析

用 Microsoft Excel 2010 进行数据统计和作图,SPSS 19.0 进行方差分析及显著性检验(Duncan 法)。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对枇杷生长的影响

由表 1 可知,枇杷株高在轻度胁迫和对照条件下随处理时间的延长缓慢增加,在胁迫末期比第 0 天增加了 5.0%和 9.7%,但二者之间差异不显著,而中度和重度胁迫下枇杷株高减少 6.6%和 7.9%,与对照差异显著;在胁迫第 20 天,枇杷株高在中度和重度胁迫下分别比对照显著下降了 20.1%和 23.0%。地上生物量在轻度胁迫时呈现先上升后下降的趋势,在第 5 天达到最大值 21.11 g,但与对照差异不显著;而中度和重度胁迫下,地上生物量均显著下降;胁迫第 20 天,轻度、中度和重度胁迫下的地

表 1 干旱胁迫对枇杷生长的影响
Table 1 Effects of drought stress on growth parameters of loquat leaves

测定指标 Determination index	处理 Treatment	处理时间 Treatment time/d				
		0	5	10	15	20
株高 Plant height/cm	CK	67.7±0.72a	69.4±1.08a	71.8±0.95a	73.1±1.05a	74.3±1.03a
	LS	66.3±0.52a	68.5±0.72a	69.9±0.78a	70.5±1.23a	69.6±1.27b
	MS	63.6±0.36b	62.8±0.35b	61.4±1.07b	60.2±1.08b	59.4±0.43c
	SS	62.1±0.55b	60.8±0.96b	59.3±0.82b	58.0±1.09b	57.2±1.82c
地上生物量 Stem leaf biomass/g	CK	19.55±0.72a	20.21±0.71a	20.35±1.43a	21.19±1.18a	21.57±0.86a
	LS	19.66±0.76a	21.11±1.03a	21.01±0.58a	19.79±0.48a	17.27±1.0b
	MS	17.74±1.34ab	16.39±0.97b	15.27±0.85b	13.90±0.74b	12.43±1.16c
	SS	15.94±0.82b	13.21±0.77c	11.26±0.22c	10.29±0.21c	10.01±0.92c
地下生物量 Root biomass/g	CK	5.31±0.28a	5.42±0.24a	5.54±0.17a	5.65±0.10a	5.67±0.11a
	LS	5.39±0.05a	5.43±0.14a	5.44±0.17a	5.51±0.12a	5.51±0.19a
	MS	5.21±0.22a	5.10±0.03a	4.84±0.22b	4.59±0.21b	4.29±0.11b
	SS	4.49±0.22b	4.17±0.30b	3.81±0.13c	3.58±0.12c	3.34±0.05c
根冠比 Root-shoot ratio	CK	0.27±0.017a	0.27±0.009a	0.27±0.024ab	0.27±0.02c	0.26±0.017a
	LS	0.27±0.012a	0.26±0.007a	0.26±0.0b	0.28±0.012bc	0.32±0.029a
	MS	0.29±0.032a	0.31±0.023a	0.32±0.032ab	0.33±0.017ab	0.35±0.035a
	SS	0.28±0.01a	0.32±0.031a	0.34±0.015a	0.35±0.017a	0.33±0.038a

注:同一胁迫时间下凡是有不同字母者表示处理间在 0.05 水平差异显著(Duncan's 法);CK、LS、MS、SS 分别表示正常供水(对照)、轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫处理;下同
Note: The different normal letters within the same stress time indicate significant difference between the treatments at 0.05 level; CK, LS, MS and SS stand for the control, light stress, moderate stress and severe stress, respectively; The same as below

上生物量分别比第 0 天下降了 12.2%、29.9% 和 37.2%。地下生物量在轻度胁迫第 5 天达到最大值,从中度胁迫后期开始,地下生物量逐渐下降且与对照差异显著;重度胁迫第 20 天,地下生物量达到最小值,比对照减少 41.1%。轻度和中度胁迫下的根冠比增加,只在第 10 天和 15 天与对照有显著性差异,其余胁迫时间下处理均与对照无显著差异。可见,轻度干旱并没有影响枇杷的生长。

2.2 干旱胁迫对枇杷叶片相对含水量和叶绿素含量的影响

LRWC 可以反映土壤缺水时植物体内水分的亏缺程度,是衡量植物耐旱性的一个重要指标。从表 2 可知,随着土壤水分的减少,三个胁迫的 LRWC 均不同程度的下降且从第 5 天开始到胁迫末期均与对照有显著性差异;在第 20 天,轻度胁迫的 LRWC 比第 0 天下降了 5.83%,而中度和重度胁迫分别下降了 21.3%和 37.2%,表明枇杷叶片在轻度干旱时水分散失缓慢,但在中度和重度干旱时保水能力减弱。而叶绿素含量直接反映植物的光合能力。轻度和中度胁迫下,叶绿素含量随胁迫时间的延长呈现幅度较小的“升-降-升”趋势,但与对照的叶绿素含量差异不显著;整个胁迫期间,叶绿素含量在轻度和中度胁迫下增加了 1.9%和 16.8%,而重度胁迫下却减少了 25.0%,表明轻度胁迫对枇杷叶绿素含量影响不大;重度胁迫下的叶绿素含量较对照、轻度和中度胁迫分别显著下降了 39.6%、40.4%和 40.0%,说明此时叶绿素合成严重受阻且分解加快。

2.3 干旱胁迫对枇杷叶片气体交换参数的影响

由表 3 可知,随着干旱胁迫程度的加剧和胁迫时间的延长,叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 均呈下降趋势。 P_n 在

不同干旱状态的下降程度有所不同,轻度、中度和重度胁迫下分别比胁迫初期降低了 13.2%、48.4%、61.5%且不同胁迫时间下各胁迫处理均与对照差异显著,说明 P_n 在重度胁迫下受到影响最大。在整个胁迫期间,中度胁迫下的 T_r 下降幅度最大,为 54.3%,而轻度和重度胁迫分别下降了 34.7%和 13.3%。轻度、中度和重度胁迫下的 G_s 下降的幅度分别达到了 61.6%、69.8%、64.7%,各水分处理间差异显著;重度胁迫在胁迫第 0 天比对照下降了 86.8%,第 20 天比对照下降了 95.3%,说明枇杷叶片 G_s 比 P_n 和 T_r 对干旱胁迫更敏感。而随着胁迫时间的增加, C_i 在不同的胁迫程度下呈现出不同的变化规律。 C_i 在轻度胁迫第 15 天转变为上升,随着气孔的进一步关闭, P_n 、 T_r 、 G_s 继续降低, C_i 在中度胁迫下呈递增趋势,上升幅度最大达到了 25.0%,在重度胁迫第 10 天达到峰值 $421.34\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,比对照显著增加 49.1%;同一胁迫时间下 C_i 表现为重度胁迫>中度胁迫>轻度胁迫且均与对照差异显著。 WUE 在轻度和中度胁迫下随胁迫时间的延长而增加,第 20 天较第 0 天分别增加了 33.0%和 13.0%,而在重度胁迫时 WUE 呈下降趋势,在第 20 天达到最小值 2.69,此时水分利用率最低。

2.4 干旱胁迫对枇杷叶片保护酶活性和 MDA 含量的影响

SOD、POD 和 CAT 是植物体内清除活性氧自由基的 3 种关键酶,而活性氧的清除能力是衡量植物抗逆性的关键指标。由图 1 可知,随着土壤水分的减少,三个胁迫处理的 SOD 活性变化趋势为:中度胁迫>轻度胁迫>重度胁迫,且三个胁迫均与对照差异显著。中度胁迫 SOD 活性在胁迫前期显著上升且在第 10 天达到最大值 $452.4\ \text{U}\cdot\text{g}^{-1}$,比对

表 2 干旱胁迫对枇杷叶片相对含水量和叶绿素含量的影响
Table 2 Effects of drought stress on relative water content and chlorophyll content of loquat leaves

测定指标 Determination index	处理 Treatment	处理时间 Treatment time/d				
		0	5	10	15	20
叶片相对含水量 LRWC/%	CK	85.2±0.88a	86.0±0.30a	85.1±0.32a	85.4±0.23a	85.7±0.23a
	LS	84.0±0.18ba	83.7±0.12b	82.5±0.52b	81.3±0.85b	79.1±0.50b
	MS	82.5±0.68b	79.0±0.26c	76.9±0.09c	68.3±0.28c	64.9±0.55c
	SS	78.0±0.28c	73.2±0.18d	63.0±0.33d	55.0±0.12d	49.0±0.23d
叶绿素含量 Chlorophyll content /(mg·g ⁻¹)	CK	2.97±0.136ab	3.09±0.049a	3.16±0.121a	3.28±0.040a	3.15±0.130a
	LS	3.16±0.021a	3.34±0.170a	3.23±0.095a	3.00±0.111b	3.22±0.064a
	MS	2.74±0.067bc	3.07±0.171a	3.04±0.114a	2.79±0.027b	3.20±0.151a
	SS	2.56±0.044c	2.52±0.068b	2.23±0.098b	1.98±0.070c	1.92±0.081b

表 3 干旱胁迫对枇杷叶片气体交换参数的影响

Table 3 Effects of drought stress on the gas-exchange parameters of loquat leaves

测定指标 Determination index	处理 Treatment	处理时间 Treatment time/d				
		0	5	10	15	20
净光合速率 P_n $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	CK	3.36±0.05a	3.32±0.08a	3.30±0.12a	3.40±0.05a	3.38±0.05a
	LS	3.18±0.08a	3.11±0.06b	3.17±0.07a	2.89±0.12b	2.76±0.08b
	MS	2.77±0.04b	2.66±0.04c	2.29±0.07b	1.88±0.07c	1.43±0.07c
	SS	0.91±0.08c	0.65±0.06d	0.45±0.02c	0.39±0.02d	0.35±0.07d
蒸腾速率 T_r $/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	CK	0.55±0.02a	0.56±0.02a	0.58±0.01a	0.55±0.02a	0.56±0.02a
	LS	0.49±0.02a	0.47±0.01b	0.48±0.02b	0.43±0.02b	0.32±0.01b
	MS	0.35±0.04b	0.31±0.02c	0.28±0.01c	0.23±0.02c	0.16±0.01c
	SS	0.15±0.01c	0.14±0.02d	0.12±0.05d	0.11±0.01d	0.13±0.01c
气孔导度 G_s $/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	CK	0.129±0.003a	0.125±0.001a	0.126±0.002a	0.130±0.009a	0.127±0.002a
	LS	0.086±0.001b	0.075±0.001b	0.071±0.001b	0.064±0.001b	0.033±0.001b
	MS	0.043±0.001c	0.030±0.005c	0.024±0.002c	0.020±0.002c	0.013±0.001c
	SS	0.017±0.001d	0.014±0.001d	0.010±0.002d	0.007±0.001c	0.006±0.001d
胞间 CO_2 浓度 C_i $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	CK	278.11±1.90c	280.60±3.22c	282.54±1.73c	279.42±1.64c	279.97±2.05d
	LS	254.44±0.78d	250.83±2.28d	237.65±1.27d	253.98±1.98d	287.23±1.27c
	MS	295.99±1.91b	326.76±1.28b	348.57±1.73b	351.65±3.93b	369.98±2.18b
	SS	377.21±3.62a	388.00±1.32a	421.34±3.16a	420.75±0.95a	406.32±0.53a
水分利用率 WUE $/(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$	CK	6.11±0.13b	5.93±0.19bc	5.69±0.14b	6.18±0.33b	6.04±0.19b
	LS	6.49±0.23ab	6.62±0.10b	6.60±0.39b	6.72±0.06b	8.63±0.53a
	MS	7.91±0.79a	8.58±0.69a	8.18±0.11a	8.17±0.39a	8.94±0.49a
	SS	6.07±0.60b	4.64±0.66c	3.75±0.45c	3.55±0.16c	2.69±0.35c

照高出 43.3%，说明此时 SOD 活性发挥到最大。在整个胁迫期间，轻度胁迫 SOD 活性上升了 6.6%，中度和重度胁迫分别下降了 8.7%和 10.9%。而干旱处理期间，三个胁迫处理的 POD 活性变化趋势相同，均为先升高后降低，在重度胁迫第 5 天到达峰值；在第 20 天，轻度、中度和重度胁迫的 POD 活性比初期上升了 48.4%、31.9%、2.1%，但三者之间差异不显著。与此同时，随着胁迫时间的增加，轻度胁迫 CAT 活性呈先上升后下降趋势且在第 20 天比胁迫初期上升了 63.5%，在第 15 天达到最大值，比对照、中度和重度胁迫高出 116.0%、43.1%和 573.1%，表明此时 CAT 活性最活跃，而中度和重度胁迫时又下降了 5.7%和 67.9%，说明 CAT 活性在重度胁迫下受到抑制。可见，干旱胁迫下枇杷叶片通过抗氧化酶的协同作用共同抵御自由基造成的损伤。

而 MDA 是膜脂氧化的主要产物之一，其含量可反映植物的逆境伤害程度。由图 1 可知，随着干旱程度的加重，MDA 含量逐渐增加。随着胁迫时间的增加，轻度胁迫下 MDA 含量增加了 4%，与

对照无显著性差异；而中度和重度胁迫下 MDA 含量呈现先上升后下降的趋势且从第 10 天开始比对照高出了 63.5%和 97.7%，差异显著；在胁迫末期，中度和重度胁迫 MDA 含量分别上升了 27.2%和 20%，说明从中度胁迫中期开始枇杷叶片的细胞膜系统已经遭受损伤。

2.5 不同土壤干旱对枇杷叶片渗透调节物质含量的影响

由图 2 可知，随干旱胁迫程度的加重，三个胁迫处理的 Pro 含量逐渐增加且与对照差异显著。在干旱胁迫期间，轻度胁迫 Pro 含量上升了 46.6%，说明干旱诱导 Pro 的产生；而中度、重度胁迫下 Pro 则呈“上升-下降”趋势，在第 20 天 Pro 含量分别上升了 25.5%和 19.5%，且在重度胁迫第 10 天 Pro 含量达到最大值 340.5 mg·g⁻¹，比对照高出 389.6%。随着干旱时间的增加，各胁迫处理的 SP 含量呈现“升高-降低-升高”趋势，且均在第 5 天达到峰值，此时轻度、中度和重度胁迫分别比第 0 天上升了 17.2%、16.1%、29.0%，在整个胁迫期间 SP 含

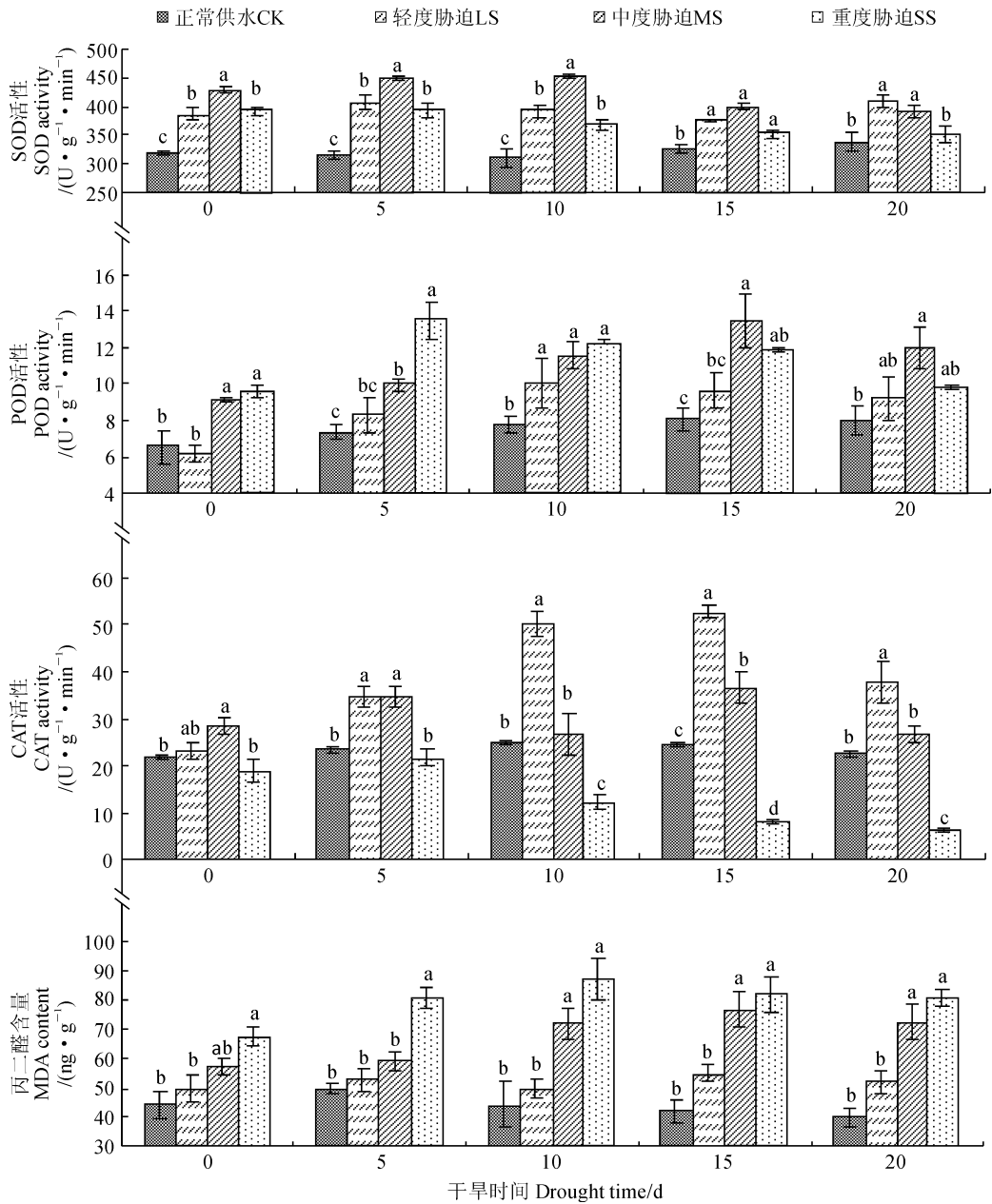


图1 干旱胁迫对枇杷叶片保护酶活性和MDA含量的影响

Fig. 1 Effects of drought stress on protective enzyme activities and MDA content of loquat leaves

量均表现为重度>中度>轻度>对照但各水分处理之间差异不显著。轻度和中度胁迫下的SS含量变化趋势较平缓且含量相差不大,在胁迫末期比对照增加了50.0%和37.5%且差异显著,而重度胁迫下SS含量在第5天开始迅速上升并在第20天达到最大值2.1 mg · g⁻¹,比对照高出151.2%,说明SS在重度胁迫时大量积累。

3 讨论

干旱导致植物的形态和生理生化特性发生变化,从而影响植物的生长发育进程,而植物的抗旱性

是一个复杂的综合性状,受到各种因素的影响^[19-20]。本研究发现,中度和重度干旱胁迫抑制了枇杷的株高和地上生物量,避免植物因蒸腾造成水分的大量散失,有利于维持整株植物的水分平衡^[21];重度干旱下,叶片碳同化作用停止,无法再满足植株其他部位对有机同化物的需求,但叶片本身含有大量的营养物质,地上部分生物量的减少可以提高资源的利用率,有助于植物存活时间的延长^[22]。然而轻度胁迫下根系生物量却上升、根冠比增大,表明根系作为植物吸收水分和养分的重要功能器官对于干旱有一定的抵抗能力,同时植物通过减少地

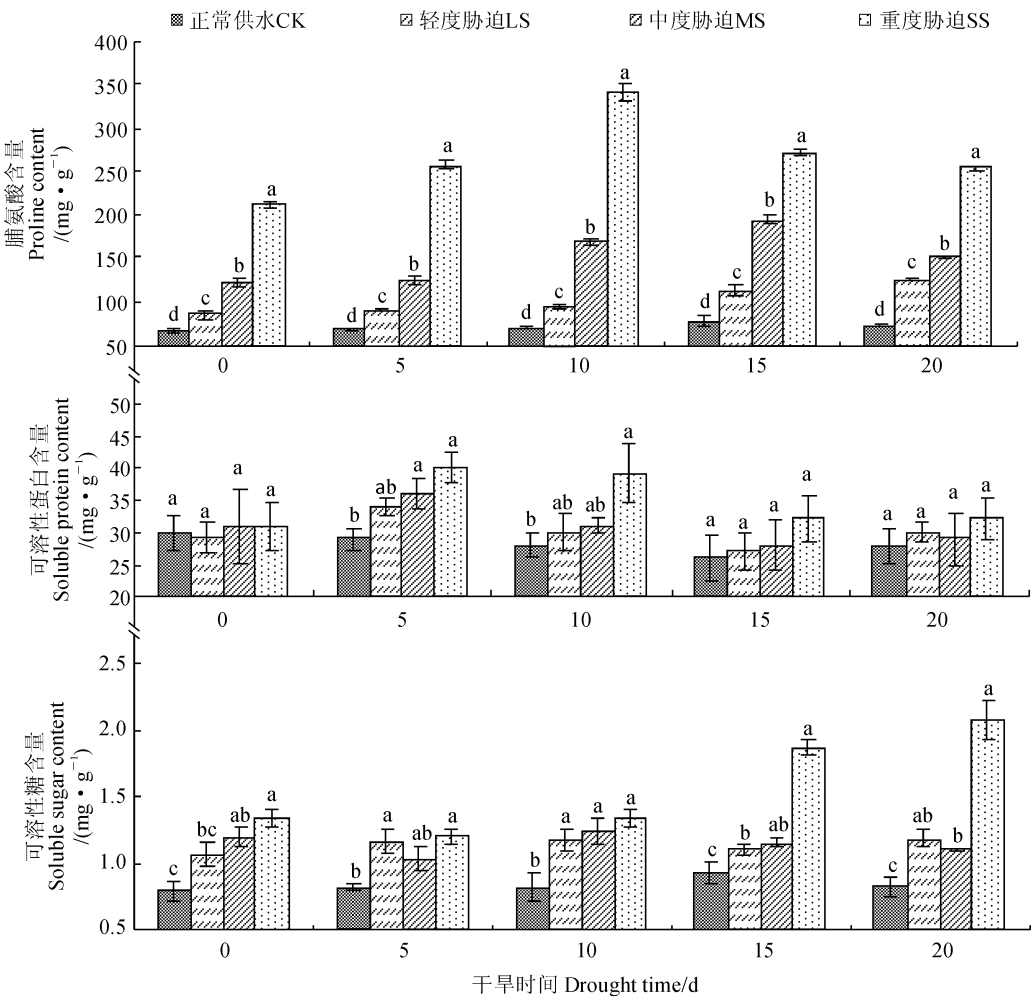


图 2 干旱胁迫对枇杷叶片脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响

Fig. 2 Effects of drought stress on proline, soluble protein and soluble sugar contents of loquat leaves

上生物量抑制蒸腾,调整同化物在根冠间的分配以增大根冠比,因此干旱对地下生物量的影响较滞后^[23]。

叶片相对含水量可以反映植物组织水分亏缺程度,叶绿素则是植物进行光合作用的主要色素,二者都是衡量植物耐旱能力的重要生理指标^[24]。研究结果表明,叶绿素含量在干旱初期略微增加,可能是由于水分胁迫使叶片含水量降低、叶片扩展生长受阻,产生浓缩效应所致,也可能与植物对环境因子的补偿和超补偿效应有关^[25]。在干旱时枇杷叶片叶绿素含量上升保证光合作用的正常进行从而适应干旱环境,说明枇杷具有较强抗旱性,而重度干旱下叶绿素减少是因为叶绿素合成受阻而分解加快^[26]。

而光合作用是植物最重要的合成代谢过程之一,植物受到干旱胁迫首先是通过关闭气孔以减少蒸腾作用,进而阻碍 CO₂ 的进入,叶片可通过气孔和非气孔因素影响植物光合作用^[27]。轻度胁迫时, P_n 随着 C_i 和 G_s 的降低而降低,是因为叶片相对含水量下降会引起气孔关闭,导致气孔导度的降低,说明此时 P_n

的降低是由于气孔限制因素影响^[28]。而中度和重度胁迫时, G_s 迅速降低而 C_i 却呈上升趋势,说明此时非气孔限制是光合速率下降的主导因素,即叶肉细胞光合能力下降。水分利用率在中度干旱时虽然有所下降,但仍大于对照,表明枇杷具有较强的维持细胞膨压的能力和较高的耐旱性,而在重度胁迫后期水分利用率急速下降,说明叶片功能已被破坏^[29-30]。

逆境胁迫促使植物体内超氧阴离子和过氧化氢 (H₂O₂) 等活性氧 (ROS) 增加,低浓度的 ROS 可诱导抗氧化酶基因的表达,从而构建植物防御体系。而高浓度的 ROS 可使细胞膜、蛋白质和 DNA 造成损伤,使细胞膜过氧化进而产生 MDA^[31]。SOD 是抵御氧化损伤的第一道防线,可通过 Haber-Weiss 反应清除植物体内多余的超氧阴离子^[32],而 POD 和 CAT 则进一步将 H₂O₂ 分解为 H₂O 和 O₂,清除活性氧物质并减轻膜脂过氧化造成的伤害,维持植物体内的活性氧离子代谢的动态平衡^[33-34]。本研究中, SOD 活性在中度胁迫时较早到达峰值,而

SOD 活性与植物抗氧化能力呈正相关^[35],与此同时,CAT 活性与 SOD 活性的变化趋势相似,且轻度胁迫下 MDA 含量较对照相差不大,因此结果表明,SOD 和 CAT 能在逆境初期协同作用积极响应干旱从而增强枇杷的抗氧化能力。随着干旱胁迫加重,POD 活性逐渐增加且在干旱胁迫后期依然保持较高水平,表明 POD 在干旱加剧时发挥主要作用,而同时 MDA 含量快速增加,在重度胁迫时叶片内大量累积活性氧,此时自由基的产生和清除失衡,植物的主动防御系统受到破坏,这与崔豫川^[36]关于栓皮栎的研究结果一致。虽然 3 种酶对干旱的响应存在差异,但却相互配合来应对干旱带来的伤害。

干旱胁迫下,植物通过提高渗透调节物质的含量来降低渗透势从而维持体内水分平衡和细胞间膨压基本不变,以此增强植物的抗旱能力^[37]。Pro、SS 和 SP 是植物体内最重要的渗透调节物质。Pro 具有偶极性,其疏水端与蛋白质连接,亲水端与水分子结合,从而使蛋白质通过 Pro 束缚更多的水;另一方

面,胁迫加快有机物的形成、转化和运输,使得营养器官内积累较多的 SS,它能在细胞表面形成独特的保护膜,有效地保护蛋白质、核酸等生物大分子的结构,从而维持生命过程,SP 具有与其相似的功能^[38]。研究表明,随着胁迫程度的加重,Pro 含量的增加幅度大于 SP,说明 Pro 比 SP 发挥着更大的调节作用。而在重度胁迫的后期,SS 含量显著上升,与其他渗透调节物质相比表现出一定的滞后性,表明糖的渗透调节能力高于其他渗透调节物质,SS 在重度干旱时积累可能是因为它能够作为能量或碳氮来源迅速被利用,加快植物的恢复进程^[39]。

综上所述,枇杷叶片在轻、中度干旱胁迫下通过减少地上生物量,抑制蒸腾作用,提高抗氧化酶的活性和增加渗透调节物质的含量等措施保护自身免遭干旱胁迫的伤害,表现出了一定的耐旱性和适应性。但重度胁迫下枇杷叶片光合作用受到严重抑制,细胞结构和功能受到损害难以恢复,超出了枇杷的耐性阈值。

参考文献:

[1] CARBONELL F B, BARRACHINA A C, ROIG A V, *et al.* Effects of irrigation water quality on loquat plant nutrition: Sensitivity of loquat plant to salinity[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1997, **20**(1): 119-130.

[2] 罗华建,刘星辉. 水分胁迫条件下枇杷若干生理指标的变化[J]. 亚热带植物科学, 2004, **33**(1): 19-21
LUO H J, LIU X H. Changes of several physiological determinations in loquat leaves under water stress[J]. *Subtropical Plant Science*, 2004, **33**(1): 19-21.

[3] STELLFELDT A, HUESO J J, CUEVAS J. No need for further fruit thinning in water-deprived loquat trees at preharvest[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 162: 144-149.

[4] ASHRAF M. Inducing drought tolerance in plants: recent advances[J]. *Biotechnology Advances*, 2010, **28**(1): 169-183.

[5] YAO X Q, CHU J Z, WANG G Y. Effects of drought stress and selenium supply on growth and physiological characteristics of wheat seedlings[J]. *Acta Physiol. Plant*, 2009, 31: 1 031-1 036.

[6] GIBBS J. GREENWAY H. Analysis of inhibition of photosynthesis under water stress in the C₄ species *Amaranthus cruentus* and *Zea mays*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity[J]. *Functional Plant Biology*, 2003, **30** (1): 1-47.

[7] 金雅琴,李冬林,陈小霞,等. 不同种源乌柏幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(7): 1 395- 1 402.
JIN Y Q, LI D L, CHEN X X, *et al.* Physiological response of *Sapium sebiferum* seedlings from different provenances to drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident Sin.*, 2012, **32**(7): 1 395-1 402.

[8] VANAJA M, MAHESWARI M, SATHISH P, *et al.* Genotypic variability in physiological, biomass and yield response to drought stress in *pigeonpea*[J]. *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 2015, **21**(4): 541-549.

[9] WANG P, ZHANG B, LI X, *et al.* Ethylene signal transduction elements involved in chilling injury in non-climacteric loquat fruit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, **61**(1): 179-190.

[10] SHAN L L, LI X, WANG P, *et al.* Characterization of cDNAs associated with lignification and their expression profiles in loquat fruit with different lignin accumulation[J]. *Planta*, 2008, 227: 1 243-1 254.

[11] 罗华建,刘星辉,谢厚钊. 水分胁迫对枇杷叶片活性氧代谢的影响[J]. 福建农业大学学报, 1999, **28**(1): 33-37.
LUO H J, LIU X H, XIE H C. Effects of water stress on activated oxygen metabolism in loquat leaves[J]. *Journal of Fujian Agricultural University*, 1999, **28**(1): 33-37.

[12] 杨再强,谢以萍,张旭东,等. 水分胁迫对枇杷果实发育阶段的光合特性和果实品质的影响[J]. 灌溉排水学报, 2007, **26** (6): 89-92.
YANG Z Q, XIE Y P, ZHANG X D, *et al.* Effects of water stress on photosynthetic characteristics in fruit development stage and fruit qualities of loquat[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2007, **26** (6): 89-92.

[13] CUI S M, CHEN L G, NII N. Effects of water stress on sorbitol production and anatomical changes in the nuclei of leaf

- and root cells of young loquat trees[J]. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, 2003, **72**(5): 359-365.
- [14] FERNANDEZ M D, HUESO J J, CUEVAS J. Water stress integral for successful modification of flowering dates in 'Algerie' loquat[J]. *Irrig. Sci.*, 2010, 28: 127-134.
- [15] JUAN J, CUEVAS H J, Loquat as a crop model for successful deficit irrigation[J]. *Irrig Sci*, 2008, 26: 269-276.
- [16] 明 华, 胡春胜, 张 玉, 等. 浸提法测定玉米叶绿素含量的改进[J]. 玉米科学, 2007, **15**(4): 93-95, 99.
- MING H, HU C S, ZHANG Y, *et al.* Improved extraction methods of chlorophyll from maize[J]. *Journal of Maize Science*, 2007, **15**(4): 93-95, 99.
- [17] 张蜀秋. 植物生理学实验技术教程[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [18] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- [19] WANG W X, VINOCUR B, ALTMAN A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance[J]. *Planta*, 2003, 218: 1-14.
- [20] SUN J, GU J, ZENG J. Changes in leaf morphology, antioxidant activity and photosynthesis capacity in two different drought-tolerant cultivars of chrysanthemum during and after water stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 161: 249-258.
- [21] MUNNE B, ALEGRE L. Die and let live; leaf senescence contributes to plant survival under drought stress[J]. *Functional Plant Biology*, 2004, 31: 203-216.
- [22] ONO K, NISHI Y, WATANABE A, *et al.* Possible mechanisms of adaptive leaf senescence[J]. *Plant Biology*, 2001, 3: 234-243.
- [23] LAWLOR D W, CORNIC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**(2): 275-294.
- [24] 庄国庆, 陈万才, 李 锐, 等. 干旱胁迫对厚朴幼苗生理生化影响的研究[J]. 种子, 2013, **32**(2): 12-15.
- ZHUANG G Q, CHEN W C, LI R, *et al.* Effect of peg on the physiological and biochemical characteristics of *Magnolia officinalis* seedlings[J]. *Seed*, 2013, **32**(2): 12-15.
- [25] 冯慧芳, 薛 立, 任向荣, 等. 4 种阔叶幼苗对 PEG 模拟干旱的生理响应[J]. 生态学报, 2011, **31**(2): 371-382.
- FENG H F, XUE L, REN X R, *et al.* Physiological responses of four broadleaved seedlings to drought stress simulated by PEG[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(2): 371-382.
- [26] ANJUM S A, XIE X, WANG L C, *et al.* Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6: 2 026-2 032.
- [27] TEZARA W, MITCHELL V J, DRISCOLL S D, *et al.* Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP[J]. *Nature*, 1999, 1 401: 914-917.
- [28] CORNIC G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis[J]. *Trends Plant Science*, 2000, 5: 187-188.
- [29] KANASHIRO C H, VÁZQUEZ C C, LACLETTE E I, *et al.* Analysis of gene expression and physiological responses in three Mexican maize landraces under drought stress and recovery irrigation[J]. *PLoS One*, 2009, **4**(10): 1-19.
- [30] SAPETA H, COSTA J M, LOURENCQ T, *et al.* Drought stress response in *Jatropha curcas*: growth and physiology[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 85: 76-84.
- [31] WEIR T L, PARKS W, VIVANCO J M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, **7**(4): 472-479.
- [32] 胡 义, 胡庭兴, 陈 洪, 等. 干旱胁迫及复水对香樟幼树生理特性及生长的影响[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(2): 294-301.
- HU Y, HU T X, CHEN H, *et al.* Physiological properties and growth of *Cinnamomum Camphora* saplings under drought stress on growth and rewatering[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident Sin.*, 2015, **35**(2): 294-301.
- [33] SUN J, GU J, ZENG J, *et al.* Changes in leaf morphology, antioxidant activity and photosynthesis capacity in two different drought-tolerant cultivars of chrysanthemum during and after water stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 161: 249-258.
- [34] GIRON I F, CORELL M, GALINDO A, *et al.* Changes in the physiological response between leaves and fruits during a moderate water stress in table olive trees[J]. *Agricultural Water Management*, 2015, 148: 280-286.
- [35] WOO E J, DUNWELL J M, GOODENOUGH P W, *et al.* Germin is a manganese containing homohexamer with oxalate oxidase and superoxide dismutase activities [J]. *Nature Structural Biology*, 2000, **7**(11): 1 036-1 040.
- [36] 崔豫川, 张文辉, 李志萍. 干旱和复水对栓皮栎幼苗生长和生理特性的影响[J]. 林业科学, 2014, **7**(50): 66-73.
- CUI Y C, ZHANG W H, LI Z P. Effects of drought stress and re-watering on growth and physiological characteristics of *Quercus variabilis* seedlings [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, **7**(50): 66-73.
- [37] SINGH R, PANDEY N, NASKAR J, *et al.* Physiological performance and differential expression profiling of genes associated with drought tolerance in contrasting varieties of two *Gossypium* species[J]. *Protoplasma*, 2015, 252: 423-438.
- [38] 赵春桥, 陈 敏, 侯新村, 等. 干旱胁迫对柳枝稷生长与生理特性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2015, **29**(3): 126-130.
- ZHAO C Q, CHEN M, HOU X C, *et al.* Effect of drought stress on the growth and physiological characteristics of *Panicum virgatum* L. [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, **29**(3): 126-130.
- [39] 安玉艳, 梁宗锁, 郝文芳. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略[J]. 生态学报, 2011, **31**(3): 716-725.
- AN Y Y, LIANG Z S, HAO W F. Growth and physiological responses of the *Periploca sepium Bunge* seedlings to drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(3): 716-725.