

枇杷自然生长条件下生理指标的周年变化

樊美丽, 张任凡, 张 涵, 鲁周民

(西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:为了研究大田环境下北缘地区枇杷叶片生理指标的周年变化规律,揭示枇杷生理代谢与季节、气温、降雨的关系。以 14 年生枇杷树为试材,从 2013 年 8 月底现蕾期开始到 2014 年 7 月底,每月月底从树冠外围采集叶片进行生理指标测定,研究北缘地区枇杷叶片主要生理指标的变化规律。结果表明:枇杷处于干旱胁迫状态时叶片可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸等物质含量均明显上升,且超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性均增加;当气温最低时枇杷叶片丙二醛(MDA)、可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸含量以及 SOD、POD、过氧化氢酶(CAT)活性均达周期内最高值;新叶叶绿素含量显著低于老叶,苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性随温度降低而降低,且新叶 PAL 活性大于老叶。说明当枇杷处于干旱和低温胁迫环境时枇杷体内的相关生理指标发生了相应的变化来积极应对逆境环境;新叶与老叶的物质含量及酶活性有一定的差异;随着气温回升、降雨量增加,叶片生理指标表现出与逆境胁迫时相反的变化趋势。

关键词:枇杷;叶片;生理指标;抗逆性

中图分类号:S 667.3 **文献标识码:**B **文章编号:**1001-0009(2015)21-0031-05

枇杷(*E. japonica* Lindl.)作为原产于亚热带的树种,在中国已有 2 200 多年的栽培历史,主要分布于秦岭以南的广东、福建、浙江、江苏、四川、陕南等地多作果树栽培,在日本、印度、巴西、西班牙等地也有广泛的栽培,是一种需水量较多的果树^[1]。枇杷喜光、稍耐阴、不耐寒,在年均气温 12℃ 以上的地方才能正常生长。枇杷生长缓慢、寿命长,1 年可发 3 次新梢;适应性较广,对土壤要求不严,一般的土壤均能正常生长,但以含沙或石砾较多的疏松壤土为最好^[2]。夏、秋、冬季雨量偏少,会导致树势、抗逆性减弱;持续暖冬现象可能导致枇杷树体缺少寒冷锻炼,对突如其来的低温较敏感,都可能导致枇杷冻害的发生^[3]。

安康市地处秦巴山区,是中国枇杷自然分布的北缘地区。近年来由于该地区降雨量减少,冬春季节干旱严

重,对枇杷生长造成严重影响;加之冬季气温较低,也是限制枇杷生产的一大因素。前人关于枇杷生理代谢的研究多是基于逆境胁迫条件下的研究,而对于整个生长期生理代谢的研究尚少见报道,且前人的研究多集中在盆栽模拟环境下,对于大田环境下枇杷生理的研究较少。该试验以安康地区大田环境下的 14 年生枇杷为试材,通过对其一个生长周期内叶片相关生理指标的测定分析,研究其叶片生理代谢的规律,旨在探索不同季节、温度、降雨条件等环境因素与其生理代谢的关系,为枇杷栽培管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验设在西北农林科技大学安康北亚热带果树试验站,试验区海拔 350~370 m,年均气温 15.5℃,年降水量 1 000 mm,无霜期 253 d,土壤为黄棕壤砂质土。枇杷园位于东南向梯田坡地,栽植株行距为 3 m×4 m。

1.2 试验材料

供试枇杷品种为“长崎早生”,树龄均为 14 年生,长势基本一致。在整个试验过程中采用统一的栽培管理方式。

1.3 试验方法

选取位于同一坡度和坡向且长势一致的枇杷树 3

第一作者简介:樊美丽(1989-),女,硕士研究生,研究方向为枇杷逆境生理。E-mail:fmilsilence@sina.com.

责任作者:鲁周民(1966-),男,研究员,博士生导师,研究方向为植物资源利用。E-mail:lzm@nwsuaf.edu.cn.

基金项目:杨凌示范区农业科技示范推广能力提升资助项目(2014-TS-19);财政部“以大学为依托的农业科技推广模式建设”资助项目(XTG2014015)。

收稿日期:2015-05-19

株,从2013年8月底枇杷现蕾期开始到2014年7月底为止,在每月26—30日采集叶片样品。叶片均采自树冠外围当年生枝条顶端第2~5片叶,每株10~12片。所采样品当天运回实验室,取部分样品测定水分含量,其余放入4℃冰箱保存,次日用液氮研磨,测定生理指标。

1.4 项目测定

叶片水分含量测定采用烘干称重法。丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸法^[4-5];GSH含量测定参照 ELL-

MAN^[6]的方法。可溶性蛋白质含量测定参照 BRADFORD 等^[7]的方法;可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法^[8];游离脯氨酸含量测定采用茚三酮显色法^[9];总叶绿素总量测定参照杨振德^[10]的方法。超氧化物歧化酶(SOD)活性测定参照 PROCHAZKOVA 等^[11]的方法;过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性和苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性测定参照李合生等^[13]的方法。试验期间降雨和气温变化见表1和图1。

表 1

试验期间试验站降雨变化

Table 1

Change of rainfall condition in test station during the test

降雨量名称	12小时降雨量	8月	9月	10月	11月	12月	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月
The name of the rainfall	12 hours rainfall /mm	August /d	September /d	October /d	November /d	December /d	January /d	February /d	March /d	April /d	May /d	June /d	July /d
小雨 Light rain	0.1~4.9	0	0	2	6	2	1	4	5	4	5	4	3
小雨-中雨 Light rain-Moderate rain	3.0~9.9	0	1	1	2	0	0	4	3	4	3	2	1
中雨 Moderate rain	5.0~14.9	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0	1	2
中雨-大雨 Moderate rain-Heavy rain	10.0~22.9	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
大雨 Heavy rain	15.0~29.9	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0

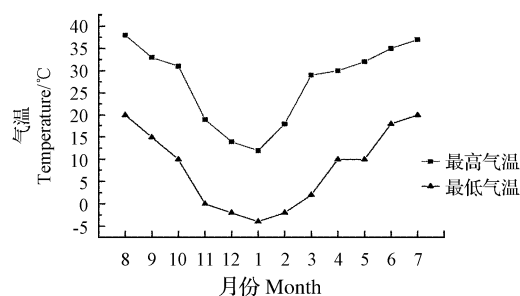
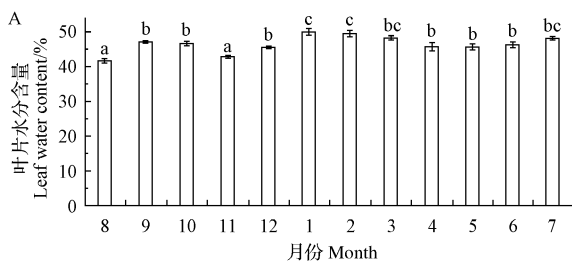


图 1 试验期间气温的变化

Fig. 1 Temperature change during the test

1.5 数据分析

利用 Excel 2003 进行数据整理,SPSS 18 统计分析软件进行一元方差分析(ANOVA),平均数间的多重比较采用 LSD 检验方法,运用 Origin 软件作图。



2 结果与分析

2.1 叶片水分含量、MDA 含量的变化规律

叶片水分含量的变化受蒸腾和代谢的影响最大。从图 2-A 可以看出,叶片水分含量在 1 月达到最大值为 $(50.00 \pm 1.00)\%$,8 月和 11 月含量最低分别为 $(41.65 \pm 0.61)\%$ 和 $(42.86 \pm 0.30)\%$ 。4 月至 7 月均有不同程度的降雨量,叶片水分含量呈现逐渐上升趋势,4 月采集的叶片为当年生的新叶,水分含量显著低于 3 月。MDA 含量的高低是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和脂膜破坏程度的重要指标^[14]。植物体内 MDA 含量的增加会对质膜的结构和功能造成不良的影响,从图 2-B 可以看出,叶片 MDA 含量呈先升高后下降的趋势,说明在低温胁迫环境下枇杷体内的氧化代谢失调产生较多的自由基,从而造成 MDA 含量的增加。2—7 月气温逐渐回升,且降雨量较大,树体不至受到逆境胁迫,MDA 含量呈逐渐下降趋势。

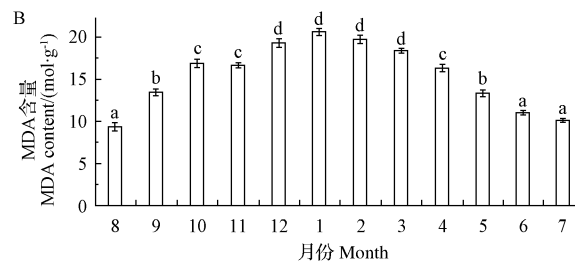


图 2 不同月份叶片水分、MDA 含量的变化

Fig. 2 Change of leaf water,MDA contents in different months

2.2 叶片可溶性蛋白质、可溶性糖含量的变化规律

植物体内的可溶性蛋白质含量是一个重要的生理指标,是植物抗逆境的重要指标之一。可溶性蛋白质是植物体内氮素存在的主要形式,其含量的多少与植物的

代谢和衰老有密切的关系,同时它与植物体维持渗透压抗脱水也有很大关系^[15]。从图 3-A 可知,可溶性蛋白质含量在 1 月达到最高值为 $(70.55 \pm 0.53) \text{ mg/g}$,说明冻害胁迫下可溶性蛋白质含量增加来积极应对逆境环境。

2—7月含量呈现逐渐下降的趋势。可溶性糖含量与植物抗寒性有密切关系,可溶性糖含量的增加对提高细胞液浓度、增强细胞液的流动性和维持细胞膜在低温下的正常

功能等方面有重要作用^[16]。从图 3-B 可知,随着时间、气温的变化,叶片的可溶性糖含量呈先逐渐上升后逐渐下降的趋势,1月达最高值为 (277.45 ± 1.23) mg/g。

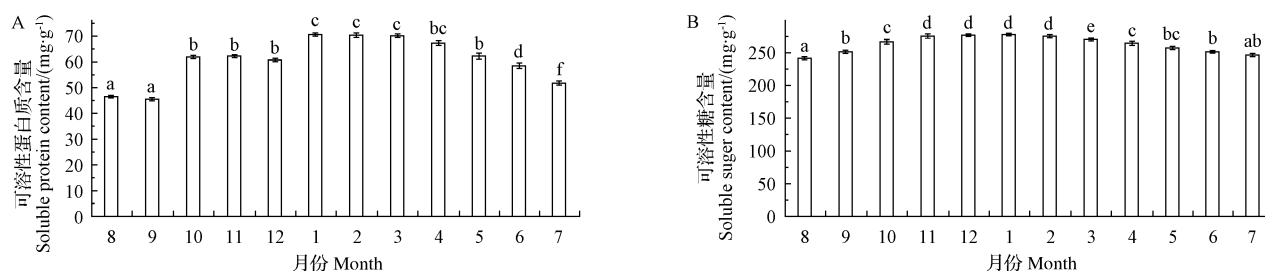


图 3 不同月份可溶性蛋白质、可溶性糖含量的变化

Fig. 3 Change of soluble protein, soluble sugar contents in different months

2.3 叶片脯氨酸含量和叶绿素含量的变化规律

在干旱、冻害等胁迫条件下植物体内脯氨酸大量积累,积累的脯氨酸可作为植物细胞质内渗透调节物质^[17]。由图 4-A 可以看出,叶片的脯氨酸含量呈先升高后下降趋势,在 1 月达最高值 (39.32 ± 0.30) mg/g。8—11 月含量升高可能与遭遇干旱胁迫有关,11—1 月含量升高可能是受到冻害胁迫的原因,2—7 月含量下降与气

温的回升及降雨量的增加有很大关系。叶绿素是光合作用中最重要的光合色素,而叶绿素的分子结构不稳定,容易受光照、温度、水分等的影响^[18]。一般秋季多数植物的叶子变黄就是因为低温使叶片中叶绿素含量下降的原因。由图 4-B 可以看出,叶绿素含量随气温降低逐渐降低,4 月份为当年生新叶叶绿素含量显著($P < 0.05$)较低,4—7 月气温回升,叶绿素含量也逐渐升高。

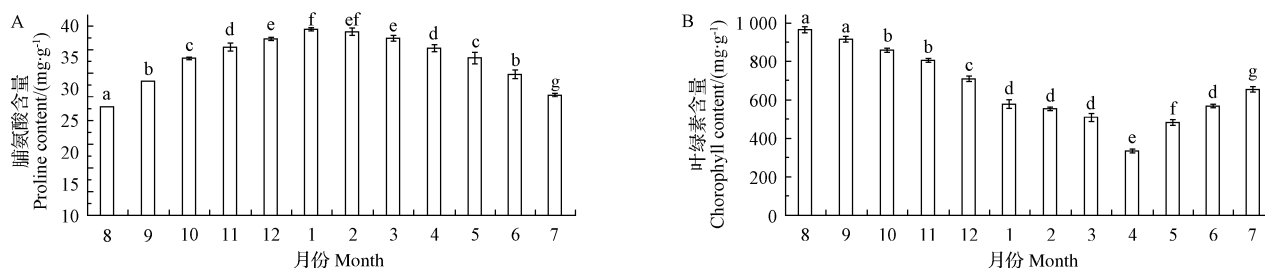


图 4 不同月份脯氨酸、叶绿素含量的变化

Fig. 4 Change of proline, chlorophyll contents in different months

2.4 叶片保护酶活性的变化规律

超氧化物歧化酶(SOD)是一种保护酶,主要功能是清除超氧化物阴离子,防止生物膜脂质过氧化,对生物膜起保护作用。SOD 活性整体呈现先升高后下降的变化趋势(图 5-A),1 月底达最高值 (134.49 ± 0.41) U/mg,说明当冬季气温降低时 SOD 活性升高来减轻树体冻害,2—7 月

气温回升,环境条件有利于树体生长,SOD 活性也相应下降。作为一种重要的保护性酶,过氧化物酶(POD)广泛存在于植物有机体中,它不仅参与植株的形态发生和形态建成,还参与植物有机体对外界不良胁迫(干旱、寒冷、病害等)的应答^[19]。由图 5-B 可知,POD 活性先升高后下降,随气温降低而升高,说明枇杷处于低温胁迫时 POD 活性

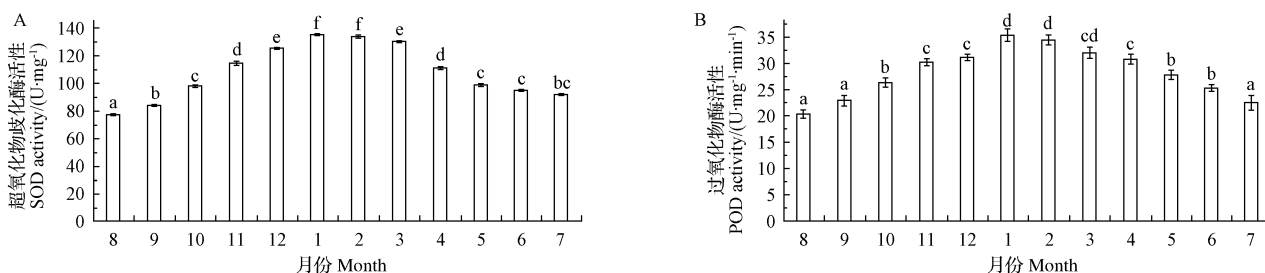


图 5 不同月份 SOD, POD 活性的变化

Fig. 5 Change of SOD, POD activities in different months

会显著升高来积极应对低温胁迫。

由图 6-A 可看出,当枇杷树体可能遭遇干旱胁迫时过氧化氢酶(CAT)活性降低,随着气温降低,当处于低温胁迫时 CAT 活性升高,2—7 月随着气温回升、降雨量增大 CAT 活性逐渐降低。苯丙氨酸解氨酶(PAL)是植物体内苯丙烷类次生物质代谢的关键酶。苯丙烷

类途径生成的中间产物及其次生代谢产物在植物的抗病虫害过程中起着极其重要的作用^[20]。由图 6-B 可看出,PAL 活性随时间变化呈现先下降后较平稳的趋势,1 月 PAL 活性达最低值(2.57 ± 0.15) U/g,1—3 月无显著差异,4 月 PAL 活性极显著($P < 0.01$)高于 3 月,4—7 月差异不大,说明新叶的 PAL 活性较高。

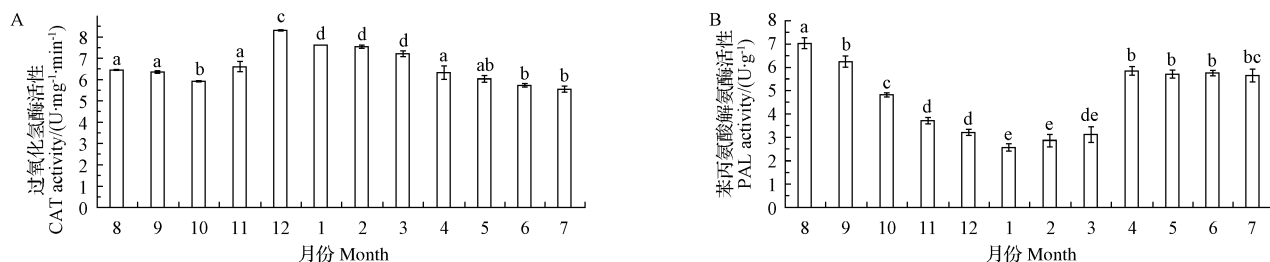


图 6 不同月份 CAT ,PAL 活性的变化

Fig. 6 Change of CAT ,PAL activities in different months

3 结论与讨论

对枇杷一个生长周期内叶片物质含量及保护酶活性等生理指标进行测定分析,结果显示降雨量及气温的变化均会对叶片物质含量及酶活性产生影响。8 月至翌年 1 月降雨量较少,枇杷处于干旱胁迫状态时叶片可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸等相关物质含量均明显上升,且 SOD、POD 活性均增加,可能是树体积极应对干旱胁迫的结果,体现枇杷可以通过调整自身的生理代谢来应对土壤干旱对枇杷生长产生的逆境环境,说明枇杷自身具有一定的抗逆能力,这与黄晓霞等^[1]的研究结果一致。脯氨酸作为植物细胞质的重要渗透调节物质,可反映植物对逆境的适应能力和抵抗能力^[21],当植物受干旱胁迫后体内游离脯氨酸含量会增加,这是树体对胁迫的一种适应和保护机制^[22]。研究结果表明,当枇杷处于干旱胁迫环境时可通过增加自身组织的脯氨酸、可溶性糖含量进行渗透调节,以维持细胞含水量和膨压,从而增加抗旱能力和抗逆性,这与程小毛等^[23]对香樟幼苗的研究结果一致。

很多植物在适应低温的过程中会逐渐形成一套低温时应机制以增强抗寒力。植物体内的渗透调节物质含量与细胞内束缚水含量具有一定的相关性,其含量高低可反映树体抗寒性的强弱。12 月底到 1 月底为试验站气温最低的时期,枇杷叶片 MDA、可溶性蛋白质、可溶性糖、脯氨酸含量以及 SOD、POD、CAT 活性均达周期内最高值,前人许多研究表明,植物体内渗透调节物质(可溶性蛋白质、脯氨酸、MDA 等)的含量及抗氧化酶活性等与植物抗冻性密切相关^[24],该研究结果显示,可溶性蛋白质、脯氨酸、MDA 含量变化趋势相同,随气温的降低含量都逐渐增加,这与马艳青等^[25]、康国章等^[24]的研究结果一致。MDA 是树体受到胁迫后产生的一种中

间产物,其含量的变化与树体的抗逆性有直接的关系。可溶性蛋白质能增强细胞的持水力,减轻原生质因结冰而受伤害的机会。大量研究表明低温胁迫下植物可溶性蛋白质含量增加,与抗寒性存在正相关^[15]可溶性糖是植物体内重要的渗透调节物质,大多数研究者均认为植物体内可溶性糖的积累可以增加渗透压,起到冰冻保护剂的作用,与植物抗寒性呈正相关^[15]。在低温条件下植物体内会产生大量的超氧阴离子自由基,从而引起植物体内的保护体系进行反应对植物进行保护,SOD、CAT 等均属于植物此保护体系。李淑艳等^[26]研究冷胁迫对黄瓜幼苗抗寒性相关生理指标的影响的结果显示,在冷害胁迫下植物体内的 SOD、CAT 活性均升高,与该试验的结果一致。

枇杷为常绿小乔木,3—4 月为叶片更新旺盛时期,研究结果显示新叶的水分含量、可溶性蛋白质、MDA、脯氨酸、叶绿素含量均明显低于老叶,可能与物质积累初期积累量较少有关。PAL 在植物苯丙烷代谢中与植物抗性应激反应密切相关,在植物形成次生物质如木质素、植保素等中起重要作用;对植物抵御病虫害、生长发育、防紫外辐射及构成植物支撑系统等都具有重要的意义^[27]。研究表明,新叶的 PAL 活性显著高于老叶,且随着温度的降低 PAL 活性呈现下降的趋势,这与秦鑫等^[27]的研究结果一致。研究枇杷生理指标代谢的规律对于提高枇杷的科学栽培管理水平具有重要的意义,以上几个叶片生理指标可作为指导枇杷科学管理的理论依据。

参考文献

- [1] 黄晓霞,左任英,程小毛. 土壤干旱对枇杷幼苗生理代谢的影响[J]. 安徽农业科学,2011,39(17):10247-10248.
- [2] 王洋,姜卫兵,魏家星,等. 枇杷的文化意蕴及其在园林绿化中的应用[J]. 江苏农业科学,2014,42(2):127-130.

- [3] 张辉,蔡秋英. 枇杷防冻栽培技术[J]. 福建果树, 2005(4):45-46.
- [4] 赵世杰,许长城,邹琦,等. 植物组织中丙二醛测定方法的改进[J]. 植物生理学通讯, 1991,30(3):207-210.
- [5] HODGES D M, DELONG J M, FORNEY C F, et al. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds[J]. Planta, 1999,207(4):604-611.
- [6] ELLMAN G L. Tissue sulfhydryl groups[J]. Arch Biochem Biophys, 1959,32:70-77.
- [7] BRADFORD K J, SHARKEY T D, FARQUHAR G D. Gas exchange, stomatal behavior and $\delta^{13}\text{C}$ values of the *flacca* tomato mutant in relation to abscisic acid[J]. Plant Physiol, 1983,72(1):245-250.
- [8] RENAUT J, LUTTS S, HOFFMANN L, et al. Responses of poplar to chilling temperatures: proteomic and physiological aspects[J]. Plant Biology, 2004,6(1):81-90.
- [9] BATES L S, WALDREN R P, TEARE I D. Rapid determination of free proline for water-stress studies[J]. Plant and Soil, 1973,39(1):205-207.
- [10] 杨振德. 分光光度法测定叶绿素含量的探讨[J]. 广西农业大学学报, 1996,15(2):145-150.
- [11] PROCHAZKOVA D, SAIRAM R K, SRIVASTAVA G C, et al. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves[J]. Plant Science, 2001,161(4):765-771.
- [12] 李合生,陈翠莲. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 武汉:华中农业大学出版社, 1998:136-137.
- [13] 李合生,孙群. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000:164-169.
- [14] WALTER L. 植物生态生理学[M]. 翟志席,译. 北京:中国农业大学出版社, 1997:36-39.
- [15] 石峰. 低温对园林植物体内渗透物质与丙二醛含量的影响[J]. 山东林业科技, 2011(5):85-88.
- [16] 王孝宣,李树德,东惠茹,等. 番茄品种耐寒性与 ABA 和可溶性糖含量的关系[J]. 园艺学报, 1998,25(1):56-60.
- [17] 王小华,庄南生. 脯氨酸与植物抗寒性的研究进展[J]. 中国农学通报, 2008,124(11):398-402.
- [18] 许丽颖,王庆芬,张俊晟,等. 九种不同类型彩叶植物色素含量的季节性变化研究[J]. 北方园艺, 2013(6):59-62.
- [19] 刘志斋,蔡一林,王久光. 不同低温处理对离体玉米叶片 POD 活性的影响[J]. 西南农业大学学报(自然科学版), 2004,26(4):386-388.
- [20] 王勇,谢会,张昭其,等. 香蕉果实贮藏冷害与 PAL 活性及可溶性蛋白的关系[J]. 果树学报, 2004,21(2):149-152.
- [21] 涂美艳,陈栋,谢红江,等. 大五星枇杷花果抗冻差异的生理初探[J]. 中国南方果树, 2010,39(3):33-36.
- [22] 张晓平,方炎明,陈永江. 淹涝胁迫对鹅掌楸属植物叶片部分生理指标的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2006,15(1):41-44.
- [23] 程小毛,罗翠琴. 不同土壤水分处理对香樟幼苗生理特性的影响[J]. 江苏农业科技, 2013,41(9):171-172.
- [24] 康国章,岳彩凤,彭慧芳. 冻害胁迫对小麦叶片抗寒生理生化指标的影响[J]. 河南农业科学, 2011,40(12):56-60.
- [25] 马艳青,戴雄泽. 低温胁迫对辣椒抗寒性相关生理指标的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2000,26(6):374-377.
- [26] 李淑艳,于锡宏. 冷胁迫对黄瓜幼苗抗寒性相关生理指标的影响[J]. 北方园艺, 2002(6):52-53.
- [27] 秦鑫,石兰馨,杨丹慧. 水分胁迫下植物 L-苯丙氨酸解氨酶活性变化的研究[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 1985,21(增刊 1):18-21.

Physiological Indexes Change Rule Loquat Under the Condition of Natural Growth Throughout the Year

FAN Meili, ZHANG Renfan, ZHANG Han, LU Zhoumin

(College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: Selecting 14-year-old of 'Nagasaki early' loquat as test material, starting from the bud period (the end of August 2013) until the end of July 2014, collecting leaves from canopy outside to determine physiological indexes end of each month, and study the main physiological indexes change rule of the north rim loquat leaf. In order to study the physiological indexes change rules of the field environment loquat leaf throughout the year, reveal the relationship between physiological metabolism and season, air temperature, rainfall. The results showed that under drought stress the content of soluble protein, soluble sugar, proline were significantly increased, and SOD, POD activities were increased; when the temperature was the lowest the content of MDA, soluble protein, soluble sugar, proline and the SOD, POD and CAT activities achieved cycle peak. The chlorophyll content of new leaves were significantly lower than old leaves, PAL activity varies with temperature was lower and lower, PAL activity of new leaves was greater than the old leaves. Illustrating that when under the drought and low temperature stress environment the related physiological indexes in the body of loquat corresponding changed to actively cope with adversity environment. The material content and enzyme activity has certain differences between the new and old leaves, leaf physiological indexes showed the opposite change tendency with the rise of temperature and the increase of rainfall.

Keywords: loquat; leaf; physiological index; resistance