

自然干旱条件下2个石榴品种生长和 光合等生理特性的变化

卓热木·塔西¹, 木合塔尔·扎热², 卢明艳³, 帕丽旦·阿布什⁴, 吴正保²

(1. 新疆林科院防沙治沙研究所, 新疆 乌鲁木齐 830063; 2. 新疆林科院经济林研究所, 新疆 乌鲁木齐 830063;
3. 新疆林科院园林绿化研究所, 新疆 乌鲁木齐 830063; 4. 哈密市林业管理站, 新疆 哈密 839000)

摘要:以石榴品种中农红和突尼斯作为研究对象, 采用盆栽人工控水法, 研究自然干旱条件下2个石榴品种生长量特征参数、光合特性参数、膜脂过氧化程度及其保护酶类活性和渗透调节物质含量等指标变化。结果表明: 随着土壤相对含水量的自然下降, 2个石榴品种的干物质积累率、叶片细胞相对电导率、丙二醛含量和游离脯氨酸含量均呈现上升趋势, 光合速率(P_n)均逐渐减少, 蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、过氧化氢酶(CAT)活性和可溶性糖含量均呈现先升后降的趋势, 根冠比、水分利用效率(WUE)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性和可溶性蛋白含量变化趋势均有所不同。土壤相对含水量从70%自然降到30%期间, 2个石榴品种叶片细胞相对电导率均没有显著变化, 而 P_n 分别从 $17.117 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $15.783 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下降为 $4.583 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $5.033 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 此时2个石榴品种可溶性糖含量表现出最高值, 分别为7.052%和7.414%。土壤相对含水量从30%继续下降后, 2个石榴品种 P_n 、 Tr 、 WUE 、 G_s 和可溶性糖含量均开始大幅度下降, 而干物质积累率、 C_i 、叶片细胞相对电导率、SOD活性、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量均开始上升。总之, 自然干旱条件下, 2个石榴品种幼苗能保持正常生长的条件是土壤相对含水量 $\geq 30\%$, 若土壤相对含水量 $< 30\%$, 2个品种均可能会受到严重伤害或不可恢复的损失。

关键词: 石榴; 自然干旱; 生长特征; 光合特性; 土壤相对含水量

中图分类号: S665.4; Q945.78 **文献标志码:** A

Changes in growth and photosynthetic and other physiological characteristics of two pomegranate cultivars under drought condition

ZORAM Tax¹, MUHTAR Zari², LU Ming-yan³, PARIDAM Abux⁴, WU Zheng-bao²

(1. Institute of Sand Control and Desertification Control, Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi, Xinjiang 830063, China;

2. Institute of Economic Forest, Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi, Xinjiang 830063, China;

3. Institute of Landscape Planning Project Design, Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi, Xinjiang 830063, China;

4. Forestry Management Station of Kumul City, Kumul, Xinjiang 839000, China)

Abstract: Using pomegranate cultivars, Zhongnonghong and Tunisia, as the research objects planted in the artificially controlled water environment, we studied the changes in growth parameters, photosynthetic parameters, membrane lipid peroxidation, protective enzyme activities, and content of osmotic adjustment substance in the two cultivars under drought condition. The results showed that, with the natural decline of relative water content of soil, the dry matter accumulation rate, relative conductivity, leaf MDA content and proline content of two pomegranate cultivars demonstrated a rising trend but the photosynthetic rate (P_n) decreased. The transpiration rate (Tr), stomatal conductance (G_s), catalase (CAT) activity, and soluble sugar content decreased following an initial increase. However, the root-shoot ratio, water use efficiency (WUE), intercellular CO_2 concentration (C_i), superoxide dismutase (SOD) activity, peroxidase (POD) activity, and soluble protein content had inconsistent trend. When relative water content of soil decreased from 70% to 30%, the relative conductivity of leaf cells of two pome-

granate cultivars was not significantly impacted, but the Pn in both of the cultivars was decreased from $17.117 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $15.783 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ to $4.583 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $5.033 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively while the soluble sugar content of two pomegranate cultivars reached the highest value, 7.052% and 7.414% in Zhongnonghong and Tunisia, respectively. With continuous decrease in relative water content of soil below 30%, the Pn , Tr , WUE , G_s , and soluble sugar content of two pomegranate cultivars were significantly decreased, but there were a rising trend on the dry matter accumulation rate, C_i , relative leaf cell conductivity, SOD activity, soluble protein, and free proline content. In conclusion, under natural drought conditions, two studied pomegranate cultivars seedlings could maintain the normal growth when relative water content of soil is above 30%, however, if the relative water content of soil drops below 30%, these two pomegranate cultivars are likely to suffer serious injury or unrecoverable loss.

Keywords: pomegranate; natural drought; growth characteristics; photosynthetic characteristics; soil relative moisture content

石榴 (*Punica granatum* L.) 属石榴科 (Punicaceae) 石榴属植物, 原产于印度、阿富汗等中亚地区, 是一种集生态、经济、社会效益、观赏价值与保健功能于一身的优良果树^[1]。其果实富含类黄酮、安石榴苷、酚酸等生物活性物质, 保健功能强, 越来越受到消费者的喜爱^[2-4]。我国石榴栽培已有 2000 多年历史, 经过长期的自然选择和人工驯化, 逐渐形成了如新疆叶城、陕西临潼、山东枣庄、河南开封、安徽怀远、四川会理、云南蒙自等特色鲜明的栽培群体和综合性状优良的系列遗传种质资源, 种质资源丰富, 发展前景广阔^[5]。近年来, 随着新疆特色林果业的迅速发展, 与其它新疆特色优质树种一样, 石榴也在种植面积和产量上得到了前所未有的发展, 已变成了南疆多个县城果农的精准脱贫致富支柱产业之一。但是, 由于新疆当地石榴主栽品种较单一, 在果实形态、颜色、品味等品质指标的丰富多彩性上无法满足消费者日益提高的需求, 亟待科研工作者通过引进和选育等手段, 筛选出适合新疆气候条件的新品种。虽然引进石榴新品种是迅速将外地优良品种引入本地, 解决石榴生产迫切需要新品种的一条最经济、最简单、最有效的途径之一, 但是首先需验证其对新环境的生态适应能力^[6-7]。新疆是典型的内陆干旱、半干旱地区, 尤其是石榴主栽区南疆四地(州) 基本属于水资源亏缺区, 干旱胁迫是影响干旱、半干旱地区果树生长和环境变化最主要、最直接的因素, 具有分布范围广, 延续时间长, 发生频率高和威胁危害大等特点^[8-10]。因此, 新疆引进石榴新品种时, 研究其对于干旱环境的生理形态响应是评价石榴生态适应性的主要依据之一。目前, 在干旱条件下石榴光合作用、渗透调节物质含量、膜脂过氧化程度及保护酶活性等方面的研究较少^[11-12], 其对自然干旱的生理生化响应

研究尚未见报道。本研究以引进的石榴优良品种中农红和突尼斯作为研究对象, 采用盆栽人工控水法, 研究自然干旱条件下的 2 个石榴品种干物质积累率、根冠比、光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、水分利用效率(WUE)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶片细胞相对电导率、丙二醛含量、抗氧化酶活性、可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量等指标的变化趋势, 探讨其在自然干旱下的生理生化反应机理, 为石榴在干旱区的适栽区划分和栽培管理模式的制定提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

以中农红和突尼斯的一年生石榴幼苗为材料, 于 2017 年 3 月 15 日从河南郑州市高村乡引进中农红和突尼斯一年生幼苗各 100 株, 在冷库保存。到 4 月 13 日选取基径和根系基本一致, 无病虫害和无机械损伤的幼苗植入已装土 10.5 kg(湿土)的花盆(35 cm × 40 cm)中, 土质为壤土(商品松针土), 土壤田间持水量为 29.3%(即土壤相对含水量 100%时的土壤净含水量)。每盆种植 1 株, 按常规管理, 每天早、晚补充当天耗散的水量(用称量法), 土壤相对含水量保持在 70%左右, 试验开始之前不进行遮雨, 试验开始之后, 当下雨时对全部幼苗采取了遮雨措施, 试验期间空气温度、湿度和降雨量情况见图 1。到 7 月 4 日, 根据幼苗长势情况对石榴各品种进行再次选苗(每个处理 5 个重复), 并开始进行自然干旱胁迫处理(停止浇水), 当土壤相对含水量从 70%(对照, 7 月 5 日)分别降到 60%(7 月 6 日)、50%(7 月 7 日)、40%(7 月 8 日)、30%(7 月 10 日)、20%(7 月 17 日)和 10%(8 月 3 日)时, 首先测定光合特性参数指标及生长量特征参数指标, 然后

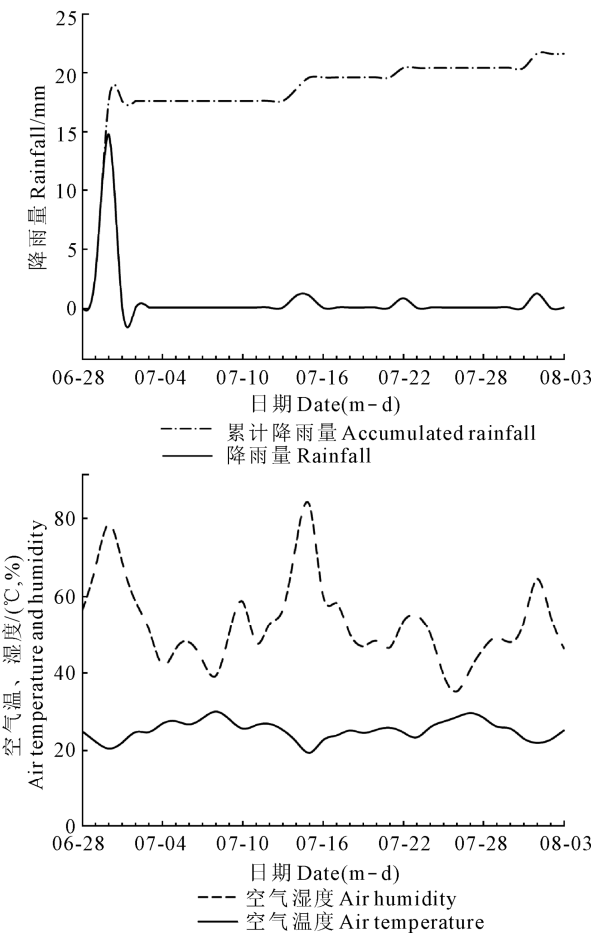


图1 试验地空气温、湿度和降雨量情况

Fig.1 Rainfall and air temperature, humidity in the study area
各干旱处理的每株幼苗随机选取2片功能叶测定叶片相对电导率,并对于旱处理的每株幼苗随机采叶样,共10片用铝箔纸包裹后放入液氮固定,-80℃超低温冰箱保存,待用测定MDA、抗氧化酶活性和渗透调节物质含量等指标。

1.2 测定方法

1.2.1 土壤相对含水量测定 土壤相对含水量采用称量法测定^[13]。在花盆装土过程中,不同时间段另取一定量(500 g左右)的湿土5份,装入密封袋拿到实验室备用。称取100 g湿土(T_M)放入已知质量的铝盒中,然后在80℃下烘至恒量,称干质量(T_D)。同时称取100 g湿土放入已知质量的底筛网PVC环管中,将其置于另一个环管(空的)上面,中间用滤纸隔开以免流土,开始灌水一直到土壤表面掩盖水层为止,静置2 h使重力水滴流,称其质量,然后减去PVC环管的质量,计算出饱和水状态的土质量(T_B),5次重复。土壤相对含水量的计算公式如下:

$$\text{土壤相对含水量}(\%) = \frac{(T_M - T_D)}{(T_B - T_D)} \times 100\%$$

1.2.2 生长量特征参数测定 当土壤相对含水量降到目标干旱梯度时,将每一盆中的幼苗采用自来

水冲洗法从盆中小心取出,前两次用自来水冲洗,第三次用无离子水冲洗干净,吸水纸吸干,从根颈剪开根部和地上部分,并迅速称其鲜重(FW),然后放置烘箱在110℃下杀青5 min,80℃下烘至恒重,称干重(DW),记录并进一步计算干物质积累率和根冠比。计算公式^[14]如下:

$$\text{干物质积累率}(\%) = \frac{\text{总生物量干重}}{\text{总生物量鲜重}} \times 100\%$$

$$\text{根冠比} = \frac{\text{地下部分干重}}{\text{地上部分干重}}$$

1.2.3 光合参数测定 当土壤相对含水量降到目标干旱梯度时,于9:00-12:30,在每个石榴品种每株幼苗上选择功能叶(从枝条顶部倒数第5~8个完全叶)2片,采用光合测定系统(CIRAS-2,美国PP SYSTEMS公司)自动阔叶叶室PLC6(U) Broad测定其光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间CO₂浓度(C_i),每个叶片记录3组稳定值,每个梯度的干旱处理共测5株,并采用光合速率与蒸腾速率比值计算水分利用效率(WUE),每次测定时的光强度均控制在1300 μmol·m⁻²·s⁻¹,CO₂浓度控制在385±5 μmol·m⁻²·s⁻¹。2个石榴品种的光合参数的测定以株为单位同步进行,以免测定时间段不同而产生误差。

1.2.4 膜脂过氧化及其保护酶活性的测定 叶片相对电导率和膜脂过氧化程度的测定参照文献[15]。其中叶片相对电导率的测定采用电解质外渗法;丙二醛(MDA)含量参考硫代巴比妥酸(TBA)显色法。

膜脂过氧化保护酶活性测定前,每个处理的每个重复取叶样0.2 g,置于预冷的研钵中,加5 mL预冷0.05 mmol·L⁻¹磷酸缓冲液(pH=7.8),在冰上研磨成浆,在4℃,10 000 r·min⁻¹下离心20 min,分离上清液,4℃下保存备用。超氧化物歧化酶(SOD)活性测定参照Giannopolitis和Ries的方法^[16];过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚显色法测定^[17];过氧化氢酶(CAT)活性测定采用Grace的方法^[18]。

1.2.5 渗透调节物质含量测定 渗透调节物质含量的测定参考植物生理生化试验原理和技术^[19]。其中可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法;可溶性蛋白含量的测定采用考马斯亮蓝染色法;游离脯氨酸含量的测定采用茆三酮显色—比色法。

1.3 统计分析

用IBM SPSS Statistics Version 22.0统计软件对试验所测数据进行单因素方差分析(Duncan法),用

SigmaPlot for Windows Version 12.5 进行作图。图表中的不同小写字母表示在不同干旱处理间有显著 ($P<0.05$) 差异,所有数据均取 ($n\geq 3$) 平均值 (means $\pm$ Std. Deviation)。

2 结果与分析

2.1 自然干旱下 2 个石榴品种生长特征参数变化

由图 2 可知,随着土壤相对含水量的自然下降,2 个石榴品种的干物质积累率呈现出先平稳后迅速升高的变化趋势。在土壤相对含水量从 70% 降到 40% 期间,中农红的干物质积累率变化不大,各干旱梯度间的差异均不显著 ($P>0.05$),而土壤相对含水量降到 30% 开始,其干物质积累率有了显著的上升趋势,土壤相对含水量分别为 30%、20% 和 10% 时候的中农红整株干物质积累率均显著高于对照 ($P<0.05$),其值分别为 56.21%、62.91% 和 82.63%,比对照分别高 8.8%、21.8% 和 59.9%。突尼斯的整株干物质积累率在土壤相对含水量从 70% 降到 30% 的期间均没有显著变化 ($P>0.05$),土壤相对含水量降到 20% 时,其干物质积累率显著增高 ($P<0.05$),土壤相对含水量继续降到 10% 时,其干物质积累率显著上升到 82.44%,比对照高 59.6%。

由图 3 可知,土壤相对含水量从 70% 降到 10% 期间,2 个石榴品种的根冠比表现出不规则的变化趋势。土壤相对含水量降到 40% 时,中农红和突尼

斯根冠比均显著低于其对照,其它自然干旱梯度下的根冠比与对照间均差异不显著 ($P>0.05$)。

2.2 自然干旱下 2 个石榴品种光合参数变化

如表 1 所示,随着土壤相对含水量的降低,2 个石榴品种光合速率 (P_n) 均逐渐减少,而水分利用效率 (WUE) 均表现出先降后升再降的变化趋势,蒸腾速率 (Tr) 和气孔导度 (G_s) 均呈现出先升后降的趋势,胞间 CO_2 浓度 (C_i) 均呈现出先升后降再升的变化趋势,到土壤相对含水量下降为 10% 时,因叶片基本都枯萎,无法测定光合特性特征参数。对 P_n 而言,2 个石榴品种的最大 P_n 均出现在土壤相对含水量为 70% 的条件下,中农红和突尼斯的 P_n 分别为 $17.117\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $15.783\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,显著高于其它干旱处理 ($P<0.05$),土壤相对含水量下降到 20% 时,中农红和突尼斯的 P_n 降到分别为 $1.000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $0.800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比对照减少 $16.117\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $14.983\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。中农红和突尼斯的最高 Tr 分别出现在土壤相对含水量为 50% 和 60%,其值分别为 $6.733\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $6.583\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比相应对照分别高 49.62% 和 61.86%,土壤相对含水量下降到 20% 时,中农红和突尼斯的 Tr 分别降到 $0.450\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $0.433\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比对照减少 $4.050\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $3.634\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在自然干旱条件下,土壤相对含水量分别为

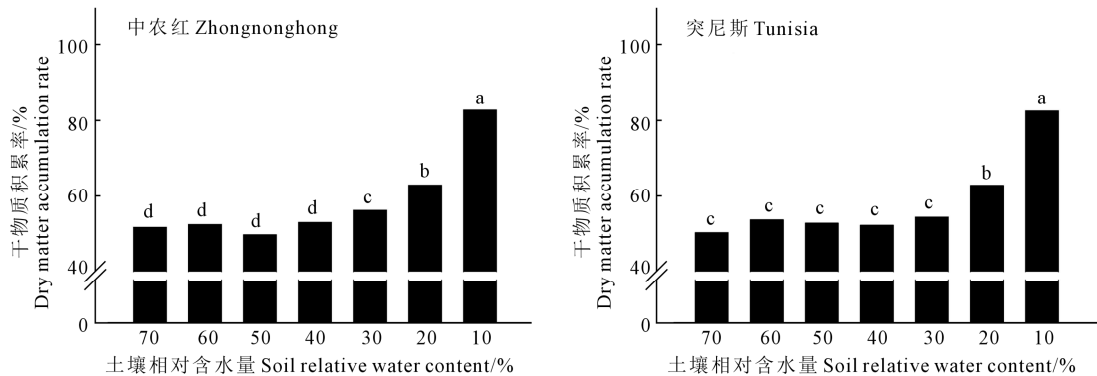


图 2 自然干旱下 2 个石榴品种干物质积累率变化

Fig.2 Changes of dry matter accumulation rate of two pomegranate cultivars under natural drought

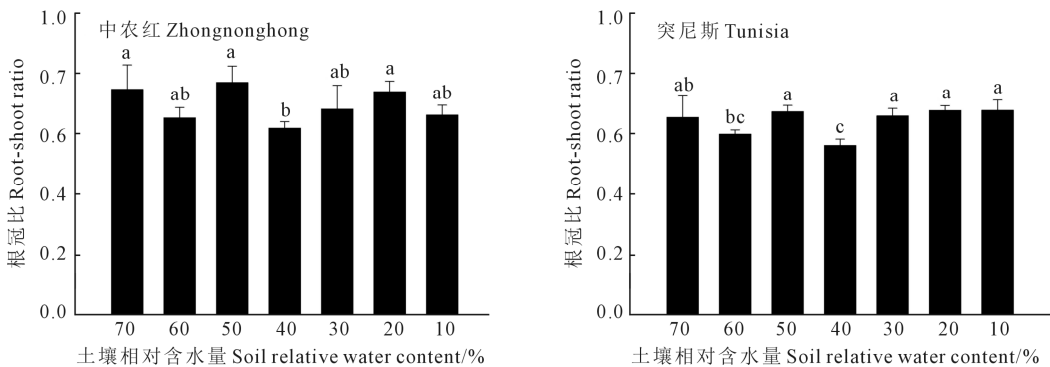


图 3 自然干旱下 2 个石榴品种根冠比变化

Fig.3 Changes of root-shoot ratio of two pomegranate cultivars under natural drought

70%和 30%时,中农红和突尼斯的 WUE 均表现出 2 个高峰,中农红的峰值分别为 $3.798\ \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ 、 $4.338\ \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$,突尼斯的峰值分别为 $3.893\ \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ 、 $2.912\ \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ 。土壤相对含水量降到为 50% 时,中农红的 G_s 均最高,其值为 $357.833\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比对照处理高 47.76%,突尼斯的 G_s 最高值出现在土壤相对含水量为 60% 时,其值为 $397.000\ \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比对照高 75.53%。中农红和突尼斯的 C_i 最高值出现在土壤相对含水量分别为 50% 和 60%,其值分别为 $316.133\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $308.0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而后逐渐下降,中农红的最低 C_i 出现在土壤相对含水量为 30% 的条件,而突尼斯的最低 C_i 出现在土壤相对含水量为 40% 的条件,随后二者的 C_i 又开始上升。

2.3 自然干旱条件下 2 个石榴品种相对电导率与丙二醛含量变化

由图 4 可知,随着土壤相对含水量的自然下降,2 个石榴品种的叶片细胞相对电导率均呈现出缓慢上升趋势,土壤相对含水量从 70% 降到 30% 期间,中农红和突尼斯的叶片细胞相对电导率均无显著

的变化($P>0.05$)。到土壤相对含水量降到 20% 时,2 个石榴品种的叶片细胞相对电导率均显著高于其对照($P<0.05$),中农红的为 68.702%,比其对照高 13.44%,突尼斯的为 77.317%,比其对照高 17.04%。土壤相对含水量下降到 10% 时,中农红和突尼斯的叶片相对电导率分别升高到 90.278% 和 92.437%,比其对照分别高 35.02% 和 32.16%,叶片基本上均发黄枯萎。

由图 5 可知,随着土壤相对含水量的自然下降,中农红的丙二醛含量呈现出逐渐上升的变化趋势,而突尼斯的丙二醛含量呈现出先稳定不变后剧烈上升趋势。土壤相对含水量下降到 30% 的时候,中农红的丙二醛含量最高,值为 $0.015\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$,显著高于对照、60%、50% 和 40% 的干旱处理($P<0.05$)。土壤相对含水量从 70% 自然下降到 30% 期间,突尼斯的丙二醛含量基本上无显著变化($P>0.05$),但土壤相对含水量分别下降为 20% 和 10% 时,其丙二醛含量迅速上升,值分别为 $0.065\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $0.055\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$,比对照高 8.52 倍和 7.85 倍。

表 1 自然干旱下 2 个石榴品种光合特性参数的变化

Table 1 Changes of photosynthetic parameters of two pomegranate cultivars under natural drought

品种名称 Cultivar	土壤相对含水量/% Relative water content of soil	光合速率 P_n /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE /($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)	气孔导度 G_s /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
中农红 Zhongnonghong	70	$17.117\pm1.487\text{a}$	$4.500\pm0.330\text{b}$	$3.798\pm0.137\text{ab}$	$242.167\pm24.127\text{b}$	$263.333\pm5.136\text{ab}$
	60	$16.967\pm0.925\text{b}$	$4.533\pm0.105\text{b}$	$3.769\pm0.274\text{ab}$	$261.133\pm5.430\text{b}$	$262.000\pm8.386\text{ab}$
	50	$11.833\pm0.988\text{c}$	$6.733\pm0.337\text{a}$	$1.779\pm0.177\text{c}$	$357.833\pm38.101\text{a}$	$316.133\pm7.102\text{a}$
	40	$11.367\pm1.115\text{c}$	$3.633\pm0.377\text{c}$	$3.142\pm0.111\text{b}$	$160.833\pm25.155\text{c}$	$243.833\pm8.600\text{b}$
	30	$4.583\pm0.719\text{d}$	$1.033\pm0.076\text{d}$	$4.338\pm0.465\text{a}$	$41.467\pm3.110\text{d}$	$217.000\pm20.153\text{b}$
	20	$1.000\pm0.536\text{e}$	$0.450\pm0.085\text{d}$	$1.847\pm0.683\text{c}$	$10.167\pm2.469\text{d}$	$261.167\pm46.683\text{ab}$
	10	—	—	—	—	—
	70	$15.783\pm1.221\text{a}$	$4.067\pm0.196\text{b}$	$3.893\pm0.276\text{a}$	$226.167\pm23.872\text{b}$	$246.833\pm6.447\text{b}$
突尼斯 Tunisia	60	$12.783\pm1.395\text{b}$	$6.583\pm0.508\text{a}$	$2.073\pm0.347\text{bc}$	$397.000\pm49.489\text{a}$	$308.000\pm14.695\text{a}$
	50	$9.217\pm1.127\text{b}$	$4.633\pm0.281\text{b}$	$1.975\pm0.206\text{bc}$	$203.333\pm21.797\text{b}$	$295.667\pm4.856\text{a}$
	40	$6.100\pm1.531\text{bc}$	$2.467\pm0.378\text{c}$	$2.280\pm0.350\text{bc}$	$81.000\pm17.407\text{c}$	$210.167\pm21.964\text{b}$
	30	$5.033\pm0.247\text{c}$	$1.850\pm0.193\text{c}$	$2.912\pm0.378\text{b}$	$59.500\pm4.161\text{c}$	$226.500\pm13.925\text{b}$
	20	$0.800\pm0.218\text{d}$	$0.433\pm0.042\text{d}$	$1.736\pm0.351\text{c}$	$8.167\pm0.910\text{c}$	$225.500\pm21.272\text{b}$
	10	—	—	—	—	—

注:同一列不同小写字母表示在同一品种不同土壤相对含水量梯度间有显著差异($P<0.05$)。
Note: The different letters in same columns indicated that there were significant differences between different soil relative water content at $P<0.05$ level.

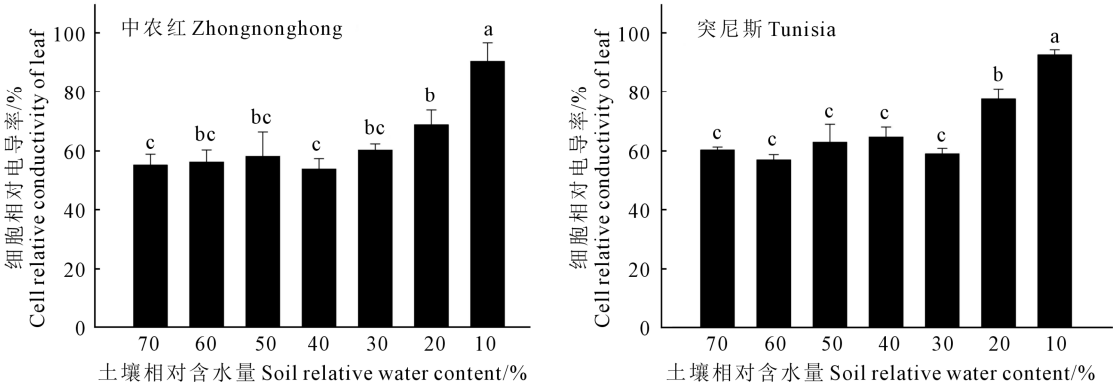


图 4 自然干旱下 2 个石榴品种叶片细胞相对电导率变化
Fig.4 Changes of leaf cell relative conductivity of two pomegranate cultivars under natural drought

2.4 自然干旱下 2 个石榴品种膜脂过氧化保护酶类活性变化

由图 6 可以看出,随着土壤相对含水量的自然下降,除了土壤相对含水量为 50% 时中农红叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性显著下降外($P < 0.05$),其它干旱条件下的 SOD 活性与对照相比均无显著差异($P > 0.05$)。突尼斯的叶片 SOD 活性随着土壤相对含水量下降而呈现出先下降后上升的变化趋势,对照 SOD 活性最高,其值为 $48.332 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$ 。到土壤相对含水量下降为 10% 时,因叶片基本均枯萎,无法测定 SOD 活性。

由图 7 可知,随着土壤相对含水量的自然下降,中农红的过氧化物酶(POD)活性呈现出先降后升再降的变化趋势,而突尼斯 POD 活性呈现出先升后降再升的变化趋势。土壤相对含水量从 70% 降到 50% 时,中农红 POD 活性逐渐下降,到土壤相对含水量为 40% 时,其 POD 活性剧烈上升,并达到最高值($5.107 \text{ U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$),之后其 POD 活性又开始下降,土壤相对含水量下降到 20% 时,其 POD 活性降为 $0.997 \text{ U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ 。土壤相对含水量从 70% 降到 50% 时,突尼斯 POD 活性逐渐上升,到土壤相

对含水量为 50% 时,其 POD 活性达到最高值,为 $5.111 \text{ U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$,土壤相对含水量为 40% 时,其 POD 活性表现最低值($1.220 \text{ U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$),之后又开始上升,但各干旱条件下 POD 活性均低于对照。到土壤相对含水量下降为 10% 时,因叶片基本枯萎,无法测定 POD 活性。

由图 8 可见,随着土壤相对含水量的自然下降,中农红过氧化氢酶(CAT)活性呈现出缓慢降低趋势,而突尼斯 CAT 活性呈现出先升高再下降又升高的变化趋势。土壤相对含水量从 70% 自然下降到 30% 期间,虽然中农红 CAT 活性有所变化,但各干旱处理间的差异均不显著($P > 0.05$),土壤相对含水量下降为 20% 时,其 CAT 活性显著低于 50% 和 40% 干旱处理($P < 0.05$)。土壤相对含水量从 70% 自然下降到 50% 期间,突尼斯各自然干旱处理下 CAT 活性间均无显著差异($P > 0.05$),到土壤相对含水量为 40% 时,突尼斯的 CAT 活性达到最高值($44.767 \text{ mg H}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1}$),而土壤相对含水量为 30% 时,其 CAT 活性达到最低值($6.600 \text{ mg H}_2\text{O} \cdot \text{g}^{-1}$),之后又开始上升。到土壤相对含水量下降为 10% 时,因叶片基本均枯萎,无法测定 CAT 活性。

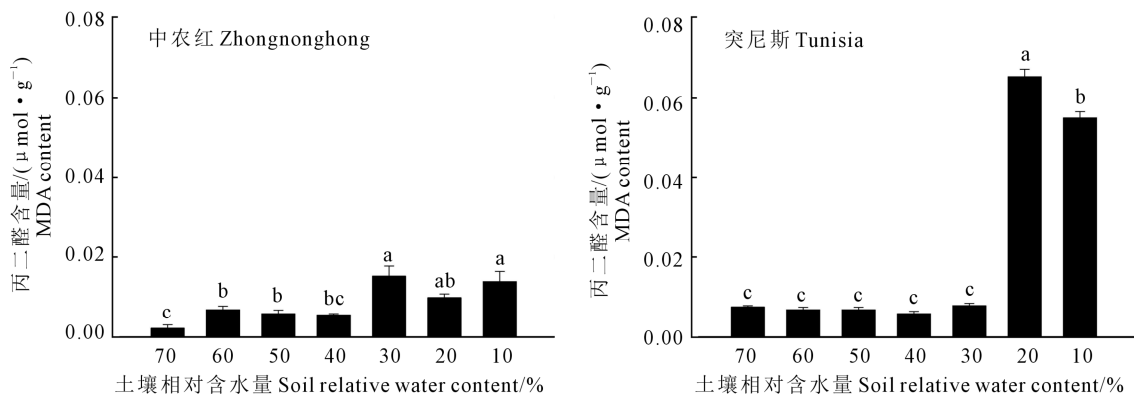


图 5 自然干旱下 2 个石榴品种叶片丙二醛含量变化

Fig.5 Changes of MDA content of two pomegranate cultivars under natural drought

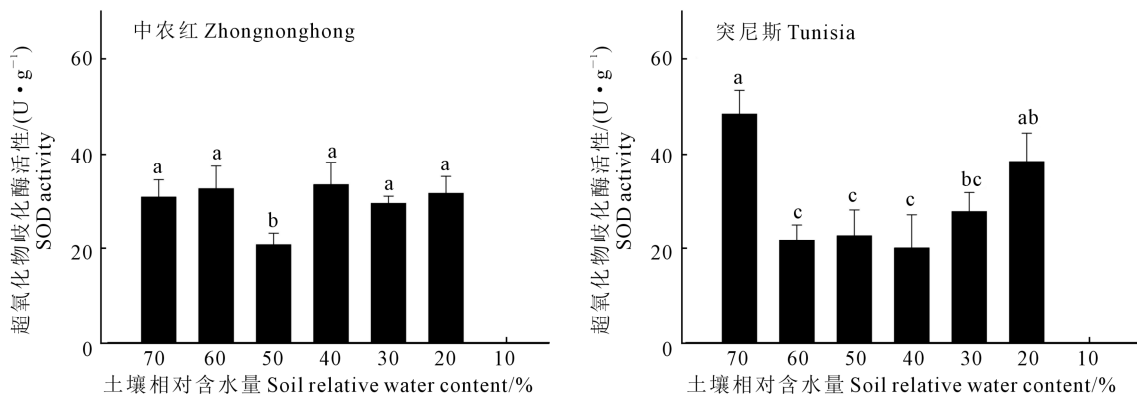


图 6 自然干旱下 2 个石榴品种 SOD 酶活性变化

Fig.6 Changes of SOD activity of two pomegranate cultivars under natural drought

2.5 自然干旱下 2 个石榴品种渗透调节物质含量的变化

由表 2 可以看出,随着土壤相对含水量的自然下降,中农红可溶性糖含量呈现出先降后升又降的趋势,而突尼斯可溶性糖含量呈现出先上升后下降趋势。土壤相对含水量从 70% 自然下降到 60% 期间,中农红可溶性糖含量显著下降,随后逐渐增加,土壤相对含水量为 30% 时可溶性糖含量达到最高值(7.052%),之后又开始逐渐下降。土壤相对含水量从 70% 自然下降到 30% 时,突尼斯可溶性糖含量基本上逐渐上升,最高值出现在相对含水量为 30% 的干旱条件下,其值为 7.414%,而后随着土壤相对含水量的下降,其可溶性糖含量也减少。

中农红可溶性蛋白含量随着土壤相对含水量的自然下降而逐渐增高,土壤相对含水量从 70% 下降到 40% 期间,其可溶性蛋白含量基本没有显著变化($P>0.05$),之后开始显著上升($P<0.05$),到土壤相对含水量为 10% 条件下,其可溶性蛋白含量达 $6.382\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,比其对照高 $3.881\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。随着土壤相对含水量的自然下降,突尼斯的可溶性蛋白含量呈现出先降后升再降又升的变化趋势,最高值出现在土壤相对含水量为 40% 条件下,其值为 $5.239\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

随着土壤相对含水量的自然下降,2 个石榴品种的游离脯氨酸含量均呈现上升趋势。土壤相对含水量从 70% 降到 30% 期间,中农红和突尼斯游离脯氨酸含量在各干旱处理间的差异均不显著($P>0.05$),之后其含量开始明显增加,到土壤相对含水量为 10% 时,2 个品种的游离脯氨酸含量均达最高值,其值分别为 $1.411\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $1.324\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,比其对照分别高 17.21 倍和 10.76 倍。

3 讨 论

干旱是严重影响植物生长和生存的环境胁迫因子之一,生长量是植物对于干旱胁迫的综合反应,也是评估干旱胁迫程度和植物抗旱能力的可靠指标,干旱胁迫下植株生长受到抑制,且胁迫越严重受抑制越明显^[20-21]。本研究表明,随着土壤相对含水量的自然下降,初期 2 个石榴品种基本没出现萎蔫或枯干现象,其干物质积累率也没有显著的变化,可能是遇到短期干旱时,2 个石榴品种有一定的体内保水自我保护功能,但随着自然干旱持续时间的延长,2 个石榴品种的叶片均开始枯萎,体内所保存的水分开始减少,其干物质积累率也显著升高。自然干旱条件下,虽然 2 个石榴品种的根冠比均有所变化,但总体上变化幅度不太显著,可能原因一是

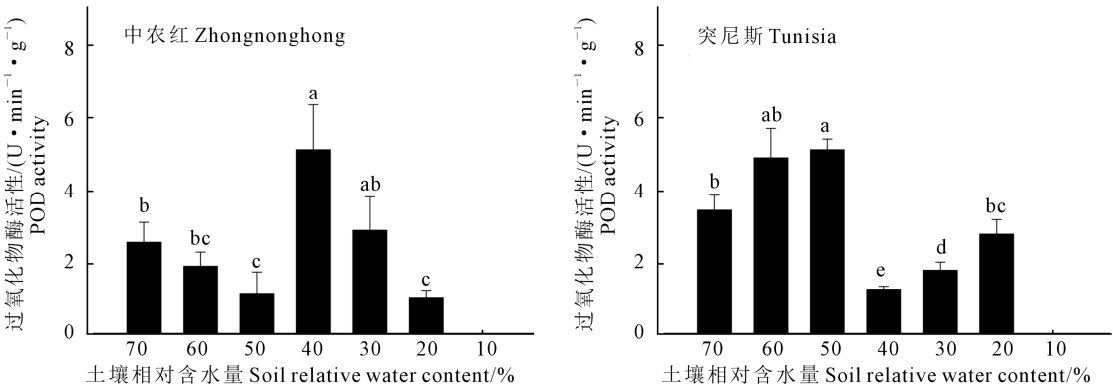


图 7 自然干旱下 2 个石榴品种 POD 酶活性变化

Fig.7 Changes of POD activity of two pomegranate cultivars under natural drought

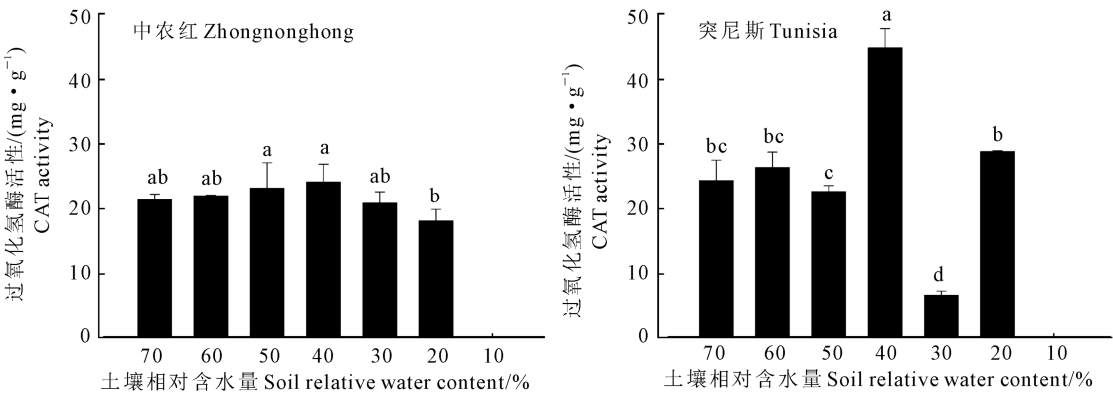


图 8 自然干旱下 2 个石榴品种 CAT 酶活性变化

Fig.8 Changes of CAT activity of two pomegranate cultivars under natural drought

表 2 自然干旱下 2 个石榴品种渗透调节物质含量的变化

Table 2 Changes of osmotic adjustment substance content of two pomegranate cultivars under natural drought

品种名称 Cultivar	土壤相对含水量/% Relative water content of soil	可溶性糖含量/% Soluble sugar content	可溶性蛋白含量/(mg · g ⁻¹) Soluble protein content	游离脯氨酸含量/(μg · g ⁻¹) Free proline content
中农红 Zhongnonghong	70	6.985±1.910a	2.501±0.116c	0.082±0.003bc
	60	3.292±0.649b	2.749±0.159c	0.112±0.010bc
	50	3.456±0.448b	2.629±0.135c	0.041±0.007c
	40	4.079±0.656ab	2.611±0.236c	0.034±0.001c
	30	7.052±0.949a	3.410±0.204b	0.109±0.014bc
	20	6.998±1.296a	3.742±0.178b	0.164±0.019b
	10	4.795±0.110ab	6.382±0.284a	1.411±0.063a
突尼斯 Tunisia	70	5.978±0.327ab	5.063±0.155a	0.123±0.006b
	60	6.679±0.134a	3.196±0.267c	0.102±0.019b
	50	6.323±0.917ab	3.731±0.139bc	0.126±0.021b
	40	6.756±0.462a	5.239±0.793a	0.095±0.018b
	30	7.414±1.628a	3.775±0.077bc	0.067±0.006b
	20	6.604±0.322a	3.231±0.102c	0.129±0.002b
	10	3.910±0.380c	4.381±0.272ab	1.324±0.052a

注:同一列不同小写字母表示在同一品种不同土壤相对含水量梯度间有显著差异($P<0.05$)。

Note: The different letters in same columns indicated that there were significant differences between different soil relative water content at $P<0.05$ level.

干旱处理时间较短,根冠比没有足够时间做出反应;二是 2 个石榴品种本身没有具备通过根冠比的调整来应对干旱胁迫的能力^[14],这方面有待进一步深入研究。

水分亏缺是限制植物光合作用的主要因子之一,影响植物光合作用的因素有气孔限制和非气孔限制之说,当 P_n 和 C_i 趋向相同时,两者都同时减小,且气孔阻力(L_s)增大,此时 P_n 的减小主要是由 G_s 引起;否则 P_n 的下降主要是由叶绿体活性、Rubisco 活性和 RuBP 羧化酶再生能力降低等非气孔限制影响^[22]。本研究表明,在轻度自然干旱条件(土壤相对含水量大于 50%)下,随着叶片 G_s 的增大, Tr 和 C_i 均开始上升,而 P_n 逐渐下降, P_n 的下降主要是非气孔因子的限制,有可能是 G_s 的增大,导致 C_i 的增高,但光合系统 I 对过高的 C_i 无法完成同化,起到反馈作用,从而其 P_n 依然减少。在中度自然干旱条件(土壤相对含水量为 50%~30%)下,随着叶片 G_s 的降低, P_n 、 Tr 和 C_i 均开始下降, P_n 的减少主要是气孔因子的限制而导致的。在重度自然干旱条件(土壤相对含水量少于 30%)下,随着叶片 G_s 的降低, P_n 和 Tr 均开始下降,而 C_i 逐渐下降, P_n 的减少主要是非气孔因子的限制^[23]。

细胞膜对逆境的反应最为敏感,良好的膜稳定性是植物耐旱的生理机制之一^[24]。土壤相对含水量从 70%自然下降到 30%期间,2 个石榴品种的叶片细胞相对电导率均无显著的变化,反映了在短期的自然干旱下 2 个石榴品种均没有受到伤害,但随

着干旱时间的延续和干旱程度的加重,2 个石榴品种的相对电导率均显著升高,细胞质膜的稳定性受到一定的破坏,受伤害程度越严重^[25]。MDA 是膜脂过氧化的产物,表示细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱^[26],本研究结果表明,虽然中农红 MDA 较对照有所变化,但含量始终保持较低,而突尼斯的 MDA 含量在土壤相对含水量 $\leq 30\%$ 时有剧烈的增加,表明其膜脂过氧化程度较严重。在干旱胁迫下,植物体内的活性氧大量积累,破坏了正常代谢时活性氧的产生与清除的平衡^[27],本试验表明,土壤相对含水量从 70%降到为 50%期间,中农红 SOD 和 POD 活性均有所下降,而其 CAT 活性保持稳定,突尼斯 SOD 和 CAT 活性均有所下降,但其 POD 活性显著升高;土壤相对含水量从 40%降到为 20%期间,中农红 SOD 活性基本稳定不变,而 POD 和 CAT 活性逐渐下降,突尼斯的 SOD 和 POD 活性也缓慢升高,但 CAT 活性基本降低,2 个石榴品种的膜脂过氧化保护酶类活性对自然干旱的响应比较复杂,其机理有待进一步研究。

渗透调节是植物在水分胁迫下降低渗透势和维持一定膨压、抵御逆境胁迫的一种重要方式,可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸是植物理想的渗透调节物质,并与植物的抗逆性有关^[29]。本研究中随着土壤相对含水量的自然下降,中农红的可溶性糖含量虽然呈先升后降趋势,但其可溶性蛋白和游离脯氨酸含量均一直上升,减少了干旱胁迫对石榴叶片造成的损伤,起到保护作用;突尼斯可溶性糖含量

随干旱程度的加重呈现先升后降趋势,游离脯氨酸含量保持上升趋势,对于干旱胁迫做出相应的调节,一定程度上减轻了干旱对叶片的损伤^[30]。

综上所述,自然干旱条件下,土壤相对含水量 $\geq 50\%$ 时,2个石榴品种光合能力虽然均下降,但通过膜脂过氧化保护酶类活性及可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸等渗透调节物质的综合调控,细胞质膜基本没受到伤害;土壤相对含水量在 $50\% \sim 30\%$ 范围内,2个石榴品种虽然光合能力依然下降,但通过膜脂过氧化保护酶类活性和渗透调节物质含量的调整,一定程度上减轻了干旱胁迫对细胞质膜的伤害,此干旱条件下,2个石榴品种受到轻度的干旱胁迫;土壤相对含水量 $< 30\%$,2个石榴品种的整株严重缺水,细胞膜被严重破坏,膜脂过氧化保护酶类活性和渗透调节物质均起不到调节作用,2个石榴品种均受到严重伤害或不可恢复的损失。

参考文献:

- [1] 曹尚银, 候乐峰. 中国果树志·石榴卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 2013.
- [2] Ismail T, Sestili P, Akhtar S. Pomegranate peel and fruit extracts: a review of potential anti-inflammatory and anti-infective effects [J]. Journal of Ethnopharmacology, 2012, 143(2): 397-405.
- [3] Radunic M, Pika M J, Ban S G, et al. Physical and chemical properties of pomegranate fruit accessions from Croatia [J]. Food Chemistry, 2015, 177: 53-60.
- [4] Calín-Sánchez Á, Figiel A, Hernández F, et al. Chemical composition, antioxidant capacity, and sensory quality of pomegranate (*Punica granatum* L.) arils and rind as affected by drying method [J]. Food & Bioprocess Technology, 2013, 6(7): 1644-1654.
- [5] 冯立娟, 尹燕雷, 招雪晴, 等. 石榴没食子酸代谢与保健功能研究进展[J]. 果树学报, 2014, 31(4): 710-716.
- [6] 穆惠荣. 新品种引进注意事项[J]. 中国种业, 2008, (3): 53-53.
- [7] 袁晓育, 张积显. 果树新品种引进五注意[J]. 西北园艺(果树专刊), 2011, (4): 53-54.
- [8] 山仑, 邓西平, 康绍忠. 我国半干旱地区农业用水现状及发展方向[J]. 水利学报, 2002, 33(9): 27-31.
- [9] Kramer J P. Water deficits and plant growth in water [M]. New York: Relations of Plant Academic Press, 1983.
- [10] 张化生, 杨永岗, 苏永全, 等. 干旱胁迫下不同生态型西瓜叶片抗氧化酶活性及产量分析[J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(3): 138-143.
- [11] 吕春茂, 杨国放, 郭海, 等. 番石榴叶片对不同程度水分胁迫的生理响应[J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(3): 401-403.
- [12] 范春丽, 罗青. 干旱胁迫下外源甜菜碱对石榴光合作用、渗透调节及保护酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(11): 229-232.
- [13] 齐曼·尤努斯, 木合塔尔·扎热, 塔衣尔·艾合买提. 干旱胁迫下尖果沙枣幼苗的根系活力和光合特性[J]. 应用生态学报, 2011, 22(7): 1789-1795.
- [14] 木合塔尔·扎热, 齐曼·尤努斯, 如鲜·木沙. 水分胁迫对尖果沙枣幼苗生物量及某些生理特性的影响[J]. 新疆农业大学学报, 2009, 32(2): 14-18.
- [15] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [16] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants [J]. Plant Physiology, 1977, 59(2): 309-314.
- [17] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 北京: 世界图书出版公司, 2000.
- [18] Aebi H. Catalase in vitro [J]. Methods Enzymol, 1984, 105: 121-126.
- [19] 李合生, 孙群, 赵世杰. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [20] 郑清岭, 杨冬艳, 刘建文, 等. 干旱胁迫对沙芥和斧形沙芥幼苗生长及抗氧化系统的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(4): 600-608.
- [21] 贺少轩, 梁宗锁, 蔚丽珍, 等. 土壤干旱对2个种源野生酸枣幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1387-1393.
- [22] Osonubi O, Davies W J. The influence of water stress on the photosynthetic performance and stomatal behaviour of tree seedlings subjected to variation in temperature and irradiance [J]. Oecologia, 1980, 45(1): 3-10.
- [23] 郭佳宝, 马明科, 张刚, 等. 文冠果对干旱胁迫的光合生理响应[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(5): 55-60.
- [24] 常燕虹, 武威, 刘建朝, 等. 干旱胁迫对文冠果树苗某些生理特征的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2012, 30(1): 170-174.
- [25] 张明生, 戚金亮, 杜建厂, 等. 甘薯质膜相对透性和水分状况与品种抗旱性的关系[J]. 华南农业大学学报, 2006, 27(1): 69-71.
- [26] 谢志玉, 张文辉, 刘新成. 干旱胁迫对文冠果幼苗生长和生理生化特征的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(5): 948-954.
- [27] 王红梅, 包维楷, 李芳兰. 不同干旱胁迫强度下白刺花幼苗叶片的生理生化反应[J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(6): 757-762.
- [28] 张文辉, 段宝利, 周建云, 等. 不同种源栓皮栎幼苗叶片水分关系和保护酶活性对于干旱胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(4): 483-490.
- [29] Babita M, Maheswari M, Rao L M, et al. Osmotic adjustment, drought tolerance and yield in castor (*Ricinus communis* L.) hybrids [J]. Environmental & Experimental Botany, 2010, 69(3): 243-249.
- [30] 张希吏, 王萍, 石磊, 等. 干旱胁迫对沙芥幼苗根系形态及抗氧化酶活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2016, 34(3): 160-164.