

陶良如,朱彬彬,李晓娜. 3 种外源物质对牡丹干旱胁迫生理的缓解效应[J]. 江苏农业科学,2025,53(10):159-167.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.10.021

3 种外源物质对牡丹干旱胁迫生理的缓解效应

陶良如^{1,2}, 朱彬彬¹, 李晓娜²

(1. 河南农业职业学院, 河南郑州 451450; 2. 河南科技大学园艺与植物保护学院, 河南洛阳 471003)

摘要:以牡丹品种洛阳红为试材,采用盆栽称重控水并结合外源物质叶面喷施法,进行干旱胁迫试验,研究茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖对干旱胁迫下牡丹生理调控机制的影响,并用隶属函数值法评价 3 种外源物质缓解牡丹干旱胁迫的总体效果。结果表明,喷施 3 种外源物质能够整体显著提高干旱胁迫下牡丹叶片的相对含水量、总叶绿素含量及类胡萝卜素含量($P < 0.05$),并有效降低水分饱和亏。就抗氧化体系而言,喷施 3 种物质能够显著提高牡丹叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)的活性,有效抑制干旱胁迫下牡丹叶片 $O_2^- \cdot$ 产生速率和质膜透性的升高幅度。其中,喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,整个干旱胁迫期间, $O_2^- \cdot$ 产生速率分别较 CK 显著下降 35.8% ~ 57.5%、19.5% ~ 52.3%、21.3% ~ 23.7%;质膜透性分别显著下降 40.7% ~ 47.6%、20.8% ~ 28.1%、16.7% ~ 31.4%。3 种干旱缓解物质还调控了干旱胁迫期内牡丹叶片的光合参数,其中净光合速率显著增加。干旱胁迫期间,喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,净光合速率分别较 CK 显著提高 14.9% ~ 65.3%、10.3% ~ 41.2%、11.9% ~ 20.7%,可见茉莉酸甲酯、褪黑素处理后 P_n 提高的幅度明显高于壳聚糖。气孔导度、蒸腾速率则较 CK 显著降低。胞间 CO_2 浓度则表现为干旱前期升高后期又降低,并在中度干旱时达到最高。综上可知,牡丹遭受干旱时,喷施试验浓度的茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖能够有效缓解牡丹叶片的干旱失水,维持较高的含水量,减轻活性氧对膜脂带来的损伤,抑制叶绿素的分解并提高叶片光合机构的稳定,来减轻干旱胁迫对牡丹的伤害。同时,通过有效调控叶片细胞气孔的闭合,显著提高叶片的净光合速率、胞间 CO_2 浓度,降低气孔导度及蒸腾速率,一定程度上提高了干旱逆境状态下牡丹叶片的光合效率和抗旱性能。经综合评价后,对牡丹干旱胁迫的最终缓解效果表现为茉莉酸甲酯 > 褪黑素 > 壳聚糖。结论为今后牡丹专用抗旱保水剂的筛选、研发及后续推广,提供了可供参考的科学理论和实践依据。

关键词:牡丹;干旱胁迫;干旱缓解物质;抗性生理

中图分类号:S685.110.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)10-0159-09

随着碳排放量的猛增(2021 年约 370 亿 t),全球气候变暖进程加剧。加上我国地处亚热带季风气候区,几乎年年存在雨水地域及四季分布不均的严重问题。这些因素都会导致高温、干旱等自然灾害频繁发生,严重威胁着我国农业生产。研究表明,植物一旦遭受干旱胁迫,将导致组织缺水、代谢紊乱、水分失衡、叶片气孔关闭,严重时造成叶绿体破损、Rubisco 降解甚至 Calvin 循环酶失活。Calvin 循环光合酶及 Rubisco 活性的降低或伤失,造成植

物光合碳同化力严重下降,致使 ATP 和还原型辅酶 II (NADPH) 需求减少^[1]。过剩的 ATP 和 NADPH 反过来又会引起叶绿体还原力的过多积累和膜上电子传递链的过度激发,从而造成叶绿体内的光能过剩和活性氧产率的迅速增加。这都会在极大程度上破坏光合机构,严重时造成作物死亡,减产甚至绝收。但在长期抵御植物干旱胁迫的研究中发现,壳聚糖(CTS)、水杨酸(SA)、褪黑素(MT)、外源 5-氨基乙酰丙酸、 Ca^{2+} 、甜菜碱、硫胺素、茉莉酸甲酯(MeJA)等许多外源物质,能够很好地缓解或降低干旱胁迫对植物造成的危害,起到有效的保护作用^[2]。如外施水杨酸能够显著提高筒树干旱时叶片的抗氧化酶活性、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和叶绿素含量,有效清除细胞过多的活性氧,减轻干旱对叶片光合作用的抑制作用^[3]。遭遇干旱胁迫时施水杨酸显著降低了苹果根系的相对电导

收稿日期:2024-06-17

基金项目:国家自然科学基金(编号:31872157);河南省科技厅科技攻关项目(编号:242102110159);河南省杰出青年基金(编号:202300410152);科技创新人才项目(编号:ZZ2405RC04)。

作者简介:陶良如(1980—),男,河南信阳人,硕士,副教授,主要从事观赏植物栽培与景观施工方面的研究工作。E-mail:314719745@qq.com。

率和丙二醛含量,提高了根系的生长和养分吸收能力,增强了苹果的抗旱性^[4]。小麦幼苗和狗牙根遭受干旱胁迫时,喷施 CTS 能够显著降低丙二醛(MDA)含量、 H_2O_2 含量和电解质的渗出率,缓解干旱对叶肉细胞膜的损伤;并诱导叶片渗透调节物质、相对含水量和光合性能提高,利于茎的伸长和生物量积累,从而提高幼苗的抗旱性^[5-6]。MT 则可明显促进干旱胁迫下兴安胡枝子幼苗的叶片鲜干比和相对含水量增加,提高叶绿素含量及叶绿素 a 含量/叶绿素 b 含量值;提高净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、最大光化学量子效率及实际光化学量子效率潜在活力及可溶性蛋白、游离脯氨酸等渗透调节物质的含量^[7]。并使水分饱和和亏缺显著降低。桃苗遭受干旱逆境时经 100 ~ 200 $\mu\text{mol/L}$ 浓度的褪黑素预处理后,叶片 H_2O_2 、丙二醛的生成速率显著降低,抗氧化酶活性显著提高,大大缓解了干旱对桃苗的氧化伤害^[8]。褪黑素还能进一步提高 *DREB1A*、*DREB2A* 和 *PIP1* 等相关逆境响应基因的表达水平,促进桃苗对干旱环境的适应。外源 5-氨基乙酰丙酸则可显著诱导干旱胁迫下玉米幼苗的抗氧化酶基因 *SOD3*、*POD3*、*CAT1* 的相对表达量^[9]。外源钙与甜菜碱则可显著缓解干旱胁迫对丝瓜幼苗叶片细胞膜的氧化伤害,并以二者配施效果更佳^[10]。代崇雯等研究 3 种外源物质对干旱胁迫下红椿生理特性的影响时发现,加入 SA、MeJA 及 MT 物质后,红椿叶片的相对含水率、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量上升,而可溶性糖含量、淀粉含量、MDA 含量、活性氧含量下降^[11]。经综合评价后认为,SA 和 MeJA 总体缓解效果优于 MT。此外曹冬梅等研究发现,干旱胁迫下外源 MeJA 显著提高了萱草的光合色素含量,可通过减少叶绿素的分解和提高叶片光合机构的稳定性来减轻干旱胁迫对萱草的伤害。但叶片气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、净光合速率(P_n)、最大荧光产量(F_m)、可变荧光(F_v)/初始荧光(F_o)、PS II 最大光化学量子效率(F_v/F_m)、PS II 实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)都较干旱胁迫时显著增大。曹冬梅等认为外施 MeJA 可减轻干旱诱发的光抑制现象,缓解萱草叶片光合机构损伤以及 PS II 反应中心的伤害,改善电子传递速率和光能转换效率,从而增强萱草叶片的气孔导度和光合能力,提高光合产物积累,增强萱草的抗旱性^[12]。

目前,虽然关于外源干旱缓解物质在其他植物

种类上的调控机制研究及应用较多,但在十大传统名花之首的牡丹(*Paeonia suffruticosa* Andr.) 方面的相关研究文献较少。尤其是在综合多种干旱缓解物质的效果评价方面更为少见,为此本试验选取不耐干旱的牡丹品种洛阳红 2 年生分株苗为材料,研究茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖 3 种外源物质对其干旱胁迫下的生理调控机制,以期为牡丹的栽培管理及专用抗旱保水剂的筛选、研发和后续推广提供可供参考的科学理论和实践依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为洛阳新村花卉市场购置的不耐干旱的牡丹品种洛阳红 2 年生分株苗。

1.2 试验方法

试验于 2021 年 9 月至 2022 年 10 月在河南省林业科学研究院内进行。2021 年 9 月 3 日选长势良好、苗体均匀的牡丹苗经修剪后,以土层肥厚的大田土为基质 1 株 1 盆种植在高 30 cm、内径为 35 cm 的花盆内,共栽种 64 株。精心养护长势良好后,于 2022 年 7 月 6—16 日按李军等的方法^[13]进行干旱胁迫试验。7 月 6—16 日期间,每天 18:00 对盆栽进行称重补水,使盆内土壤相对含水量维持在 70% 左右。10 d 后停止补水,让各盆栽自然干旱。自然干旱至 3、6、9 d 时,分别测得对应相对含水量为 50% ~ 60% (轻度干旱)、35% ~ 50% (中度干旱)、20% ~ 35% (重度干旱)^[13]。试验到 10 d 时,各处理大部分叶片明显萎蔫,结束室外干旱胁迫试验。2022 年 7 月 6 日干旱胁迫试验开始时将盆栽均分成 4 组,每组同时各自进行叶面喷施试验。A 组:仅喷施蒸馏水(CK);B 组:喷施 0.5 mmol/L 茉莉酸甲酯(MeJA)^[14];C 组:喷施 0.1 mmol/L 褪黑素(MT)^[7-8];D 组:喷施 100 mg/L 壳聚糖(CTS)^[5-6]。喷施试验分别于每天 07:00 和 19:00 进行,喷施时用喷壶将配制好的溶液对牡丹叶片正反面喷至有水滴滴落为止,连续喷施 10 d,期间搭建防雨棚遮雨备用。

1.3 项目测定

分别于处理后第 1、3、6、9 天的 09:00 对各牡丹植株基部靠上第 3 ~ 5 个节位的成熟叶片进行取样。采样后立即放入冰盒带回实验室用于各指标测定。叶片相对含水量、水分饱和和亏参照李合生的称重法^[15]进行。叶绿素含量、胡萝卜素含量、质膜透性

(RPMP)、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性的测定参照高俊凤的方法^[16]。超氧阴离子(O₂⁻·)含量用Solarbio(北京)试剂盒按操作说明测定。每个测定指标重复3次。7月12日晴天(即第6天中度干旱时)08:30选取试验材料新梢基部第4节位的成熟叶片,用便携式光合作用测量系统(美国Li-Cor 6400 XT V6.1)按照使用说明测定叶片的净光合速率、蒸腾效率、气孔导度及胞间CO₂浓度,各指标重复3次。

1.4 干旱缓解效果综合评价与数据分析

以本试验测得的13个代表性指标为基础,参照文献常用的模糊数学隶属函数法,对茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖缓解牡丹干旱效果进行综合评价^[17-18]。为兼顾公平各指标均引入胁迫期内的测定总值进行计算^[19]。如CAT活性,参与综合评价的代入值为 $\Sigma = CAT_1 + CAT_3 + CAT_6 + CAT_9$ (下标数字为测定时的天数)。隶属函数公式(与评价效果正相关时用(1)计算,负相关时用(2)计算)。(1) $S_{\alpha\beta} = (P_{\alpha\beta} + P_{\beta\min}) / (P_{\beta\max} - P_{\beta\min})$; (2) $S_{\alpha\beta} = 1 - (P_{\alpha\beta} - P_{\beta\min}) / (P_{\beta\max} - P_{\beta\min})$ 。 $S_{\alpha\beta}$ 表示 α 配方 β 指标的隶属函数值; $P_{\alpha\beta}$ 表示 α 配方 β 指标的测定值。 $P_{\beta\min}$ 、 $P_{\beta\max}$ 分别为各配方 β 指标的最小值与最大值。数据采用DPS、Excel软件进行分析。

2 结果与分析

2.1 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹叶片相对含水量、水分饱和亏的影响

叶片相对含水量及水分饱和亏能直观反映植物干旱胁迫时的受害情况^[11]。由图1可知,牡丹遭受干旱胁迫时,CK叶片内的相对含水量随胁迫程度的加深逐渐降低,而水分饱和亏则逐渐升高。说

明牡丹根部干旱胁迫程度加深时,叶片失水程度逐渐加深,这是导致叶片干旱萎蔫的主要原因。但图1进一步分析表明,经外施缓解物质后,与CK相比,3种干旱缓解物质均明显提高了干旱胁迫下的牡丹叶片相对含水量,并降低了水分饱和亏。其中,干旱时喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后的牡丹叶片相对含水量分别较CK提高12.5%~32.6%、13.9%~37.3%、10.9%~23.1%;水分饱和亏则分别较CK显著降低17.8%~23.5%、21.2%~26.5%、14.4%~18.6%。而干旱时较高状态的叶片相对含水量和较低状态的水分散失,则是满足牡丹植株细胞生理代谢需水的首要保证,也更利于牡丹存活。由此可知,外施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖在缓解牡丹干旱时的叶片失水,维持较高的含水量方面发挥了显著作用。基于以上测定结果,就3种缓解物质对牡丹干旱时的保水效果来看,喷施茉莉酸甲酯、褪黑素明显要优于壳聚糖。

2.2 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹总叶绿素含量、类胡萝卜素含量的影响

叶绿素含量的高低直接影响植物叶片光合物质的转化与产出,在一定程度上可以代表作物光合作用的强度。植物较高的叶绿素总量利于光合作用的正常进行^[7]。叶绿素a是植物进行光合作用的主要组分,其含量的高低可以反映叶片对长波光的吸收程度;叶绿素b则有利于吸收短波光,可以参与传递光能,是植物补光色素蛋白体的重要组成部分^[12]。类胡萝卜素具有抗氧化功能^[7],是植物体内最重要的O₂⁻·猝灭剂,它可以阻止O₂⁻·诱发不饱和脂肪酸的过氧化过程,从而保护细胞膜系统特别是叶绿体光合膜系统^[20]。因而,类胡萝卜素含量的高低与植物的抗逆性有着很大关系。由图2可见,牡丹遭受干旱胁迫时,CK的叶绿素及类胡萝卜素含

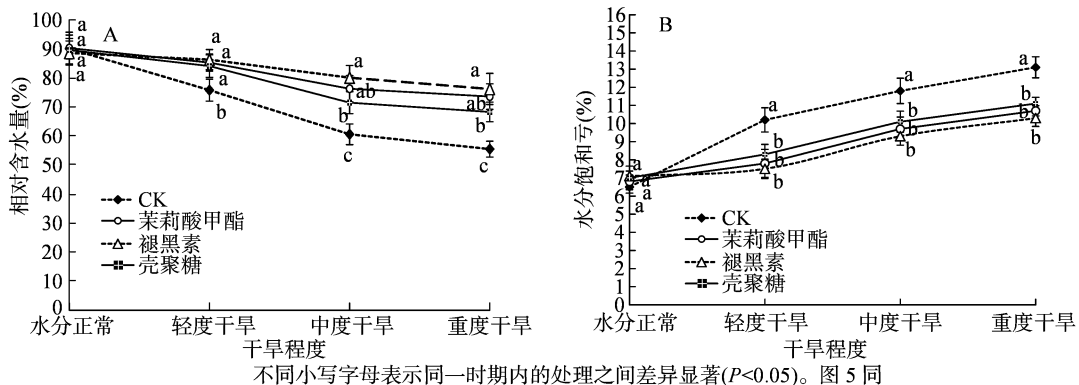


图1 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹叶片相对含水量、水分饱和亏的影响

量随胁迫程度的加深均呈逐渐降低趋势。表明牡丹在遭受干旱胁迫危害时叶绿素受到破坏,严重削弱其光合功能。与 CK 相比,3 种干旱缓解物质整体显著提高了干旱胁迫下的牡丹叶片总叶绿素含量和类胡萝卜素含量。喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,牡丹叶片总叶绿素含量分别较 CK 提高 29.5% ~ 162.4%、14.5% ~ 96.3%、15.4% ~ 48.3%;类胡萝卜素含量分别较 CK 提高 56.2% ~ 106.6%、72.5% ~ 168.9%、32.2% ~ 80.2%。由此可见,干旱时喷施 3 种缓解物质对牡丹叶片总叶绿素和类胡萝卜素含

量的改善程度存在较大差异。总体来说,茉莉酸甲酯、褪黑素对牡丹诱发的总叶绿素含量及类胡萝卜素含量的增幅高于壳聚糖。纵使差异存在,但在牡丹遭遇干旱胁迫时,喷施试验浓度的茉莉酸甲酯、褪黑素和壳聚糖均能提高总叶绿素含量及类胡萝卜素含量,有效阻止干旱逆境对牡丹叶绿体造成的机能破损。在有效改善牡丹的光合功能和猝灭 $O_2^- \cdot$ 并保护细胞膜系统方面,起到了显著的调控功能,这与白杨的研究结果^[21]一致。

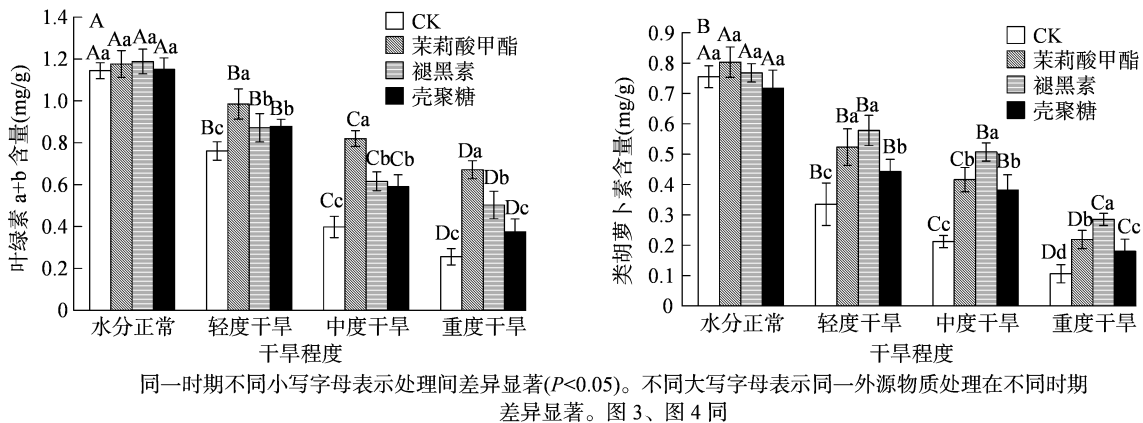


图2 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹总叶绿素、类胡萝卜素含量的影响

2.3 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹 $O_2^- \cdot$ 生成速率、质膜透性的影响

植物处于正常生长环境时,细胞内活性氧自由基的产生与清除处于动态平衡。遭遇逆境时这种平衡被打破,超氧阴离子自由基($O_2^- \cdot$)、 H_2O_2 、羟基自由基($\cdot OH$)等活性氧自由基大量积累,得不到有效猝灭,超过阈值时,细胞膜膜脂将发生过氧化或脱脂化,膜系统受到破坏,透性增加,严重时引起植物细胞死亡^[21-23]。本试验结果(图3)表明,牡丹遭受干旱胁迫时,CK 叶片内的 $O_2^- \cdot$ 生成速率和质膜透性都随胁迫程度的加深而逐渐增加,并均在重度干旱胁迫时最高。说明干旱胁迫诱发了牡丹叶片细胞内活性氧自由基的大量积累,并严重损伤了其细胞膜结构,造成了质膜透性的大大增加。而喷施了茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,在整个干旱胁迫期内,牡丹叶内 $O_2^- \cdot$ 的产生速率和质膜透性总体上仍呈升高趋势。但 $O_2^- \cdot$ 的产生速率和质膜相对透性均显著低于 CK,即 $O_2^- \cdot$ 的产生速率和质膜的破损程度受到了显著抑制。与 CK 相比,外施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后, $O_2^- \cdot$ 产生速率分别显著下降 35.8% ~ 57.5%、19.5% ~ 52.3%、21.3% ~

23.7%;质膜相对透性分别显著下降 40.7% ~ 47.6%、20.8% ~ 28.1%、16.7% ~ 31.4%。由此可见,喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖在有效抑制干旱胁迫下的牡丹叶片细胞 $O_2^- \cdot$ 产生速率、缓解膜损伤、维护良好的细胞膜透性等方面,起到了积极有效的保护作用。

2.4 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹 SOD、POD、CAT 活性的影响

SOD、POD、CAT 是植物遭受逆境胁迫时最重要的 3 类保护酶,其活性的高低和变化常用来衡量植物抗性强弱,并可作为品种抗性的鉴定依据。SOD 主要清除 $O_2^- \cdot$ 自由基,CAT、POD 主要清除 H_2O_2 。由图4可知,牡丹遭受干旱胁迫时,CK 叶片的 SOD、POD、CAT 活性均随胁迫程度的加深而逐渐降低,直到重度干旱胁迫时活性降到最低。而牡丹叶片在喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,整个干旱胁迫期内,SOD、POD、CAT 的活性总体上呈前期升高后期降低的变化趋势,且均显著高于 CK。有所不同的是,3 种外源干旱缓解物质诱导下的 POD 活性在轻度干旱时最大,而 CAT 活性则在中度干旱时最大,茉莉酸甲酯、褪黑素处理的 SOD 活性在中度干旱时

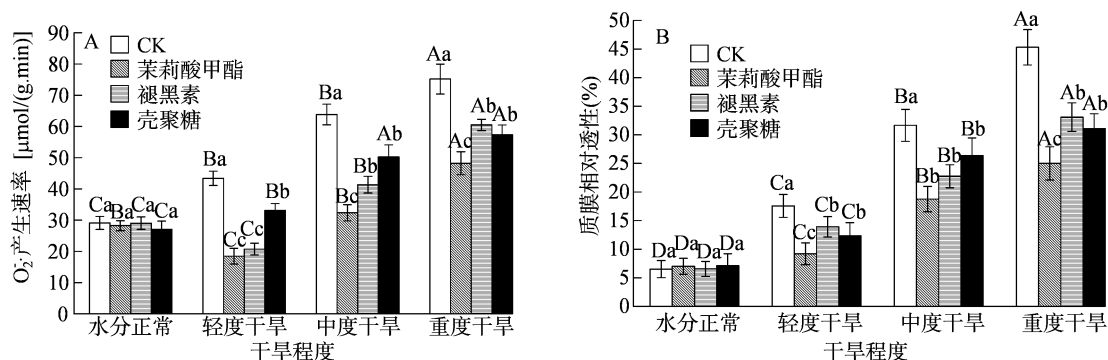
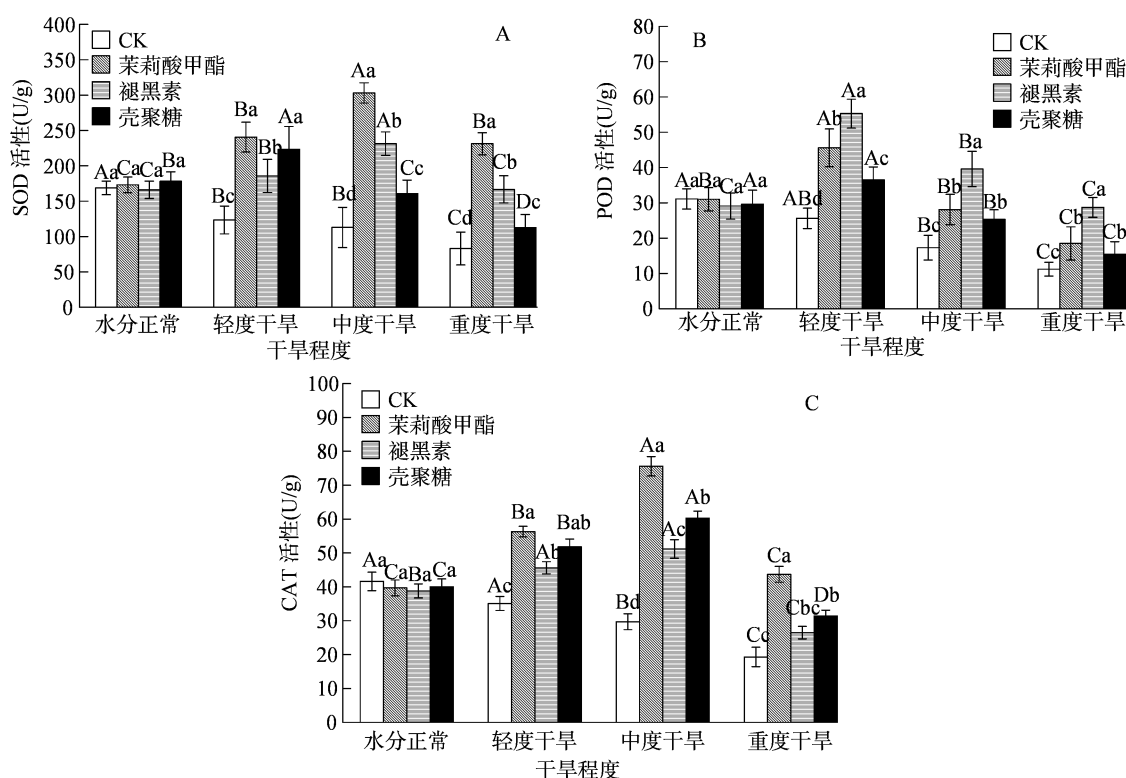
图3 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹 O₂·⁻ 生成速率、质膜透性的影响

图4 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹 SOD、POD、CAT 活性的影响

最大,壳聚糖处理的 SOD 活性在轻度干旱时最大。经茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖处理后的牡丹叶片抗氧化酶类活性达到最高值时,SOD 活性分别较 CK 显著提高 168.5% (中度干旱)、104.9% (中度干旱)、81.0% (轻度干旱);POD 活性(轻度干旱)分别较 CK 显著提高 78.1%、116.0%、42.6%;CAT 活性(中度干旱)分别较 CK 显著提高 154.5%、72.4%、103.0%。由此可见,作为外源干旱缓解物质,茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖在牡丹根系遭遇干旱尤其是处于中度干旱期前后,更能有效促使牡丹叶片内部抗氧化生理调控机制,通过提高 SOD、POD、CAT 这 3 种抗氧化酶的活性,进一步缓解胁迫生成的高能态活性氧带来的伤害,有效保护牡丹株

体。这也与“2.3”节的试验结论(经外施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖处理后,牡丹叶内的 O₂·⁻ 生成速率和质膜透性显著降低)一致。

2.5 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹光合参数的影响

由图 5 可知,牡丹根部供水正常时叶片净光合速率较高,但遭受干旱胁迫时随着干旱胁迫程度的加重,净光合速率、气孔导度、蒸腾速率均呈现逐渐降低的变化趋势。重度干旱时,CK 的 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 分别比水分正常时降低了 63.8%、43.5%、56.7%、21.0%。可见根部逐渐加重的干旱胁迫导致牡丹叶片光合机能显著下降,严重影响了光合效率,主要原因应该是干旱胁迫造成了牡丹叶绿素含量的严

重下降(图 2 - A), 光合细胞器严重损伤。各处理 P_n 的变化刚好与图 2 - A 中的总叶绿素含量变化相一致。干旱胁迫期内牡丹叶片经喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后, P_n 虽然也呈逐渐降低趋势, 但数值上仍明显高于对照, 这与曹琪的研究结果^[4]一致。其中, 喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后, P_n 分别较 CK 提高 14.9% ~ 65.3%、10.3% ~ 41.2%、11.9% ~ 20.7%。可见遭受干旱时, 外施茉莉酸甲酯、褪黑素对牡丹叶片 P_n 的增幅也明显高于壳聚糖。但 G_s 、 T_r 与 P_n 相反, 均显著低于 CK。经茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖喷施后, 牡丹叶片 G_s 分别较 CK 显著降低 16.4% ~ 35.3%、21.6% ~ 47.0%、11.8% ~ 24.2%; T_r 分别较 CK 显著降低 20.5% ~

57.8%、26.2% ~ 36.8%、12.3% ~ 20.7%, 由此可见, 茉莉酸甲酯和褪黑素降低牡丹叶片气孔导度, 抑制蒸腾失水的作用明显好于壳聚糖。经 3 种外源缓解物质处理后, 牡丹叶片 C_i 则表现出前期升高后期降低的变化趋势(图 5 - D)。并且在中度干旱时达到最高, 此时喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后的叶片 C_i 较 CK 显著提高了 37.8%、28.1%、32.3%。由此可见, 牡丹遭受根部土壤干旱时, 喷施试验浓度的茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖能够有效调节叶片保卫细胞的气孔闭合状态, 减少蒸腾失水, 增大气孔导度, 提高叶片胞间 CO_2 浓度, 一定程度上提高了干旱逆境状态下牡丹叶片的光合效率。

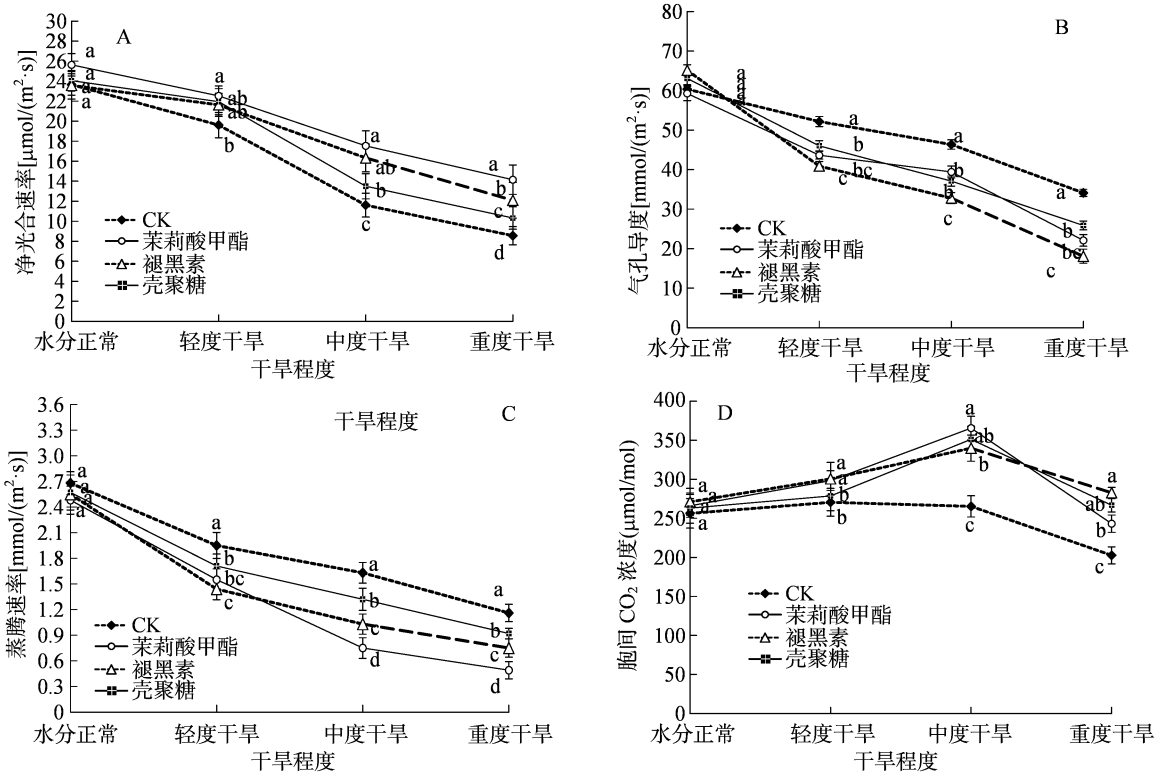


图5 3种外源物质对干旱胁迫下牡丹光合参数 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 的影响

2.6 3种外源物质对牡丹干旱胁迫缓解效果综合评价

牡丹遭受干旱胁迫危害时, 外施缓解物质对其干旱胁迫的缓解机制较为复杂, 往往是内部多种生理协调机制的协同反应。因此, 仅仅依靠某一指标进行效果评价, 既不科学又难免偏颇。故而, 学者们多年来一直都致力于寻求一种或几种科学有效的评价途径。许多文献表明, 模糊数学中的隶属函数值法应用最为广泛^[18]。借鉴该方法, 本试验中3种外源物质对牡丹干旱胁迫缓解效果的最终评价

顺序为茉莉酸甲酯 > 褪黑素 > 壳聚糖(表 1)。

3 讨论与结论

许多研究证实, 外源调节物质主要是通过调控植物的气孔运动降低水分散失, 实现缓解包括干旱在内的多种逆境胁迫的目的^[24]。本试验也与许多植物研究结果^[7, 11, 25]类似。在遭受干旱胁迫时牡丹叶片的水势和相对含水量明显下降(图 1 - A)。但外施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖, 均明显提高了干旱胁迫下的牡丹叶片相对含水量并降低了其水分饱

表 1 3 种外源物质对牡丹干旱胁迫缓解效果综合评价

处理	隶属函数值													
	相对含水量	水分饱和亏	叶绿素含量	胡萝卜素含量	O ₂ ⁻ ·产生速率	质膜相对透性	SOD 活性	POD 活性	CAT 活性	P _n	G _s	T _r	C _i	平均值
CK	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
茉莉酸甲酯	0.88	0.89	1.00	0.76	1.00	1.00	1.00	0.56	1.00	1.00	0.79	1.00	0.89	0.91
褪黑素	1.00	1.00	0.57	1.00	0.71	0.60	0.57	1.00	0.41	0.62	1.00	0.77	1.00	0.79
壳聚糖	0.64	0.69	0.40	0.43	0.52	0.59	0.41	0.32	0.65	0.39	0.58	0.42	0.83	0.53

和亏。这种措施能够维持干旱条件下牡丹叶片较高的叶片相对含水量和较低状态的水分散失,更好地保证牡丹植株的细胞生理代谢需水,显然更利于干旱胁迫下牡丹植株的存活。综合相关研究认为,这 3 种干旱缓解物质对干旱胁迫下的植物抗性调控机制各具特色。就茉莉酸甲酯而言,研究认为,外源 MeJA 可以通过调节 K⁺ 通道来控制气孔运动,并使得 MeJA 更容易通过气孔进入植物体内^[14]。MeJA 进入植物体后,在细胞质中被酯酶水解为茉莉酸,而茉莉酸则可作为信号传导物质诱导植物产生防御反应,从而提高植物的抗旱能力^[11]。关于褪黑素研究认为,气孔是植物叶片与外界系统进行水分和空气交换的重要通道,但干旱造成植物气孔导度下降。施用褪黑素则可以显著降低干旱状态下叶片的气孔导度,从而减少气孔水分蒸腾,并兼具增强叶片光合作用的能力,以缓解干旱对植株造成的迫害^[11,26]。就壳聚糖而言,作为一类廉价清洁、可再生的非生物类胁迫抗性诱导剂^[27],则是通过诱导气孔或非气孔因素来降低干旱条件下植物叶片蒸腾失水^[5];同时,壳聚糖也可以改善根系吸水 and 提高有机渗透物质的合成能力^[28],来增强植物的抗旱性。就本试验而言,牡丹遭遇干旱胁迫时经喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,叶片气孔导度显著降低,从而减少了气孔水分蒸腾。故而本研究中可以这么认为,茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖也是通过调控牡丹叶片的气孔运动,使得牡丹植株积极应对干旱逆境变化,来提高自身抗旱能力的。单单就 3 种干旱缓解物质对牡丹叶片水分散失的调控效果差异而言,经褪黑素处理后的牡丹叶片相对含水量相较于 CK 的增幅要高于茉莉酸甲酯和壳聚糖处理,但对 3 种缓解物质水分饱和和亏的改善幅度并无显著差异(图 1-B)。

植物光合作用是生长发育、开花结果最重要的物质及能量来源,但遭遇干旱胁迫时光合作用的变

化反应也最为敏感,尤其是光合作用的场所—叶绿体的基质类囊体上^[7]。本试验中,牡丹遭受干旱胁迫时造成了叶绿素、类胡萝卜素的破损或合成受阻,致使其含量显著降低,这很大程度上降低了牡丹叶片的光合性能。同时干旱也引发了牡丹叶片组织的缺水,当叶片水势降低时(图 1-A),牡丹保卫细胞失水某种程度上又导致了气孔的部分关闭,造成了叶肉细胞 CO₂ 扩散受阻^[12]。胞间 CO₂ 浓度也随之降低(图 5-D)。由于牡丹胁迫前期主要受气孔因素限制,导致叶片对 CO₂ 的吸收减少,净光合速率也随之下落。但当土壤水分持续到中度干旱胁迫时,气孔限制又过渡到了非气孔限制,因而胁迫后期的牡丹净光合速率的下降又受二者(气孔因素和非气孔因素)共同制约^[29-30]。但外施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖 3 种干旱缓解物质可有效提高干旱胁迫下的牡丹叶绿素含量及胡萝卜素含量,而高含量的叶绿素则是保证光合作用良好运转的基础和前提^[7,12]。同时,协同 3 种干旱缓解物质对干旱胁迫下牡丹气孔运动或闭合的调控,叶片气孔导度受到明显抑制,减少了叶片的水分蒸腾,因而蒸腾速率显著降低。

研究认为,胞间 CO₂ 浓度的大小与气孔的开张程度密切相关,其浓度的高低将直接影响叶绿体细胞的光合效率和产出。本试验(图 5)表明,遭受干旱胁迫时,随着干旱胁迫程度的加深,牡丹胞间 CO₂ 浓度逐渐降低。这是牡丹植株自身出于减少水分蒸腾、抵御干旱的需要,叶肉保卫细胞气孔闭合引起的自我保护机制造成的结果^[12,29],当然胞间 CO₂ 浓度降低也是气孔闭合造成的,不利于光合作用的负面协同反应。但干旱胁迫期时,牡丹叶片经喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,显著提高了牡丹的胞间 CO₂ 浓度,且表现为明显的前期升高后期降低的变化趋势。3 种干旱缓解物质的胞间 CO₂ 浓度都在中度胁迫时达到最高,胞间 CO₂ 浓度最高时,经

茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖处理后,牡丹胞间 CO_2 浓度分别较 CK 显著增加 37.8%、28.1%、32.3%。同时,从3种干旱缓解物质对遭受干旱胁迫的牡丹叶片胞间 CO_2 浓度的改善程度来看,三者之间并无明显差异。牡丹喷施3种干旱缓解物质后与 CK 相比,胞间 CO_2 浓度在中度干旱时显著升高,而后迅速降低。胞间 CO_2 浓度之所以呈现如此变化可能是因为牡丹叶片在遭受中度干旱胁迫前后,所受干旱胁迫的损害程度已经表现得较为强烈,气孔导度明显减小(图5-B),叶绿体结构受到破坏,致使叶肉细胞固定 CO_2 能力下降,光合暗反应减弱,净光合速率降低,因此 CO_2 利用量减少,所以引起了胞间 CO_2 浓度的短暂升高(图5-D)。当然也有研究认为,此时尽管通过气孔进入叶片的 CO_2 的量减少了,但同时进入细胞的胞间 CO_2 量减少得更多,这也是造成胞间 CO_2 浓度短期升高的因素^[12]。外施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖对牡丹叶片叶绿素的保护协同胞间 CO_2 浓度短期增加,十分有利于牡丹叶片光合反应中心光合系统的正常运转以及叶绿体间质中 CO_2 的固定。这种调控机制反馈过来也是即使遭受了干旱胁迫,牡丹叶片净光合速率仍然显著高于 CK 的内在生理原因(图5-A)。

植物遭受干旱胁迫时,过量的高能态活性氧自由基损害细胞膜脂,加速衰老进程,严重时会对植物造成难以修复的危害。许多研究表明,喷施外源干旱缓解物质,如壳聚糖、甜菜碱、硫酸素、亚精胺等时,能够诱导干旱胁迫下的植物叶片 SOD、CAT、POD 活性及可溶性蛋白、类胡萝卜素和脯氨酸的含量增加,降低 MDA、 H_2O_2 含量和 $\text{O}_2^- \cdot$ 产生速率。施加这些外源物质后诱发了植物体内保抗氧化系统,包括保护酶体系和非酶类体系的抗氧化物质,来保护细胞免遭活性氧的伤害。本试验同样表明,干旱胁迫条件下的牡丹经喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,牡丹叶内类胡萝卜素含量分别较 CK 显著提高 56.2%~106.6%、72.5%~168.9%、32.2%~80.2%(图2-B);SOD 活性达到最大值时,茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖分别提高 168.5%(中度干旱)、104.9%(中度干旱)、81.0%(轻度干旱);轻度干旱时,POD 活性分别提高 78.1%、116.0%、42.6%;中度干旱时,CAT 活性分别提高 154.5%、72.4%、103.0%。与 CK 相比, $\text{O}_2^- \cdot$ 产生速率分别显著下降 35.8%~57.5%、19.5%~52.3%、21.3%~23.7%(图3-A);质膜相对透性分别显著

下降 40.7%~47.6%、20.8%~28.1%、16.7%~31.4%(图3-B)。表明遭遇干旱时,3种外源干旱缓解物质均能较好地增强牡丹抵抗干旱胁迫的应对能力。其中,类胡萝卜素含量提高的重要意义在于类胡萝卜素具有很强的抗氧化功能,是植物体内最重要的 $\text{O}_2^- \cdot$ 猝灭剂,牡丹叶片类胡萝卜素含量的提高,能够在极大程度上阻止干旱激增的 $\text{O}_2^- \cdot$ 诱发对不饱和脂肪酸的过氧化作用,从而保护牡丹细胞的膜系统,特别是叶绿体光合膜系统,使得干旱胁迫下牡丹叶片光合机构的稳定性得以增强。SOD、CAT、POD 作为植物所有组织中普遍存在的3种主要保护酶类,其活性的高低与植物的代谢强度以及抗性密切相关^[8-9]。SOD 能清除超氧阴离子自由基,反应生成毒性较低的 H_2O_2 ; H_2O_2 经 $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow \text{O}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ 生化反应后,被 CAT 直接催化分解成对细胞不具毒害的 H_2O ;POD 是以 H_2O_2 为电子受体催化底物水解氧化的酶,同时氧化酶和过氧化氢酶也都存在于过氧化物酶体中。因此,POD 具有消除过氧化氢和酚类、胺类、醛类毒性的多重作用,从而担起对细胞的保护责任。此外,POD 与植物的呼吸作用、光合作用及生长素的氧化等都有关系。因此,基于本研究结果,干旱胁迫条件下牡丹喷施茉莉酸甲酯、褪黑素、壳聚糖后,SOD、CAT、POD 活性显著增强,可以有效降低干旱导致的过量高能态 $\text{O}_2^- \cdot$ 、 H_2O_2 等活性氧自由基对牡丹细胞造成的损害,延缓其衰老进程,增强其抗旱适应能力。

总体而言,在本试验中外施茉莉酸甲酯后,牡丹叶片类胡萝卜素含量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性提高的幅度以及细胞质膜相对透性、 $\text{O}_2^- \cdot$ 产生速率降低的幅度均明显高于褪黑素和壳聚糖处理,说明茉莉酸甲酯在对保护牡丹细胞的膜系统、稳定叶片光合机构方面的调控效果优于褪黑素及壳聚糖。但这仅属于较为主观的大体判断,所以为了能更准确科学地评价出这3种外源物质对牡丹干旱缓解性能的总体效果,本试验参照了其他植物抗逆性评价最常用的隶属函数评价法,对3种外源干旱缓解物质的缓解效果进行了综合评价。这种科学的评价方法已在植物抗性评价及种质鉴定的研究中受到普遍认可并得以广泛运用。如何建龙等运用隶属函数法研究了6个欧李品种对干旱胁迫的响应,并借助可溶性蛋白含量、丙二醛含量、脯氨酸含量、可溶性糖含量、叶片相对含水量、SPAD 值、SOD 活性、POD 活性等生理指标对其抗旱性进行科学评

价,选出宁夏地区欧李的主要推广品种^[31]。田小霞等利用隶属函数和权重系数法,获得了黄花草木樨苗期不同品种抗旱性排序,通过回归分析筛选出了代表性的抗旱鉴定指标^[32]。李娜综合了胡麻苗期6个抗性生理变化指标,计算出了6个胡麻品种的综合隶属函数值,在此基础上进行了综合评价,获得了6个胡麻品种的耐旱性能力强弱^[33]。综合前人研究成果并结合牡丹植物的生物学特点,本研究在对13个生理指标综合分析的基础上,构建了隶属函数评价体系,最终3种外源物质对牡丹干旱胁迫缓解效果综合评价顺序为茉莉酸甲酯>褪黑素>壳聚糖。以上研究结论为今后新型牡丹抗旱保水剂的筛选、研发及其产品的后续推广,提供了可供参考的科学理论和实践依据。

参考文献:

- [1] 云建英,杨甲定,赵哈林. 干旱和高温对植物光合作用的影响机制研究进展[J]. 西北植物学报,2006,26(3):641-648.
- [2] 王 燕. 施用外源物质对园艺作物逆境性影响研究进展[J]. 现代园艺,2024(14):46-50.
- [3] 刘 鑫,付丽娟,于 静,等. 5种外源物质对干旱胁迫下笔筒树幼苗生长的缓解效应[J]. 西北植物学报,2022,42(7):1169-1179.
- [4] 曹 琪. 三种外源调节物质对苹果根系生长及养分吸收功能的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2021.
- [5] 尹秀晶. 新型壳聚糖衍生物的制备及对小麦幼苗抗旱作用研究[D]. 青岛:中国科学院大学(中国科学院海洋研究所),2021.
- [6] 梁建峰. 叶面喷施肌肽和壳聚糖对狗牙根抗旱性的影响[D]. 南京:南京农业大学,2016.
- [7] 倪顺刚. 褪黑素对达乌里胡枝子苗期干旱的缓解效应[D]. 晋中:山西农业大学,2021.
- [8] 古咸彬,陆玲鸿,宋根华,等. 外源褪黑素预处理对干旱胁迫下桃苗生长的缓解效应[J]. 植物生理学报,2022,58(2):309-318.
- [9] 王 鹏,杨奥军,冯志进,等. 外源5-ALA对干旱胁迫下玉米幼苗生长的缓解效应及抗氧化酶基因表达的影响[J]. 干旱地区农业研究,2022,40(4):1-9.
- [10] 任晓雪,王红军,杨洪霞. 外源钙与甜菜碱对干旱胁迫下丝瓜幼苗的缓解效应[J]. 江苏农业科学,2023,51(8):131-138.
- [11] 代崇雯,刘亚敏,刘玉民,等. 3种外源物质对干旱胁迫下红椿生理特性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版),2022,44(2):48-56.
- [12] 曹冬梅,贾民隆,段九菊,等. 外源茉莉酸甲酯对干旱胁迫下萱草光合生理的缓解效应[J]. 北方园艺,2021(13):78-84.
- [13] 李 军,孔祥生,李金航,等. 逐渐干旱对牡丹生理指标的影响[J]. 北方园艺,2014(16):50-53.
- [14] 王梦钦. 外源茉莉酸甲酯对灯盏花抗旱性的影响及其相关基因挖掘[D]. 昆明:云南师范大学,2023.
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000.
- [16] 高俊凤. 植物生理学试验技术[M]. 西安:世界图书出版社,2000.
- [17] 种培芳,单立山,苏世平,等. 甘肃旱区5个经济林树种的苗期抗旱性综合评价[J]. 干旱地区农业研究,2017,35(1):198-204,247.
- [18] 黄莉娟,赵丽丽,唐华江,等. 不同毛花雀稗种质对干旱胁迫的响应及其抗旱性评价[J]. 西南农业学报,2019,32(11):2557-2563.
- [19] 李津津,赵书岗,安秀红,等. 干旱胁迫下核桃生理适应性及抗性指标筛选[J]. 中国果树,2023(3):72-78,84.
- [20] 张维强,唐秀芝. 同工酶与植物遗传育种[M]. 北京:北京农业大学出版社,1993.
- [21] 白 杨. 不同牡丹品种对夏季高温胁迫的生理响应及褪黑素缓解作用研究[D]. 泰安:山东农业大学,2023.
- [22] Bailey-Serres J, Chang R. Sensing and signalling in response to oxygen deprivation in plants and other organisms[J]. Annals of Botany,2005,96(4):507-518.
- [23] 米海莉,许 兴,李树华,等. 干旱胁迫下牛心朴子幼苗相对含水量、质膜透性及保护酶活性变化[J]. 西北植物学报,2023,23(11):1871-1876.
- [24] 王晓雯. 干旱胁迫和复水对栓皮栎幼苗生长和生理生化指标的影响[D]. 郑州:河南农业大学,2020.
- [25] 王 凯,沈 潮,曹 鹏,等. 沙地樟子松幼苗干旱致死过程中非结构性碳水化合物的变化[J]. 应用生态学报,2018,29(11):3513-3520.
- [26] 佟莉蓉,倪顺刚,任星远,等. 褪黑素对干旱胁迫下达乌里胡枝子幼苗生长及叶片水分生理的影响[J]. 草地学报,2021,29(8):1682-1688.
- [27] 练华山,周艾玲,梁 乐,等. 叶面喷施壳聚糖缓解低温处理对丝瓜幼苗的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学),2023,38(2):298-305.
- [28] 牛云然. 外源物质对低温下辣椒幼苗抗冷性的影响[D]. 邯郸:河北工程大学,2020.
- [29] 王 聪,杨恒山,董永义,等. 外源壳聚糖对NaCl胁迫下菜用大豆光合作用及荧光特性的影响[J]. 西北植物学报,2015,35(6):1198-1205.
- [30] 金微微,王 炎,张会慧,等. 茉莉酸甲酯对干旱及复水条件下烤烟幼苗叶绿素荧光特性的影响[J]. 应用生态学报,2011,22(12):3157-3162.
- [31] 何建龙,王占军,柳超超,等. 6个欧李品种对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. 山西农业科学,2024,52(3):86-93.
- [32] 田小霞,许明爽,郑明利,等. 黄花草木樨苗期抗旱性鉴定及抗旱指标筛选[J]. 干旱区资源与环境,2021,35(10):120-127.
- [33] 李 娜. 胡麻品种抗旱性指标筛选及评价方法研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2015.