

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0172

后有丽, 苏世平, 李毅, 种培芳, 马鹏图, 魏斌. 外源脱落酸对红砂叶片渗透调节物质含量及抗氧化酶活性的影响. 草业科学, 2020, 37(2): 245-255.

HOU Y L, SU S P, LI Y, CHONG P F, MA P T, WEI B. Effects of exogenous abscisic acid on the content of osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activity in the leaves of *Reaumuria soongorica*. Pratacultural Science, 2020, 37(2): 245-255.

外源脱落酸对红砂叶片渗透调节物质含量及 抗氧化酶活性的影响

后有丽, 苏世平, 李毅, 种培芳, 马鹏图, 魏斌

(甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 以大田环境中多年龄植物红砂 (*Reaumuria soongorica*) 植株为材料, 采用室外试验研究了自然干旱下喷施 2、4、6 和 8 mg·L⁻¹ 的外源脱落酸 (abscisic acid, ABA) 对红砂叶片渗透调节物质含量及抗氧化酶活性的影响。结果表明, 外源 ABA 能降低红砂叶片中可溶性糖 (soluble sugar, SS)、游离脯氨酸 (free proline, Pro) 和可溶性蛋白 (soluble protein, SP) 含量, 提高超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 和过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性; 随着 ABA 浓度的增加, ABA 作用效应先增强后减弱。其中, 6 mg·L⁻¹ 的外源 ABA 作用效应最大, 与处理前相比, 该浓度下红砂叶片中 SS、Pro、SP 含量分别显著下降 35.75%、90.08%、16.66%, SOD 活性显著上升 28.94%, POD 活性为处理前的 1.35 倍, CAT 活性显著上升 84.46%。因此, 喷施外源 ABA 可缓解干旱胁迫对红砂植株的伤害, 以喷施 6 mg·L⁻¹ 的外源 ABA 效果最佳。在今后荒漠区红砂种群的保育中可喷施 6 mg·L⁻¹ 的外源 ABA 缓解干旱胁迫对植株的伤害。

关键词: 干旱胁迫; 红砂; 外源脱落酸; 渗透调节物质; 抗氧化酶

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2020)02-0245-11

Effects of exogenous abscisic acid on the content of osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activity in the leaves of *Reaumuria soongorica*

HOU Youli, SU Shiping, LI Yi, CHONG Peifang, MA Pengtu, WEI Bin
(Forestry College of Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: An outdoor experiment was conducted to investigate the effects of exogenous abscisic acid (ABA) on the contents of osmotic adjustment substances and antioxidant enzymatic activity on the leaves of the perennial, *Reaumuria soongorica*. Concentrations of abscisic acid (ABA) at 2, 4, 6, and 8 mg·L⁻¹ were utilized, all under natural field environmental drought conditions. The results revealed that the content of soluble sugar (SS), free proline (Pro), and soluble protein (SP) in the leaves of *R. soongorica* were reduced by exogenous ABA application, and the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) were increased with sprayed ABA. With increasing ABA concentration, it was observed that the above functions initially increased, but then tapered off at higher ABA concentrations. When comparing concentrations to function, the function of exogenous ABA at 6 mg·L⁻¹ was the greatest. Before spraying osmotic adjustment

收稿日期: 2019-04-02 接受日期: 2019-06-11

基金项目: 外源脯氨酸作用下红砂抗旱机理研究 (17JR5RA147); 干旱生境下红砂种群耐旱机理及遗传多样性研究 (31460180); 干旱、半干旱地区抗旱灌木红砂、白刺优良种质规模化繁育技术推广与应用 (2017D-14); 干旱植物育苗及栽培技术国际科技特派员 (17JR7WA018)

第一作者: 后有丽 (1996-), 女, 甘肃岷县人, 在读硕士生, 主要从事林木种质资源研究。E-mail: 2326355974@qq.com

通信作者: 苏世平 (1981-), 男, 甘肃平凉人, 副教授, 博士, 主要从事林木种质资源保护与利用及良种快繁研究。E-mail: susp008@163.com

substances as well as antioxidant enzymes with exogenous ABA, the content of SS, Pro, and SP in the leaves of *R. soongorica* significantly decreased by 35.75%, 90.08%, and 16.66% at $6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ of exogenous ABA. Additionally, the activity of SOD significantly increased by 28.94%, with the activity of POD being 1.35 times higher. The resultant activity of CAT significantly increased by 84.46%. In conclusion, damage to *R. soongorica* caused by drought stress was alleviated by the application of exogenous ABA on the leaves. Spraying at a concentration of $6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ of exogenous ABA obtained the most optimal results. These results show that spraying exogenous ABA at $6 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ could alleviate the damage of drought stress on plants for the conservation of the *R. soongorica* population in desert areas.

Keywords: drought stress; *Reaumuria soongorica*; exogenous ABA; osmotic adjustment substances; antioxidant enzymes

Corresponding author: SU Shiping E-mail: susp008@163.com

随着全球气温逐渐升高, 极端高温天气出现频率增加, 导致位于中纬度地区的干旱半干旱区域面积扩大, 土壤荒漠化进程不断加快^[1-2]。荒漠植被的繁育已成为干旱半干旱区荒漠化防治的重要手段。对于荒漠植物而言, 水分是影响其正常生长发育最重要的环境因子^[3]。而干旱半干旱区降水稀少、蒸发量大^[4], 水分的缺失使植物面临干旱胁迫。研究^[5-9]表明, 干旱胁迫能使植物发生一系列的生理生化反应, 如活性氧增加、抗氧化酶系统遭到破坏、光合作用受阻、内源激素和渗透调节物质含量发生变化等, 进而导致植物的正常生长发育受到影响, 严重时可导致植物死亡。因此, 研究荒漠植物对干旱胁迫的应对机制对荒漠化防治有重要的生态意义。

红砂 (*Reaumuria soongorica*) 隶属于柽柳科红砂属, 又名琵琶柴, 为超旱生小灌木^[10], 广泛分布于我国西北干旱半干旱荒漠区, 具有很强的集沙能力和抗旱能力^[11], 是典型的荒漠生态树种。目前, 对红砂抗旱性的研究多集中于抗旱家系选择和评价^[12-14] 以及对干旱胁迫的生理响应^[15-19] 等方面, 而对于干旱胁迫发生后喷施外源物质以缓解胁迫伤害的研究较少。

近年来有关添加外源激素对植物抗旱性的研究报道已有很多, 其中, 脱落酸 (abscisic acid, ABA) 作为“胁迫激素”, 具有促使气孔关闭、促进植物休眠和叶片脱落的重要作用^[20], 在干旱胁迫方面已有较多研究^[21]。研究表明, 脱落酸对干旱胁迫的响应, 主要体现在提高细胞耐受性和控制水分平衡两个方面^[22]。干旱胁迫促使植物根系细胞诱导合成 ABA, 后通过木质部的蒸腾作用将其输送至叶片^[23], 进而引起植物应对干旱的生理生化反应, 诸

如, 气孔导度下降以减少水分流失^[22]、叶片细胞中 ABA 通过调节某些渗透调节物质进而调节叶片细胞的渗透势^[24]。当植物受到干旱胁迫时, 添加外源 ABA 能提高植物体内抗氧化酶活性、减少活性氧的积累, 同时影响植物体内渗透调节物质的含量, 进而有效缓解干旱胁迫对植物所造成的伤害^[25]。前人对于提高红砂抗旱性方面的研究大部分集中于植物幼苗的室内盆栽试验^[26-28], 很少开展红砂野外抗旱的相关研究。然而, 据报道^[29], 由于植物群落密度、均匀度和土壤养分状况含量不尽相同, 同时受土壤元素可利用性的负反馈调节作用的影响, 进而可能造成室内和野外的试验结果不尽一致。本研究在甘肃省武威市进行, 武威处于干旱半干旱区^[30], 降水稀少, 对于生态树种——红砂的生长影响较大。因此, 本研究在野外大田环境中, 利用不同浓度的外源 ABA 对自然干旱下同一家系中苗龄超过 2 年的红砂植株进行喷施, 测定其叶片渗透调节物质和抗氧化酶活性的变化, 研究外源 ABA 对红砂干旱胁迫的调节作用, 探索外源 ABA 的最佳处理浓度, 以期采取缓解干旱胁迫对红砂的伤害提供理论依据, 同时为荒漠化防治过程中红砂种群的繁殖和保护提供一定的科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省武威市林业技术服务中心良种基地 ($38^{\circ}24' \text{ N}$, $103^{\circ}09' \text{ E}$), 干旱少雨, 蒸发量大, 属典型的温带大陆性荒漠气候。海拔为 1 378 m, 年均气温 6.9°C , 年均降水量为 113.2 mm, 年均蒸发量为 $2\ 604.3 \text{ mm}$ ^[31]。根据 2018 年武威气象资料

显示, 武威市 2018 年上半年气温偏高, 降水偏少。上半年平均气温 6.2 °C, 较历年同期偏高 1.5 °C; 平均降水量 71.2 mm, 较历年同期偏少 30%。5 月 13 日 - 14 日出现 35 °C 及以上高温, 是有气象记录以来年最早出现高温。5 月 - 7 月整体降水偏少, 温度偏高, 干旱较严重, 对生态植被的正常生长造成了严重影响。

1.2 供试材料

在基地大田环境中, 选取同一家系、长势良好、大小基本一致的多年龄红砂植株为试验材料。

1.3 试验方法

1.3.1 前期自然干旱

在 2018 年 4 月 1 日至 7 月 22 日对选取的试验地停止人为浇水, 水分来源依靠自然降水。

1.3.2 外源脱落酸处理

于 2018 年 7 月 13 日进行外源 ABA 处理, ABA 设置 4 个浓度分别为 2 mg·L⁻¹(A₁)、4 mg·L⁻¹(A₂)、6 mg·L⁻¹(A₃)、8 mg·L⁻¹(A₄), 以清水作为对照 (CK), 重复 3 次, 即每个处理 3 株红砂, 共 15 株。在无风晴朗的早晨露水散尽后用手持式喷雾器将不同浓度的 ABA 均匀喷施在红砂植株上, 以喷施部位挂满水珠下滴为止。

1.3.3 采样

以处理当天作为 0 d, 处理前先进进行叶片采集, 之后进行喷施, 随后依次在处理 1、3、6、9 d 早晨露水散尽后采集植株的南向中部叶片, 并立即放入液氮罐中带回实验室进行各项指标的测定。采样期间试验地用塑料棚膜遮挡, 防止自然降水的影响。

1.4 测定指标与方法

可溶性糖 (soluble sugar, SS) 含量采用蒽酮比色

法^[32]测定; 游离脯氨酸 (free proline, Pro) 含量采用磺基水杨酸提取法^[32]测定; 可溶性蛋白 (soluble protein, SP) 含量采用考马斯亮蓝染色法^[32]测定; 超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 活性采用氮蓝四唑光化还原法^[33]测定; 过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性采用愈创木酚法^[33]测定; 过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性采用紫外吸收法^[33]测定。

1.5 数据处理与分析

采用 Excel 2010 进行数据计算和作图, 采用 SPSS 20.0 进行方差分析以及对同一浓度下不同处理天数间的差异性进行单因素方差分析, 分析方法采用 Duncan 法。

2 结果与分析

外源 ABA 浓度 (ABA) 和处理天数 (Day) 对红砂叶片中 SS、Pro、SP 含量以及 SOD、POD、CAT 活性均有极显著 ($P < 0.01$) 影响; 二者互作 (ABA × Day) 对 SS、Pro、SP 含量和 POD 活性具有极显著 ($P < 0.01$) 影响, 对 CAT 活性有显著 ($P < 0.05$) 影响, 而互作对 SOD 活性无显著影响 ($P > 0.05$) (表 1)。

2.1 外源脱落酸对红砂叶片可溶性糖含量的影响

随着处理天数的增加, 各处理下红砂叶片中 SS 含量总体呈现先降低后升高的趋势 (图 1)。与处理当天相比, 各处理在处理一定天数内叶片 SS 含量均降低, 但降低幅度不同, CK 降低幅度最小, 除处理后 1 d 叶片 SS 含量与处理当天 (0 d) 有显著差异外 ($P < 0.05$), 其余各处理天数间差异不显著 ($P > 0.05$); A₃ 处理降低幅度最大, 各处理天数下 SS 含量显著低于处理当天 ($P < 0.05$), 其在处理后 6 d 时 SS 含量降低到最小值, 较处理当天下

表 1 ABA 处理对红砂叶片可溶性糖、脯氨酸、可溶性蛋白含量以及 SOD、POD 和 CAT 活性的影响 (F 值)

Table 1 Results (F -values) based on two-way ANOVA of the effects of ABA concentration and days of treatment on soluble sugar content, proline content, soluble protein content, SOD activity, POD activity, and CAT activity to the leaves of *Reaumuria soongorica*

变量 Source of variation	可溶性糖含量 Soluble sugar content	脯氨酸含量 Proline content	可溶性蛋白含量 Soluble protein content	SOD活性 SOD activity	POD活性 POD activity	CAT活性 CAT activity
处理浓度 ABA	36.986**	173.437**	22.210**	12.601**	15.532**	41.660**
处理天数 Day	30.471**	301.734**	23.673**	29.415**	51.982**	45.869**
ABA × Day	3.710**	18.114**	2.676**	1.539	3.704**	2.118*

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$.

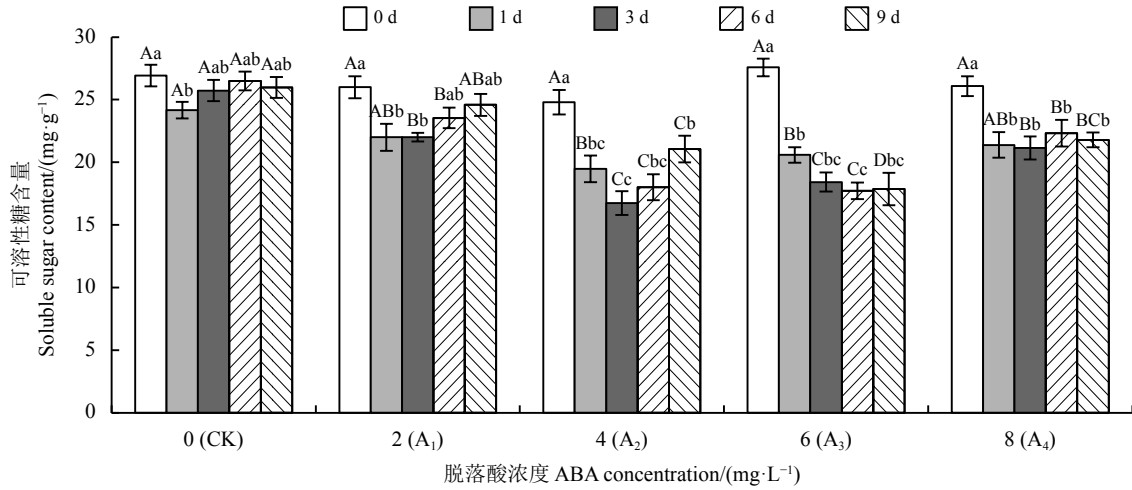


图 1 外源脱落酸对红砂叶片可溶性糖含量的影响

Figure 1 Effect of exogenous ABA on SS content in the leaves of *Reaumuria soongorica*

0、1、3、6、9 d 分别表示处理当天及处理后第 1、3、6、9 天；不同小写字母表示相同 ABA 浓度下不同处理天数间差异显著 ($P < 0.05$)，不同大写字母表示同一处理天数不同 ABA 浓度间差异显著 ($P < 0.05$)；下同。

0, 1, 3, 6, 9 d indicate 0, 1, 3, 6, and 9 days after treatment, respectively; different lowercase letters indicate significant differences among different days of treatment at the same ABA concentrations at the 0.05 level; and different capital letters indicate significant differences among different ABA concentrations at the same treatment days at the 0.05 level; similarly for the following figures.

降了 35.75%。随着 ABA 浓度的增加，除处理当天以外，其余各处理天数下红砂叶片 SS 含量总体呈现先降低后升高的趋势。与 CK 相比，各处理天数下 A_1 、 A_2 、 A_3 、 A_4 处理后叶片 SS 含量均低于 CK，其中，在处理 9 d 时，与其余各处理比较， A_3 处理叶片 SS 含量最低，较 CK 降低了 31.22%。

理当天相比，各处理在处理一定天数内叶片 Pro 含量降低，但降低幅度不同，CK 降低幅度最小，除处理后 1 d 叶片 Pro 含量较处理当天有显著降低 ($P < 0.05$) 外，其余各处理天数间差异不显著 ($P > 0.05$)； A_3 处理降低幅度最大，各处理天数下 Pro 含量显著低于处理当天 ($P < 0.05$)，其在处理后 1 d 时 Pro 含量降低到最小值，较处理当天下降了 90.08%。随着 ABA 浓度的增加，除处理当天以外，其余各处理天数下红砂叶片 Pro 含量总体呈现先降低后升高的趋势。与 CK 相比，各处理天数下

2.2 外源脱落酸对红砂叶片脯氨酸含量的影响

随着处理天数的增加，各处理下红砂叶片中 Pro 含量总体呈先降低后升高的趋势 (图 2)。与处

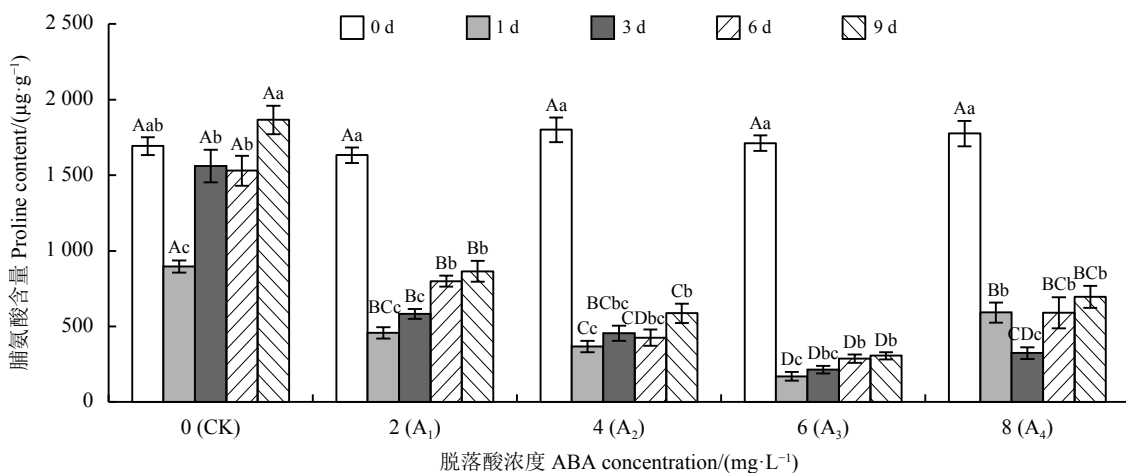


图 2 外源脱落酸对红砂叶片脯氨酸含量的影响

Figure 2 Effect of exogenous ABA on proline content in the leaves of *Reaumuria soongorica*

A₁、A₂、A₃、A₄ 处理后叶片 Pro 含量均明显低于 CK，其中，在处理 9 d 时，A₃ 处理较其余各处理叶片 Pro 含量最低，较 CK 降低了 83.56%。

2.3 外源脱落酸对红砂叶片可溶性蛋白含量的影响

随着处理天数的增加，各处理下红砂叶片中 SP 含量总体呈现先降低后升高的趋势 (图 3)。与处理当天相比，各处理在处理一定天数内叶片 SP 含量降低，但降低幅度不同，CK 降低幅度最小，叶片 SP 含量仅在处理后 1 d 时有所下降，但差异不显著 ($P > 0.05$)，A₃ 处理降低幅度最大，除处理后 9 d SP 含量较处理当天无显著差异 ($P > 0.05$) 外，其余各处理天数下 SP 含量显著低于处理当天 A₁ 处理下 SP 含量显著 ($P < 0.05$)，其在处理后 3 d 时

SP 含量降低到最小值，较处理当天降低了 16.66%。随着 ABA 浓度的增加，除处理当天以外，其余各处理天数下红砂叶片 SP 含量总体呈现先降低后升高的趋势。与 CK 相比，各处理天数下 A₁、A₂、A₃、A₄ 处理后叶片 SP 含量均低于 CK，其中，在处理 9 d 时，A₃ 处理较其余各处理叶片 SP 含量最低，较 CK 降低了 15.68%。

2.4 外源脱落酸对红砂叶片超氧化物歧化酶活性的影响

随着处理天数的增加，各处理下红砂叶片中 SOD 活性总体呈现先上升后下降的趋势 (图 4)。与处理当天相比，各处理在处理一定天数内叶片 SOD 活性上升，但上升幅度不同，A₃ 处理上升幅度最大，除处理后 9 d 时 SOD 活性较处理当天无显

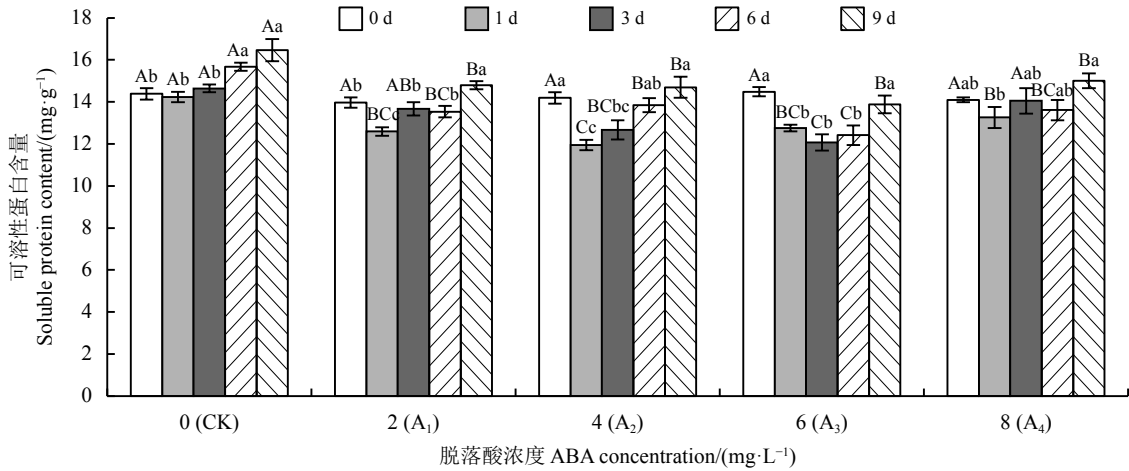


图 3 外源脱落酸对红砂叶片可溶性蛋白含量的影响

Figure 3 Effect of exogenous ABA on SP content in the leaves of *Reaumuria soongorica*

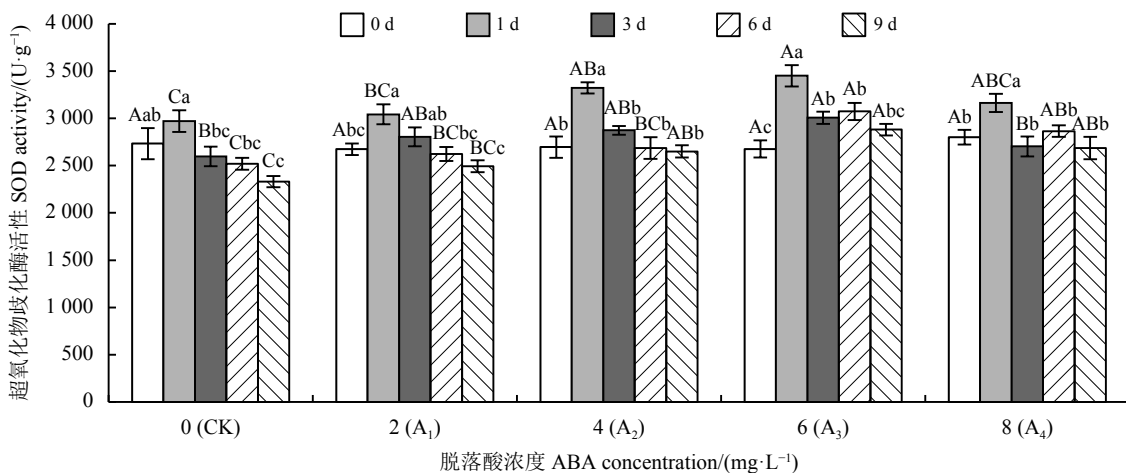


图 4 外源脱落酸对红砂叶片超氧化物歧化酶活性的影响

Figure 4 Effect of exogenous ABA on SOD activity in the leaves of *Reaumuria soongorica*

著差异 ($P > 0.05$) 外, 其余各处理天数下 SOD 活性显著高于处理当天 ($P < 0.05$), 其在处理后 1 d 时 SOD 活性上升到最大值, 较处理当天提高了 28.94%。随着 ABA 浓度的增加, 除处理当天以外, 其余各处理天数下红砂叶片 SOD 活性总体呈现先上升后下降的趋势。与 CK 相比, 各处理天数下 A₁、A₂、A₃、A₄ 处理后叶片 SOD 活性均高于 CK, 其中, 在处理后 9 d 时, A₃ 处理较其余各处理叶片 SOD 活性最高, 较 CK 提高了 23.57%。

2.5 外源脱落酸对红砂叶片过氧化物酶活性的影响

随着处理天数的增加, 各处理下红砂叶片中

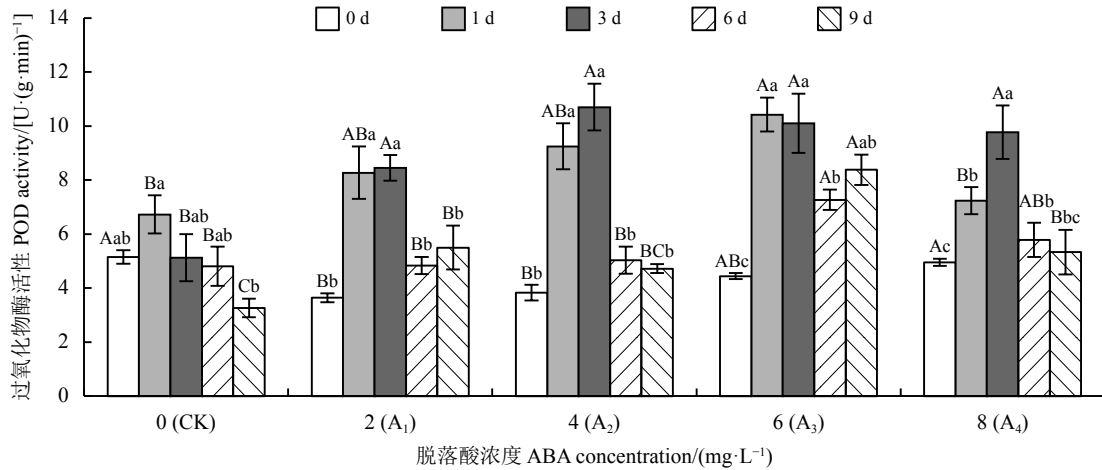


图 5 外源脱落酸对红砂叶片过氧化物酶活性的影响

Figure 5 Effect of exogenous ABA on POD activity in the leaves of *Reaumuria soongorica*

余各处理叶片 POD 活性最高, 较 CK 提高了 1.57 倍。

2.6 外源脱落酸对红砂叶片过氧化氢酶活性的影响

随着处理天数的增加, 各处理下红砂叶片中过氧化氢酶 (CAT) 活性总体呈现先上升后下降的趋势 (图 6)。与处理当天相比, 各处理在处理后一定天数内叶片 CAT 活性上升, 但上升幅度不同, CK 处理上升幅度最小, 叶片 CAT 活性只在处理后 1 d 高于处理当天, 无显著差异 ($P > 0.05$), A₃ 处理上升幅度最大, 各处理天数下 CAT 活性均高于处理当天, 其在处理后 1 d 时 CAT 活性上升到最大值, 较处理当天显著 ($P < 0.05$) 提高了 84.46%。随着 ABA 浓度的增加, 除处理当天以外, 其余各处理天数下红砂叶片 CAT 活性总体呈现先上升后下

降的趋势。与 CK 相比, 各处理在处理后一定天数内叶片 POD 活性均上升, 但上升幅度不同, CK 上升幅度最小, 叶片其余处理天数下 POD 活性与处理当天无显著差异 ($P > 0.05$), A₂ 处理上升幅度最大, 但处理后 6、9 d 与处理当天无显著差异, 其次是 A₃ 处理, 其各处理天数下 POD 活性均显著高于处理当天 ($P < 0.05$), 在处理后 1 d 时 POD 活性上升到最大值, 较处理当天提高了 1.35 倍。随着 ABA 浓度的增加, 除处理当天以外, 其余各处理天数下红砂叶片 POD 活性总体呈现先上升后下降的趋势。与 CK 相比, 各处理天数下 A₁、A₂、A₃、A₄ 处理后叶片 POD 活性均高于 CK, 其中, 在处理后 9 d, A₃ 处理较其

降的趋势。与 CK 相比, 各处理天数下 A₁、A₂、A₃、A₄ 处理后叶片 CAT 活性均高于 CK, 其中, 在处理后 9 d 时, A₃ 处理较其余各处理叶片 CAT 活性最高, 较 CK 提高了 1.72 倍。

3 讨论

干旱胁迫是干旱半干旱荒漠区植物最容易遭受的环境胁迫, 干旱胁迫能引起一系列的生理生化反应, 进而影响植物的正常生长发育, 且随着干旱强度的增加其影响增大, 严重时能导致植物死亡^[34]。利用植物激素提高植物应对逆境胁迫的能力是一种简单高效的可行性方法^[35]。ABA 作为“五大植物激素”之一, 不仅是水分亏缺的感受器^[21], 也是植物在逆境胁迫过程中的调控物质^[36]。植物在受

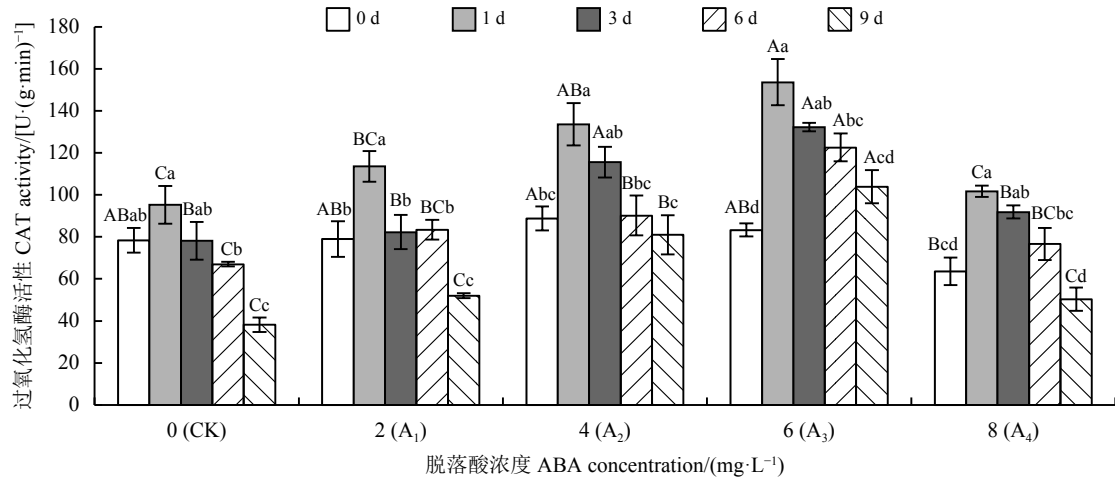


图 6 外源脱落酸对红砂叶片过氧化氢酶活性的影响

Figure 6 Effect of exogenous ABA on CAT activity in the leaves of *Reaumuria songorica*

到干旱胁迫时，其叶片中渗透调节物质含量和抗氧化酶活性会发生相应的变化，进而缓解干旱胁迫的伤害^[9]。

可溶性糖、游离脯氨酸以及可溶性蛋白都是植物体内最主要的渗透调节物质^[21]，正常生长条件下，植物体内游离脯氨酸含量处于很低的水平^[37]，干旱胁迫下渗透调节物质的含量会大量积累，以此降低细胞水势，维持细胞吸水能力^[28]。大量的研究发现，通过施用外源 ABA 能影响植物体内渗透调节物质的含量，进而提高植物对干旱胁迫的抵抗作用^[38-39]。本研究中，在处理当天，各处理可溶性糖和游离脯氨酸含量均处于较高的水平，外源 ABA 处理后可溶性糖、脯氨酸以及可溶性蛋白含量均有所下降，可能是由于外源 ABA 导致叶片内源 ABA 含量增加^[40]，内源 ABA 抑制内流 K⁺通道、促进苹果酸的外渗，从而使细胞渗透势下降^[41]，缓解了渗透调节系统的压力；也有可能是因为 ABA 通过改变保卫细胞的膨压促使叶片气孔关闭，导致光合速率下降，使可溶性糖合成受阻并加速降解，以此来缓解光合链的压力，同时，气孔导度的下降也引起叶片蒸腾作用的减弱，减少了水分蒸发，缓解了渗透调节系统的压力，游离脯氨酸和可溶性蛋白含量下降。王若梦等^[42]通过对苦马豆 (*Swainsonia salsula*) 的研究发现，外源 ABA 能降低游离脯氨酸的积累，因为外源 ABA 使脯氨酸合成酶的活性超出正常水平，形成负反馈调节，反而抑制脯氨酸合成，具体原因还需进一

步探索。随着处理天数的增加，可溶性糖、脯氨酸以及可溶性蛋白含量均逐渐上升，原因是外源 ABA 作用效应减弱。其中，6 mg·L⁻¹ 外源 ABA 处理下可溶性糖、脯氨酸以及可溶性蛋白含量降低程度最大，且上升最慢，而 8 mg·L⁻¹ 外源 ABA 处理下其下降程度反而变小，说明 ABA 浓度不同作用效应也不同，浓度过高时反而形成负反馈调节。且可溶性糖、脯氨酸以及可溶性蛋白含量的变化趋势并不完全一致，因为植物体内一种物质的变化是由多种代谢反应共同影响的。综上所述，干旱胁迫下叶面喷施外源 ABA 能在一定时间内降低红砂叶片中可溶性糖、游离脯氨酸以及可溶性蛋白含量，进而缓解干旱胁迫对红砂植株的伤害，其中，喷施 6 mg·L⁻¹ 外源 ABA 的作用效果最佳。种培芳等^[27]对盆栽控水下二年龄红砂幼苗的研究表明，外源 ABA 能提高红砂幼苗可溶性糖、游离脯氨酸以及可溶性蛋白含量，这与本研究结果不一致，主要是因为本研究是对已经受到干旱胁迫的多年龄红砂植株进行的研究，而种培芳等^[27]是先对红砂幼苗进行了 ABA 预处理，然后对其进行干旱胁迫处理的。并且不同渗透调节物质也会随着干旱胁迫时间的不同而异^[43]；其次也可能是由于野外试验和人工控制试验的某种因素不一致造成的^[29]，而二年龄苗木和多年龄植株对外源 ABA 的响应是否一致还需进一步研究。

活性氧会造成细胞膜的损伤，正常情况下，植物体内的活性氧处于动态平衡的状态，而干旱胁迫

迫会使植物体内活性氧大量积累,进而对植物造成伤害^[44]。植物体内的抗氧化酶系统是清除活性氧最重要的途径之一^[45],主要包括SOD、POD和CAT,干旱胁迫下抗氧化酶的活性会增强,减少活性氧对膜系统的伤害,但干旱胁迫强度增大时,过多的活性氧会反作用于抗氧化酶系统,使其活性降低^[46]。前人通过对小麦(*Triticum aestivum*)^[47]、姜(*Zingiber officinale*)^[48]以及猕猴桃(*Actinidia*)^[28]等的研究表明,外源ABA处理会提高干旱胁迫下植物抗氧化酶活性。本研究中,与处理当天相比,各处理SOD、POD、CAT活性均上升,随着处理天数的增加,其活性均逐渐下降,但3种酶的变化趋势不一致,与CK比较,外源ABA处理下抗氧化酶活性上升幅度大,下降幅度小,其中,6 mg·L⁻¹外源ABA处理下抗氧化酶活性上升幅度最大,且处理后9 d时较其余各处理酶活性高,而超过6 mg·L⁻¹的浓度时酶活性变化幅度减缓。说明在干旱胁迫下对多年龄红砂植株进行外源ABA处理,在一定时间内能提高红砂叶片中抗氧化酶活性,降低活性氧的伤害,进而缓解了干旱胁迫对红砂植株的伤害。此结果与王岩磊^[28]的研究结果一致。随着处理时间的延长,外源ABA作用效应减弱以及活性氧不断产生,导致抗氧化酶活性逐渐下降。

干旱胁迫下,植物体内渗透调节物质通过调节细胞渗透势而维持细胞吸水能力,抗氧化酶系统通过清除活性氧来保护膜系统,进而缓解干旱胁迫对植株的伤害,但二者之间并非独立作用的,

而是相互协同、相互影响。植物细胞中,ABA能使活性氧增加,活性氧能诱导抗氧化酶基因表达,从而使植物体抗氧化酶活性增强^[49]。因此,在本研究中,喷施外源ABA后,红砂叶片中抗氧化酶活性较对照而言有所增强,而植物体内的脯氨酸也能清除细胞内的活性氧^[50-51],所以抗氧化酶活性的增强缓解了脯氨酸对活性氧的清除作用;同时ABA作用使叶片气孔导度下降,减少水分流失,降低了渗透调节系统的压力,叶片中脯氨酸含量明显降低。脯氨酸含量的降低反之又促使抗氧化酶活性增强,以此来维持活性氧的动态平衡。脯氨酸能与蛋白质结合增强其可溶性,进而保护蛋白质的结构和功能^[44],但活性氧会造成蛋白质失活^[52],而ABA能使活性氧增加。因此,ABA处理后,红砂叶片中脯氨酸含量降低,进而导致可溶性蛋白含量降低。

4 结论

总之,自然干旱下对红砂植株喷施外源ABA,可降低红砂叶片中SS、Pro和SP含量,提高SOD、POD和CAT活性,进而缓解干旱胁迫对红砂植株的伤害。随着ABA浓度的增加,ABA作用效应先增强后减弱,其中,以喷施6 mg·L⁻¹的外源ABA效果最佳。所以在干旱半干旱荒漠区红砂种群的保育过程中,可以用喷施6 mg·L⁻¹的外源脱落酸缓解自然干旱对红砂植株的伤害。

参考文献 References:

- [1] DAI A. Drought under global warming: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews Climate Change*, 2011, 2(1): 45-65.
- [2] 赛胜宝. 内蒙古北部荒漠草原带的严重荒漠化及其治理. *干旱区资源与环境*, 2001, 15(4): 34-37.
SAI S B. Severe desertification and its control in desert steppe belt of northern Inner Mongolia. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2001, 15(4): 34-37.
- [3] 李善家, 苏培玺, 张海娜, 周紫鹃, 解婷婷. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系. *植物生理学报*, 2013, 49(2): 153-160.
LI S J, SU P X, ZHANG H N, ZHOU Z J, XIE T T. Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49(2): 153-160.
- [4] 何季. 荒漠植物白刺对模拟增雨的生理生态响应及适应策略. 北京: 中国林业科学研究院博士学位论文, 2015.
HE J. Eco-physiology responses and adaptive strategies of desert species *Nitraria tangutorum* to simulated rain addition. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2015.
- [5] WANG Y F, HAN J F. Study on physiological and biochemical responses of flue-cured tobacco to drought stress during early growth of the plants. *Acta Agronomica Sinica*, 1996, 22(1): 117-121.
- [6] BENDER J, TINGEY D T, JAGER H J, RODECAP K D, CLARK C S. Physiological and biochemical responses of bush bean

- (*Phaseolus vulgaris*) to ozone and drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 1991, 137(5): 565-570.
- [7] NIARI N K, NAJAPHY A. Physiological and biochemical responses of durum wheat under mild terminal drought stress. *Cellular and Molecular Biology*, 2018(3): 59-63.
- [8] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制. *西北植物学报*, 2005, 25(2): 413-418.
ZHAO L Y, DENG X P, SHAN L. The response mechanism of active oxygen species removing system to drought stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(2): 413-418.
- [9] 周伟伟, 王雁, 杜静. 干旱胁迫对景天属植物生理生化特性的影响. *林业科学研究*, 2009, 22(6): 829-834.
ZHOU W W, WANG Y, DU J. In fluences of drought stress on the physicl characteristics of sedums species. *Forest Research*, 2009, 22(6): 829-834.
- [10] 王维睿, 苏世平, 李毅, 王维芳. 6 个地理种群红砂 (*Reaumuria soongocica*) 叶片生态解剖特征及抗旱性评价. *中国沙漠*, 2015, 35(4): 895-900.
WANG W R, SU S P, LI Y, WANG W F. Comparison in leaf eco-anatomical characteristics and drought resistance of six *Reaumuria soongocica* populations. *Journal of Desert Research*, 2015, 35(4): 895-900.
- [11] 刘家琼, 邱明新, 蒲锦春, 鲁作民. 我国荒漠典型超旱生植物: 红砂. *植物学报*, 1982, 24(5): 485-488.
LIU J Q, QIU M X, PU J C, LU Z M. The typical extreme xerophyte: *Reaumuria soongocica* in the desert of China. *Acta Botanica Sinica*, 1982, 24(5): 485-488.
- [12] 金辉亮, 苏世平, 李毅. 基于光合参数及渗透调节物质不同家系红砂抗旱性的选择. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(7): 156-161.
JIN H L, SU S P, LI Y. Selection of drought resistance of *Reaumuria soongocica* in different families based on photosynthetic parameters and osmotic regulating substances. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2017, 31(7): 156-161.
- [13] 高红霞, 苏世平, 李毅, Жигунов Анатолий Васильевич. 基于渗透调解物质及叶绿素分析红砂抗旱优良家系的早期选择. *应用生态学报*, 2016, 27(1): 40-48.
GAO H X, SU S P, LI Y, Жигунов Анатолий Васильевич. Early selection of drought-resistant superior families of *Reaumuria soongocica* based on the analysis of osmoregulation substances and chlorophyll. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(1): 40-48.
- [14] 种培芳, 苏世平, 李毅. 4 个地理种群红砂的抗旱性综合评价. *草业学报*, 2011, 20(5): 26-33.
CHONG P F, SU S P, LI Y. Comprehensive evaluation of drought resistance of *Reaumuria soongocica* in four geographical populations. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(5): 26-33.
- [15] 贾海娟, 李毅, 杨彩红, 单立山, Жигунов Анатолий Васильевич. 6 个种源红砂幼苗主要水分参数与抗旱性研究. *干旱区资源与环境*, 2016, 30(8): 182-187.
JIA H J, LI Y, YANG C H, SHAN L S, Жигунов Анатолий Васильевич. Study on main water parameters and drought resistance of *Reaumuria soongocica* seedlings from six provenances. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2016, 30(8): 182-187.
- [16] 刘玉冰. 荒漠复苏植物红砂抗旱机理的生理生态学特性研究. 兰州: 兰州大学博士学位论文, 2006.
LIU Y B. Study on ecophysiological characteristics of desiccation-tolerant mechanism in desert resurrection plant *Reaumuria soongocica*. PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2006.
- [17] 徐当会, 王军平, 张仁懿, 任正炜, 王刚, 王春燕. 干旱和复水过程中荒漠植物红砂叶片和枝条超微结构的变化. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2013, 49(1): 5-8.
XU D H, WANG J P, ZHANG R Y, REN Z W, WANG G, WANG C Y. Changes of ultrastructure in leaf and stem of desert plant *Reaumuria soongocica* during drought stress and rehydration. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2013, 49(1): 5-8.
- [18] 潘佳, 李荣, 胡小文. 水分条件对红砂叶片碳同位素组成与光合特性和分枝生长的影响. *西北植物学报*, 2016, 36(6): 1190-1198.
PAN J, LI R, HU X W. Effect of water conditions on carbon isotope composition photosynthesis and branch growth of *Reaumuria soongocica*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(6): 1190-1198.
- [19] 种培芳, 苏世平, 李毅, 孙兆成. 不同地理种源红砂幼苗对 PEG 胁迫的生理响应. *草业学报*, 2013, 22(1): 183-192.
CHONG P F, SU S P, LI Y, SUN Z C. Physiological responses of *Reaumuria soongocica* seedlings from different geographical provenances to PEG stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(1): 183-192.
- [20] 曹允馨, 于芳芳, 白梅, 常智慧. 污泥和吲哚丁酸对草地早熟禾的生长和耐旱性的影响研究. *草业学报*, 2018, 27(5): 109-119.
CAO Y X, YU F F, BAI M, CHANG Z H. Impact of sewage sludge and indole butyric acid on growth and drought tolerance of *Poa pratensis* under drought stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(5): 109-119.
- [21] 张红萍, 李明达. 干旱胁迫对作物生理特性影响的研究进展. *农业科技与信息*, 2010(23): 6-7.
ZHANG H P, LI M D. Research progress on the effects of drought stress on physiological characteristics of crops. *Agricultural Science-technology and Information*, 2010(23): 6-7.

- [22] 李跃, 万里强, 李向林. 内源脱落酸生理作用机制及其与苜蓿耐旱性关系研究进展. *草业学报*, 2015, 24(11): 195-205.
LI Y, WAN L Q, LI X L. Progress in understanding relationships between the physiological mechanisms of endogenous abscisic acid and drought resistance of alfalfa. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(11): 195-205.
- [23] ZHAO Z, CHEN G, ZHANG C. Interaction between reactive oxygen species and nitric oxide in drought-induced abscisic acid synthesis in root tips of wheat seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, 28(10): 1055-1061.
- [24] 陈露露. 干旱胁迫下外源钙与脱落酸对黄瓜幼苗生长及生理特性的影响. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2016.
CHEN L L. Effects of exogenous calcium and abscisic acid on cucumber seedling growth and physiological characteristics under drought stress. Master Thesis. Taian: Shandong Agricultural University, 2016.
- [25] 周琳, 徐辉, 朱旭君, 陈暄, 王玉花, 房婉萍, 黎星辉. 脱落酸对干旱胁迫下茶树生理特性的影响. *茶叶科学*, 2014, 34(5): 473-480.
ZHOU L, XU H, ZHU X D, CHEN X, WANG Y H, FANG W P, LI X H. Effect of abscisic acid on physiological characteristics of tea plant under drought stress. *Journal of Tea Science*, 2014, 34(5): 473-480.
- [26] 王娟. 干旱条件下外源 ABA 提高烟草幼苗抗旱性的作用机制. 哈尔滨: 东北林业大学硕士学位论文, 2014.
WANG J. Mechanism of exogenous ABA for improving drought resistance of tobacco seedlings under drought conditions. Master Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2014.
- [27] 种培芳, 曾继娟, 单立山, 李毅, 杨江山. 干旱胁迫下荒漠草地植物红砂幼苗对外源 ABA 的生理响应. *草地学报*, 2016(5): 1001-1008.
CHONG P F, ZENG J J, SHAN L S, LI Y, YANG J S. The physiological response of desert grassland plant *Reaumuria soongorica* under drought stress to exogenous ABA. *Acta Agrestia Sinica*, 2016(5): 1001-1008.
- [28] 王岩磊. 复水与外源脱落酸处理对干旱胁迫下猕猴桃幼苗抗旱性的影响. 杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2010: 4-11.
WANG Y L. Physiology responses of kiwifruit seedlings to re-watering and exogenous application of abscisic acid under drought conditions. Master Thesis. Yangling: Northwest Agricultural and Forestry University, 2010: 4-11.
- [29] 贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 2003, 27(6): 835-844.
HE J S, FANG J Y, MA K P, HUANG J H. Biodiversity and ecosystem productivity: Why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(6): 835-844.
- [30] 谯修全. 西北干旱区农业节水发展模式的探究: 以武威市为例. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2017.
QIAO X Q. Study on water-saving development model in arid area of northwest China: A case study of Wuwei. Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2017.
- [31] 柴文敏, 李毅, 苏世平, 单立山, 种培芳. 唐古特白刺 (*Nitraria tangutorum*) 抗旱优良家系的生理特性. *中国沙漠*, 2017(6): 1158-1170.
CHAI W M, LI Y, SU S P, SHAN L S, CHONG P F. Physiological characteristics of drought-resistant families of *Nitraria tangutorum*. *Journal of Desert Research*, 2017(6): 1158-1170.
- [32] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2001: 134-170.
LI H S. Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press, 2001: 134-170.
- [33] 高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006.
GAO J F. Guidance of Plant Physiology Experiments. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [34] SUN X, JING S, DING G. Combined effects of arbuscular mycorrhiza and drought stress on plant growth and mortality of forage sorghum. *Applied Soil Ecology*, 2017, 119(2017): 384-391.
- [35] VURUKONDA S S K P, VARDHARJULA S, SHRIVSTAVA M, SKZ A. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research*, 2016, 184: 13-24.
- [36] 龚培灶, 刘希华. 脱落酸在植物干旱胁迫反应中的作用及信号转导研究. *三明学院学报*, 2005, 22(4): 420-423.
GONG P Z, LIU X H. Research on ABA's effect in plants reaction to drought stress and signal transduction. *Journal of Sanming University*, 2005, 22(4): 420-423.
- [37] 韩愈. 地枫皮不同干旱胁迫条件下的生理变化与基因差异表达分析. 桂林: 广西师范大学硕士学位论文, 2018.
HAN Y. Analysis of physiological changes and gene difference expression of *Illicium difengpi* under different drought stress conditions. Master Thesis. Guilin: Guangxi Normal University, 2018.
- [38] 木合塔尔·扎热, 齐曼·尤努斯, 山中典和. 干旱胁迫下外源脱落酸和硅对沙枣幼苗叶片水势及保护酶活性的影响. *植物研究*, 2010, 30(4): 468-472.
Muhetaer-Zhare, Qiman·Younusi, NORIAZU Y. Effect of exogenous ABA and Silicon on leaf water potential and protective

- enzyme activities of *Elaeagnus angustifolia* L. seedlings under drought stress. *Bulletin of Botanical Research*, 2010, 30(4): 468-472.
- [39] 阮英慧, 董守坤, 刘丽君, 孙聪姝, 王立彬, 郭茜茜, 盖志佳. 干旱胁迫下外源脱落酸对大豆花期生理特性的影响. *大豆科学*, 2012, 31(3): 385-388.
RUAN Y H, DONG S K, LIU L J, SUN C S, WANG L B, GUO Q Q, GAI Z J. Effects of exogenous abscisic acid on physiological characteristics in soybean flowering under drought stress. *Soybean Science*, 2012, 31(3): 385-388.
- [40] 吴中军, 王露. 植物生长调节剂对切花百合瓶插期间花瓣内源激素含量的影响. *经济林研究*, 2018, 36(2): 161-168.
WU Z J, WANG L. Effect of plant growth regulators on endogenous hormones content of vase period in cut lily flowers. *Norwood Forest Research*, 2018, 36(2): 161-168.
- [41] 徐严. 外源 NO 对逆境胁迫下紫花苜蓿幼苗生理特性及抗逆基因表达的调控. 兰州: 甘肃农业大学硕士学位论文, 2012.
XU Y. Regulation of exogenous nitric oxide to *Medicago sativa* physiological characteristics and resistance genes expression under environmental stress. Master Thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2012.
- [42] 王若梦, 董宽虎, 李钰莹, 李晨, 杨静芳. 外源植物激素对 NaCl 胁迫下苦马豆苗期脯氨酸代谢的影响. *草业学报*, 2014, 23(2): 189-195.
WANG R M, DONG K H, LI Y Y, LI C, YANG J F. Effects of exogenous plant hormones on proline metabolism of sweet potato seedlings under NaCl stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(2): 189-195.
- [43] 梁文斌, 蒋丽娟, 马倩, 肖健, 李培旺. 干旱胁迫下光皮树不同无性系苗木的生理生化变化. *中南林业科技大学学报*, 2011, 31(4): 13-19.
LIANG W B, JIANG L J, MA Q, XIAO J, LI P W. Physiological-biochemical changes in seedlings of different *Cornus wilsoniana* clones under drought stress. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2011, 31(4): 13-19.
- [44] 任菲. 预处理对水分胁迫下水稻幼苗抗氧化酶和内源激素的影响. 沈阳: 沈阳师范大学硕士学位论文, 2012: 9-13.
REN F. Effects of pretreatment on antioxidant enzymes and endogenous hormones in rice seedlings under water stress. Master Thesis. Shenyang: Shenyang Normal University, 2012: 9-13.
- [45] 张文鹏. 氮、硅添加对高寒草甸植物群落结构以及土壤氮含量的影响. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2016.
ZHANG W P. Effects of nitrogen and silicon addition on plant community structure and edaphic nitrogen of alpine meadow. Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2016.
- [46] DHINDSA R S, MATOWE W. Drought tolerance in two mosses: Correlated with enzymatic defence against lipid peroxidation. *Journal of Experimental Botany*, 1981, 32(1): 79-91.
- [47] 谢静静, 王笑, 蔡剑, 周琴, 戴廷波, 姜东. 苗期外源脱落酸和茉莉酸缓减小麦花后干旱胁迫的效应及其生理机制. *麦类作物学报*, 2018, 38(2): 221-229.
XIE J J, WANG X, CAI J, ZHOU Q, DAI T B, JIANG D. Effect of exogenous application of abscisic acid and jasmonic acid at seedling stage on post-anthesis drought stress and physiological mechanism in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(2): 221-229.
- [48] 王允, 张逸, 刘灿玉, 张志焕, 曹逼力, 徐坤. 干旱胁迫下外源 ABA 对姜叶片活性氧代谢的影响. *园艺学报*, 2016, 43(3): 587-594.
WANG Y, ZHANG Y, LIU C Y, ZHANG Z H, CAO B L, XU K. Effects of exogenous abscisic acid on active oxygen metabolism in ginger leaves under drought stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(3): 587-594.
- [49] 许树成, 丁海东, 鲁锐, 石犇, 马芳芳. ABA 在植物细胞抗氧化防护过程中的作用. *中国农业大学学报*, 2008, 13(02): 11-19.
XU S C, DING H D, LU R, SHI B, MA F F. Study on effects of ABA in antioxidant defense of plant cells. *Journal of China Agricultural University*, 2008, 13(02): 11-19.
- [50] 沙汉景. 外源脯氨酸对盐胁迫下水稻耐盐性的影响. 哈尔滨: 东北农业大学硕士学位论文, 2013.
SHA H J. Effect of exogenous proline on the salt-tolerance of rice (*Oryza sativa* L.). Master Thesis. Harbin: Northeast Agricultural University, 2013.
- [51] 宋敏, 徐文竞, 彭向永, 孔繁华. 外源脯氨酸对镉胁迫下小麦幼苗生长的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(1): 129-134.
SONG M, XU W J, PENG X Y, KONG F H. Effects of exogenous proline on the growth of wheat seedling under cadmium stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(1): 129-134.
- [52] 杨淑慎, 高俊凤. 活性氧、自由基与植物的衰老. *西北植物学报*, 2001, 21(2): 215-220.
YANG S S, GAO J F. Influence of active oxygen and free radicals on plant senescence. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2001, 21(2): 215-220.

(责任编辑 魏晓燕)