

外源 ABA 对低温胁迫下火龙果苗 活性氧代谢的影响

王楚侨¹, 黄一梅¹, 罗 弦^{1*}, 贾永霞², 唐姗姗¹

(1 四川农业大学 园艺学院, 四川成都 611130; 2 四川农业大学 资源学院, 四川成都 611130)

摘 要: 为了探讨外源 ABA 对火龙果苗活性氧(ROS)代谢的调控作用, 阐明 ABA 提高火龙果耐寒性的机理, 以‘台湾 6 号’红心火龙果扦插苗为材料, 用 150 mg/L 的 ABA 预处理后, 进行 10 d 的低温胁迫(8 °C/0 °C, 12 h/12 h), 测定火龙果苗相关生理指标。结果表明, (1) 低温胁迫后, 火龙果苗出现水渍状斑点及萎焉黄化等寒害症状, 寒害指数达 0.52, 而外源 ABA 处理使寒害指数降低至 0.20。(2) 低温胁迫使火龙果苗 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量显著增加, 丙二醛(MDA)含量及相对电导率(REC)也显著升高; 外源 ABA 显著降低了 H_2O_2 含量、MDA 含量和 REC。(3) 火龙果苗 SOD、POD、CAT 活性在低温胁迫下显著增强, 外源 ABA 使这些酶活性进一步增强。(4) 低温胁迫使火龙果苗 APX、DHAR、GR 及 MDHAR 活性显著增加, AsA、GSH、DHA、GSSG 含量也显著提升, 但 AsA/DHA 和 GSH/GSSG 比值下降; 外源 ABA 可显著提高 APX、GR 及 MDHAR 活性, 增加 AsA、GSH 含量, 并提高 AsA/DHA、GSH/GSSG 比值。可见, 外源 ABA 处理能增加火龙果苗抗氧化酶活性和 AsA-GSH 循环的代谢活性, 增强 ROS 的清除能力, 减轻膜脂过氧化程度和电解质外渗, 有效缓解火龙果苗受到的寒害。

关键词: 火龙果; 低温胁迫; 脱落酸; 活性氧; 抗氧化酶; AsA-GSH 循环

中图分类号: S667.9

文献标志码: A

Effects of Exogenous ABA on ROS Metabolism of Pitaya Seedling under Cold Stress

WANG Chuqiao¹, HUANG Yimei¹, LUO Xian^{1*}, JIA Yongxia², TANG Shanshan¹

(1 College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2 College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: In order to study the regulatory effect of ABA on reactive oxygen species (ROS) metabolism of pitaya seedlings, and to clarify the mechanism of ABA improving cold tolerance of pitaya seedlings, the cutting seedlings of red pulp pitaya ‘Taiwan No. 6’ were used as experiment material, which were pre-treated with 150 mg/L ABA, and treated under cold stress (8 °C/0 °C, 12 h/12 h) for 10 days. The physiological indexes of pitaya seedlings were determined, and the results were as follows, (1) pitaya seedlings showed watery stains and wilted yellowing after cold stress, and the index of chilling injury (CI) reached 0.52. Pretreatment with 150 mg/L ABA could reduce the CI to 0.20. (2) Cold stress significantly increased the O_2^- production rate and H_2O_2 content of pitaya seedlings, as well as malondialdehyde (MDA) content and relative conductivity (REC); Exogenous ABA significantly reduced H_2O_2 content, MDA content, and REC. (3) SOD, POD and CAT activities of pitaya seedlings were significantly increased under cold stress,

收稿日期: 2022-09-15; 修改稿收到日期: 2023-04-27

基金项目: 四川省衔接推进乡村振兴科技项目(2022ZHXC0097); 四川农业大学专业建设计划项目(202103123)

作者简介: 王楚侨(1998-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事果树逆境生物学研究。E-mail: wangchuqiao630@163.com

* 通信作者: 罗 弦, 硕士研究生导师, 主要从事园艺植物栽培及生物技术研究。E-mail: lawxian@aliyun.com

and exogenous ABA further enhanced these enzyme activities. (4) Cold stress significantly increased the activities of APX, DHAR, GR and MDHAR, and the contents of AsA, GSH, DHA and GSSG, but the ratio of AsA/DHA and GSH/GSSG decreased; Exogenous ABA could significantly increase the activity of APX, GR, and MDHAR, increase the content of AsA and GSH, and increase the ratio of AsA/DHA, GSH/GSSG. These results showed that exogenous ABA treatment could increase the antioxidant enzyme activity and the metabolic activity of AsA GSH cycle of pitaya seedlings, enhance the scavenging ability of ROS, reduce the degree of membrane lipid peroxidation and electrolyte leakage, and effectively alleviate the chilling injury of pitaya seedlings.

Key words: pitaya; cold stress; abscisic acid; reactive oxygen species; antioxidant enzymes; AsA-GSH cycle

低温是影响植物生长发育和产量品质的主要环境因子之一^[1]。低温胁迫下,植物光合作用受到抑制,光呼吸电子传递受阻,过量的 O₂ 形成超氧阴离子(O₂⁻)、过氧化氢(H₂O₂)、羟自由基(OH⁻)、单线态氧(¹O₂)等活性氧(ROS)^[2]。而大量积累的 ROS 会损伤植物细胞膜脂、蛋白质和其他细胞组分^[3],引起膜质过氧化反应,产生大量的丙二醛(MDA),并造成细胞膜透性增大,电解质外渗,最终导致植株干物质积累量降低,生长发育停滞,甚至死亡^[4]。因此,低温胁迫下维持 ROS 代谢平衡对植株抗寒性至关重要。

脱落酸(ABA)是一种植物内源激素,对抑制植物衰老、细胞死亡等方面有着重要的调控作用^[5],也是植物响应低温^[1]、干旱^[7]、重金属^[8]等多种逆境的重要信号分子。在低温胁迫下,ABA 合成途径关键酶活性及其基因表达上调,促使 ABA 含量大幅上升,植物抗逆性增加^[5]。而外源 ABA 也能够通过促进植物体内 ABA 的合成和运输,提高植物的耐寒性^[9]。研究表明,低温胁迫下,ABA 处理提高了小豆^[4]和玉米^[3]幼苗的 SOD、POD、CAT 活性,减少了 ROS 积累和 MDA 含量,有效缓解了低温对植株造成的伤害。另有研究发现,外源 ABA 可以提高低温胁迫下黄瓜^[9]、甘蔗^[6]幼苗的 APX 和 GR 等酶活性,增加非酶类抗氧化剂含量,减少电解质外渗和寒害指数,提高植株细胞的稳定性和抗寒能力。由此可见,低温条件下 ABA 在植物 ROS 代谢和耐寒性调控中扮演着重要角色。

火龙果(*Hylocereus undatus*)为仙人掌科量天尺属果树,广泛栽培于中国热带亚热带地区^[10],性喜温,5~10℃的低温会使其生长缓慢、产量降低,低于 5℃可能导致其幼芽、嫩枝,甚至部分成熟枝条冻伤,-4℃时会被冻死^[11-12]。因此,冬季低温严重制约了火龙果产业的发展。目前关于外源 ABA 调控火龙果耐寒性的研究较少,且 ABA 对低温下火龙果植株 ROS 代谢的影响鲜见报道。本研究以营养丰富但耐寒性较弱的‘台湾 6 号’红心火龙果为试验材

料,探讨外源 ABA 对低温胁迫下火龙果苗 ROS 含量、细胞膜稳定性、抗氧化酶活性和抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环的影响,揭示外源 ABA 对火龙果 ROS 代谢和耐寒性的调控机理,以期为亚热带地区火龙果抗寒栽培提供一定的理论和实践依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验所采用的‘台湾 6 号’红心火龙果苗购自成都市双流区金桥镇粤蓉火龙果基地,种植于四川农业大学成都校区。选择生长良好、无病虫害的火龙果植株扦插于直径 18 cm、高 15 cm 的花盆中,每盆 1 株,土壤基质由田园土和通用型营养土按照 1:1 配比混匀而成,土壤 pH 为 6.69,有机质含量为 35.37 g/kg,碱解氮含量为 143 mg/kg,有效磷含量为 93 mg/kg,速效钾含量为 238 mg/kg。

1.2 材料培养与处理

试验在四川农业大学成都校区进行,待扦插苗成活后继续培养 2 周,选取无病虫害、长势一致的植株,置于 GZX-180F 型光照培养箱中(温度为 28℃/18℃,12 h/12 h,光照强度为 8 000 lx,相对湿度为 50%)预培养 1 周,然后进行低温和 ABA 处理,具体试验处理设置包括:(1)CK,常温(28℃/18℃,12 h/12 h)+蒸馏水预处理;(2)CK+ABA,常温(28℃/18℃,12 h/12 h)+150 mg/L ABA 预处理;(3)LT,低温(8℃/0℃,12 h/12 h)+蒸馏水预处理;(4)LT+ABA,低温(8℃/0℃,12 h/12 h)+150 mg/L ABA 预处理。处理过程:先在室温下进行 150 mg/L 外源 ABA(前期试验中筛选得到的最佳浓度)预处理,以蒸馏水作为对照;再在 ABA 预处理 3 d 后常温处理植株仍培养在 GZX-180F 型光照培养箱中,低温处理的植株转移至 DRXM-358C-3 型人工气候箱(光照强度为 8 000 lx,相对湿度为 50%),并逐渐降温至 8℃/0℃。每个处理重复 3 次,每个重复各 5 株。在低温处理 10 d 后,观察幼苗寒害症状,计算寒害指数,取火

龙果苗茎秆顶部 3 cm 测定植株 O_2^- 产生速率、 H_2O_2 含量、相对电导率(REC)和 MDA 含量、抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT)、AsA-GSH 循环相关指标(AsA、DHA、GSSG、GSH 含量和 APX、DHAR、MDHAR、GR 活性)。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 寒害指数

低温胁迫 10 d 后,参照高国丽等^[12]的方法对火龙果苗的寒害指数(CI)进行统计和等级划分。设火龙果苗 0 级寒害为无寒害症状;1 级(轻度寒害)为有 1/3 面积茎秆出现水渍状斑点、黄化、萎焉等寒害症状;2 级(中度寒害)为有 1/2 面积茎秆出现寒害症状;3 级(中重度寒害)为有 2/3 面积茎秆出现寒害症状;4 级(重度寒害)为整个茎秆出现寒害症状。

寒害指数 = (\sum 各寒害级数 \times 该级别苗数) / (4 \times 总苗数)。

1.3.2 ROS 和细胞膜稳定性

超氧阴离子(O_2^-)产生速率采用羟胺氧化法^[13]测定, H_2O_2 含量采用试剂盒(南京建成生物工程研究所)测定,MDA 含量采用硫代巴比妥酸法测定^[13],REC 采用电导率法^[14]测定。

1.3.3 抗氧化酶活性

超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光化学还原法^[13]测定,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法^[13]测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外分光光度法^[13]测定。

1.3.4 AsA-GSH 循环指标

总抗坏血酸(AsA)和还原型抗坏血酸(DHA)的含量参照 Costa 等^[15]的方法测定;氧化型谷胱甘肽(GSSG)和还原型谷胱甘肽(GSH)的含量参照 Baker 等^[16]的方法测定;抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性采用抗坏血酸氧化法^[13]测定;脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、单脱水抗坏血酸还原酶(MDHAR)和谷胱甘肽还原酶(GR)活性参照 Nakano 等^[17]的方法测定。

1.4 数据分析

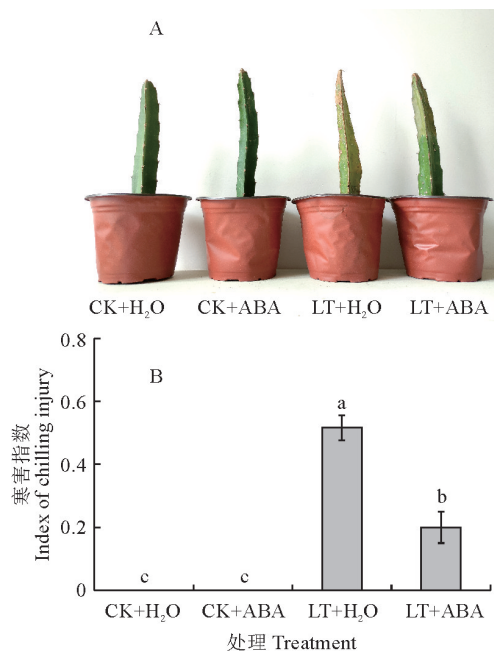
数据采用 Excel 2003 和 SPSS 23.0 进行计算和统计分析,单因素方差分析(one-way ANOVA)、邓肯(Duncan)进行差异显著性($P < 0.05$)检验,利用 Origin 2018 软件绘图。图表中数据为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 外源 ABA 对低温胁迫下火龙果植株表型和寒害指数的影响

低温处理 10 d 后,火龙果苗出现大量水渍状斑

点,并表现出黄化的症状,受害严重(图 1, A);ABA 预处理可以有效缓解这些受害症状,火龙果苗仅出现些许水渍状斑点与轻微黄化;常温及常温添加 ABA 不会影响火龙果苗的植株表型。由图 1, B 可以看出,火龙果苗在常温(CK + H_2O)及常温添加 ABA(CK + ABA)的条件下,其寒害指数均为 0;单纯低温处理(LT + H_2O)10 d 后植株寒害指数达 0.52,低温下外源 ABA(LT + ABA)预处理可以减轻火龙果苗的寒害症状,寒害指数显著降低了 0.32,但仍显著高于常温处理($P < 0.05$)。



CK. 常温, 28 °C/18 °C; H_2O . 蒸馏水预处理; LT. 低温, 8 °C/0 °C; ABA. 150 mg/L ABA 预处理; 不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P < 0.05$)。下同。

图 1 外源 ABA 对火龙果植株表型(A)和寒害指数(B)的影响

CK. Normal atmospheric temperature, 28 °C/18 °C; H_2O . Water pretreatment; LT. Low temperature, 8 °C/0 °C; ABA. 150 mg/L ABA pretreatment; Different normal letters in the figure indicate significant difference among treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below.

Fig. 1 Effect of exogenous ABA on the plant phenotypes (A) and chilling injury (B) in pitaya cutting seedlings

2.2 外源 ABA 对低温胁迫下火龙果苗 O_2^- 产生速率、 H_2O_2 、MDA 含量和 REC 的影响

如图 2 所示,火龙果苗的 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量在 CK + ABA 处理下均与相应对照 CK + H_2O 没有显著差异,在单纯低温处理(LT + H_2O)10 d 后均比常温处理(CK + H_2O 和 CK + ABA)显著升高;而 LT + ABA 处理火龙果苗 H_2O_2 含量比 LT + H_2O 处理显著降低了 11.0%,

同时其 O_2^- 产生速率也比 LT+H₂O 处理有所降低,且恢复到常温对照水平。这说明外源 ABA 预处理有效减轻了低温胁迫下火龙果苗体内 ROS 的产生和积累,而对常温下火龙果苗无显著影响。

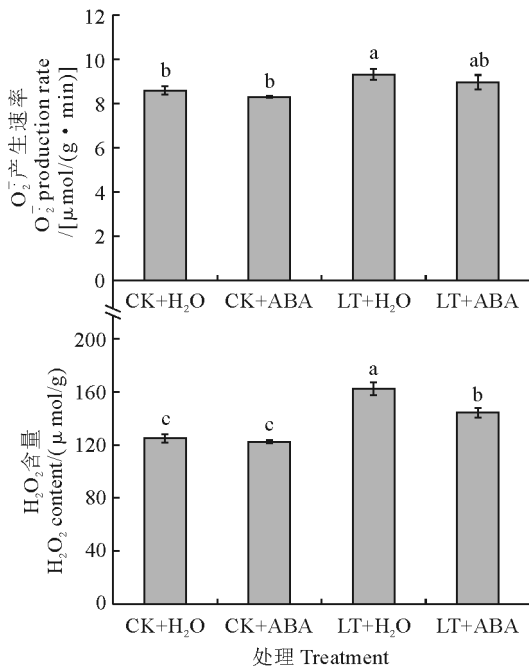


图2 外源 ABA 对火龙果苗 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量的影响

Fig. 2 Effect of exogenous ABA on the O_2^- production rate and H_2O_2 content in pitaya cutting seedlings

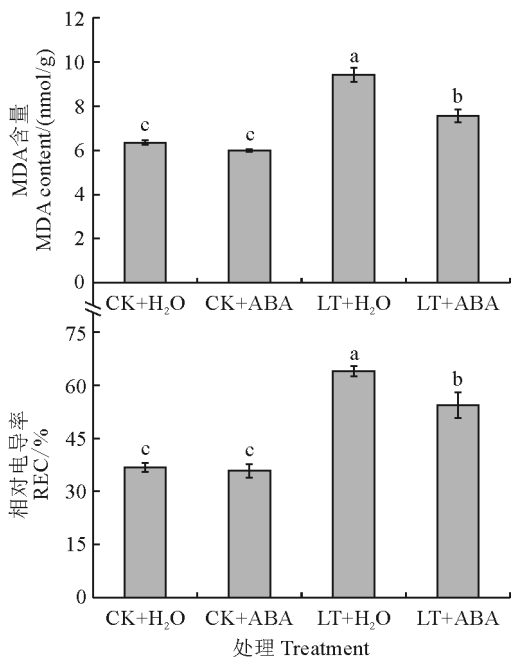


图3 外源 ABA 对火龙果苗 MDA 含量和 REC 的影响
Fig. 3 Effect of exogenous ABA on the MDA content and REC in pitaya cutting seedlings

图3显示,火龙果苗 MDA 含量和 REC 在 CK+ABA 处理下均与相应对照 CK+H₂O 没有显著差异,在单纯低温处理(LT+H₂O)10 d 后均比常温处理(CK+H₂O 和 CK+ABA)显著升高,分别为对照 CK+H₂O 的 1.48 倍和 1.74 倍,而在 LT+ABA 处理下均比 LT+H₂O 处理显著降低,降幅分别为 19.7% 和 15.1%,但仍显著高于常温对照水平。说明外源 ABA 预处理有效减轻了低温胁迫对火龙果苗细胞膜的损伤程度,但仍没有恢复到常温对照水平,而对常温下火龙果苗无显著影响。

2.3 外源 ABA 对低温胁迫下火龙果苗抗氧化酶活性的影响

从图4可以看出,火龙果苗 SOD、POD、CAT 活性在低温胁迫下(LT+H₂O)均比常温对照(CK+H₂O)显著增强,增幅分别为 77.3%、9.8% 和 52.8%,而外源 ABA 预处理(LT+ABA)使低温条件下火龙果苗 SOD、POD、CAT 活性进一步显著增强,与 LT+H₂O 处理相比分别升高了 24.4%、9.4% 和 33.8%。同时,在常温条件下,外源 ABA 预处理对火龙果苗 SOD、POD 和 CAT 活性均无显著影响。

2.4 外源 ABA 对低温胁迫下火龙果苗 AsA-GSH 循环指标的影响

首先,在常温条件下,ABA 预处理对火龙果苗 AsA、DHA 含量以及 AsA/DHA 比值均没有显著影响;在低温胁迫 10 d 后,LT+H₂O 处理火龙果苗 AsA、DHA 含量比常温对照(CK+H₂O)分别显著升高了 10.3% 和 22.6%,而 AsA/DHA 比值则显著降低 10.8%。

与 LT+H₂O 处理相比,外源 ABA 处理进一步显著提高了低温胁迫下火龙果苗的 AsA、DHA 含量,同时也显著提高了 AsA/DHA 比值,但 AsA/DHA 比值仍显著低于常温对照(图5)。

同时,各处理火龙果苗 GSH、GSSG 含量和 GSH/GSSG 比值的变化趋势与相应的 AsA、DHA 含量以及 AsA/DHA 比值相似(图5)。在低温胁迫下,LT+H₂O 处理火龙果苗 GSH 和 GSSG 含量显著增加,分别是常温对照的 1.25 倍和 1.55 倍,而其 GSH/GSSG 比值则比常温对照显著下降了 18.8%。与单纯低温处理(LT+H₂O)相比,外源 ABA 可显著提高低温胁迫下火龙果苗 GSH、GSSG 含量和 GSH/GSSG 比值,增幅分别达到 25.0%、16.1% 和 6.2%。在常温条件下,外源 ABA 预处理对火龙果苗 GSH、GSSG 含量和 GSH/GSSG 比值无明显影响。

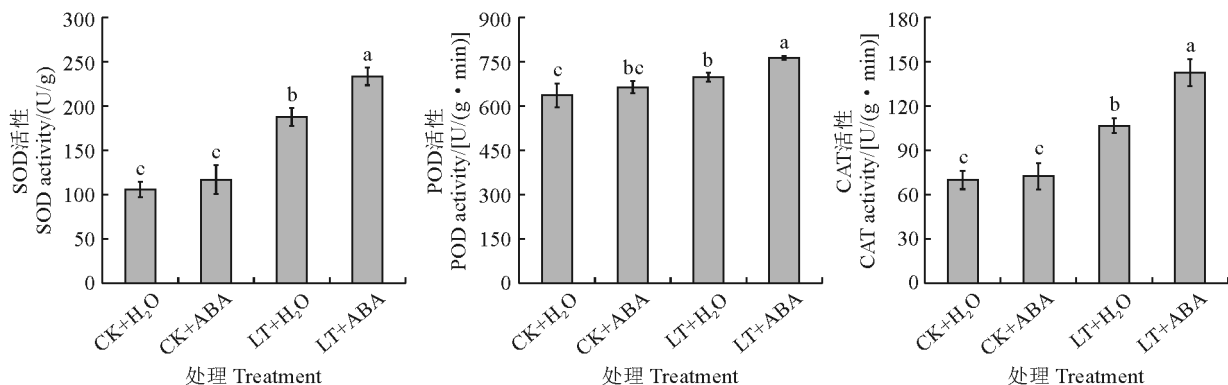


图4 外源 ABA 对火龙果苗抗氧化酶活性的影响

Fig. 4 Effect of exogenous ABA on the antioxidant enzyme activities in pitaya cutting seedlings

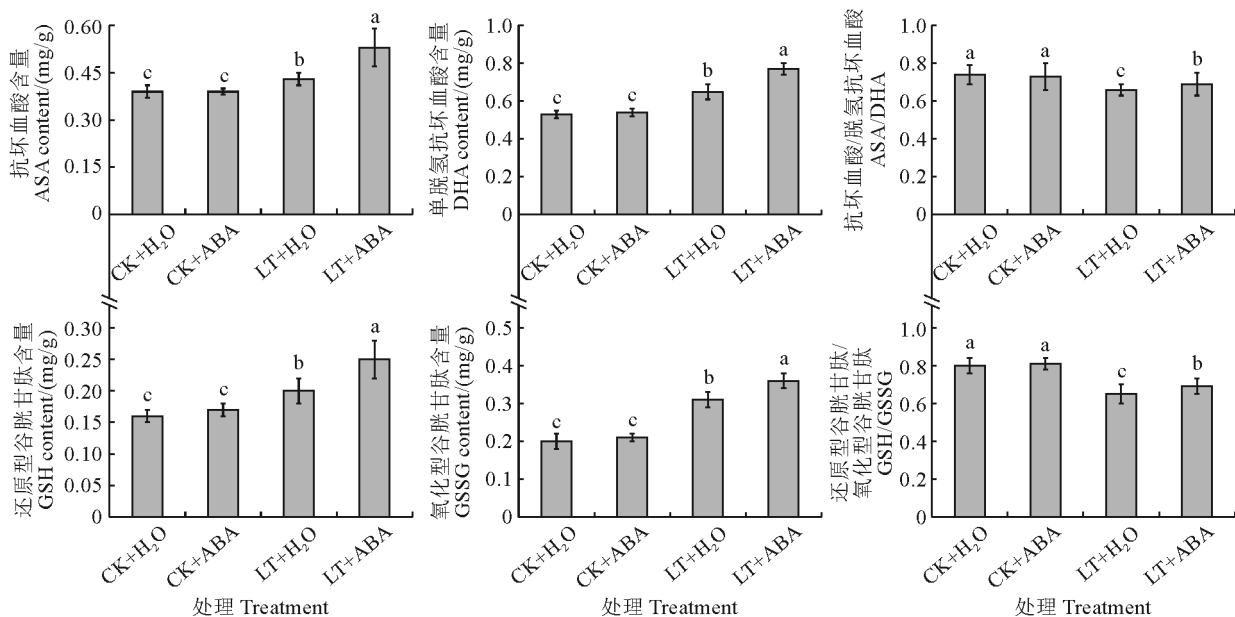


图5 外源 ABA 对火龙果苗抗坏血酸和谷胱甘肽的影响

Fig. 5 Effect of exogenous ABA on the ascorbic acid and glutathione contents in pitaya cutting seedlings

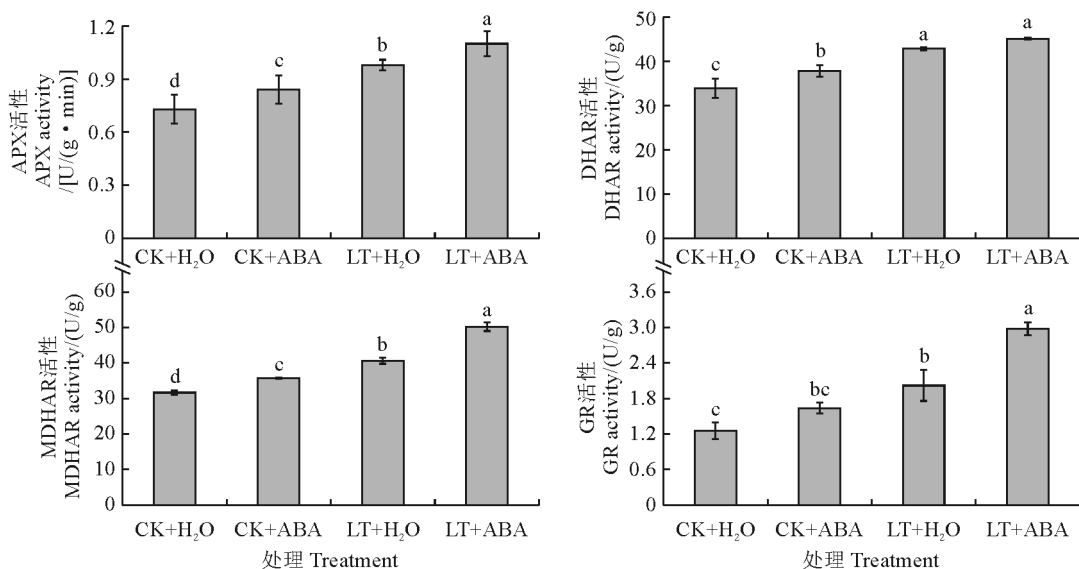


图6 外源 ABA 对火龙果苗 AsA-GSH 代谢关键酶活性的影响

Fig. 6 Effect of exogenous ABA on the AsA-GSH metabolism key enzyme activities in pitaya cutting seedlings

另外,在常温条件下,ABA 预处理(ABA+H₂O)使火龙果苗 AsA-GSH 代谢关键酶 APX、DHAR 和 MDHAR 活性分别比常温对照(CK+H₂O)显著增加了 15.1%、11.5%和 12.8%,对 GR 活性无显著影响;与常温对照相比,低温胁迫处理(LT+H₂O)火龙果苗 APX、DHAR、MDHAR 和 GR 活性均显著增强,增幅分别达到 34.2%、26.3%、28.4%和 61.6%;ABA 预处理(LT+ABA)使低温胁迫下火龙果苗 APX、MDHAR 和 GR 活性进一步增强,比 LT+H₂O 处理分别显著升高了 12.2%、23.5%和 47.5%,对 DHAR 活性没有显著影响(图 6)。

3 讨 论

低温胁迫条件下,植物体内 ROS 大量积累,引起蛋白质损伤、DNA 突变和酶失活等,最终导致膜质过氧化和离子渗漏^[18]。O₂⁻、H₂O₂ 是植物体内主要的 ROS,MDA 为膜脂过氧化的最终产物,而 REC 体现细胞膜透性,它们可以反映植株所受氧化损伤的程度^[19]。本试验中,经过 8℃/0℃(12 h/12 h)低温处理 10 d 后,火龙果苗的 O₂⁻ 产生速率和 H₂O₂ 含量显著增加,并与相应的 MDA 含量和 REC 显著升高的结果相一致,类似的研究结果在油菜^[20]和水稻^[21]中也得到证实。说明低温胁迫使火龙果苗体内积累了大量 ROS,膜脂过氧化作用加剧,生成的 MDA 与蛋白质、核酸等结合,抑制相关蛋白质的合成及其他代谢过程^[18],破坏了细胞膜的稳定性,致使植株表现出黄化萎焉症状,寒害指数也随之升高。而外源 ABA 预处理可以缓解上述这种低温伤害,减轻低温胁迫下火龙果植株的 ROS 积累,降低 MDA 含量和 REC,使寒害指数降至 0.20。这与黄瓜^[22]和小豆^[4]的相关研究结果一致。这是因为外源 ABA 对细胞膜有一定的保护作用,可以维持 ROS 代谢平衡,从而减少电解质外渗和膜脂过氧化^[5],提高火龙果苗的耐寒性。

同时,在低温胁迫条件下,植物体内大量积累的 ROS 会激活 SOD、POD、CAT 等氧化应激基因,增强植株自身 ROS 清除能力^[23]。在清除 ROS 的过程中,SOD 将 O₂⁻ 歧化为 H₂O₂,POD 和 CAT 进一步将 H₂O₂ 分解为 H₂O^[2]。本试验中,火龙果苗 SOD、POD、CAT 活性在低温胁迫下显著增加,表明植物自身的 ROS 清除机制被诱导,这是植物在低温胁迫下的自我保护反应^[19],但未被及时清除的 ROS 仍大量积累在植物体内,使火龙果苗受到了低温伤害。在马铃薯^[24]和苜蓿^[25]的研究中也表现出相似

的结果。ABA 是诱导植物体内抗逆基因表达的第一信使,在感受低温胁迫信号及调节植物体内物质平衡方面发挥着重要作用。ABA 在低温胁迫下可诱导、启动和引发植物固有抗寒基因的表达,提高植物抗寒性^[26]。研究发现,外源 ABA 可增强低温胁迫下茶树^[27]和冬油菜^[28]的抗氧化酶活性,减少 ROS 含量。与前人研究结果一致,本试验中外源 ABA 预处理的火龙果植株体内 SOD、POD 和 CAT 活性比单纯低温处理进一步增强,清除了过量积累的 O₂⁻、H₂O₂,膜脂过氧化程度降低,使得 MDA 含量、REC 及寒害指数显著下降。说明外源 ABA 通过提高植株自身 ABA 的合成及转运等方式,激活植物响应逆境的信号分子,增强了抗氧化酶基因的表达及酶活性^[19],从而有效清除植物体内积累的过量 ROS。

另外,AsA-GSH 循环是植物体内清除 ROS 的另一重要系统^[29],这一循环中,APX 以 AsA 作为电子供体,催化 AsA 与 H₂O₂ 反应,将 H₂O₂ 分解为 H₂O,同时 AsA 被氧化形成 MDHA。部分 MDHA 在 MDHAR 的作用下被还原为 AsA,使其可再次参与 H₂O₂ 的清除;而另一部分 MDHA 则可进一步被氧化形成 DHA,DHA 又以 GSH 为底物在 DHAR 作用下重新生成 AsA,而此反应所产生的 GSSG 又被 GR 催化形成 GSH,最终使 H₂O₂ 分解为 H₂O^[30]。APX、GR、DHAR、MDAR 是这一循环系统中的重要酶组分,AsA 和 GSH 是非酶促系统的重要抗氧化剂^[29]。本试验中,低温胁迫下火龙果苗 AsA-GSH 循环相关代谢酶活性均显著升高,AsA、GSH、DHA、GSSG 含量均显著增加,但 AsA/DHA 比值和 GSH/GSSG 比值有所下降,说明 AsA-GSH 的 ROS 清除系统受到破坏,加剧了膜脂过氧化,最终对植物造成寒害。类似的研究结果在棉花^[29]和葡萄^[31]中也得到证实。外源 ABA 可以调控植物的抗逆生理,在抵御低温胁迫方面具有多条路径,其中减少 ROS 类物质的积累至关重要^[4]。李丹丹等^[8]研究发现,低温下 ABA 处理可增强 AsA-GSH 循环活性,减轻低温胁迫对黄瓜幼苗的过氧化伤害。与前人的研究结果相似,本试验中,外源 ABA 可显著提升低温胁迫下火龙果苗 APX、MDHAR 和 GR 活性,保护 AsA、GSH 等免于氧化,使 AsA/DHA、GSH/GSSG 比值升高,提升了低温胁迫下火龙果苗的 AsA-GSH 循环能力,从而使植株分解 ROS 的能力增强,膜脂过氧化程度和离子渗漏得到有效缓解。这是由于 ABA 作为抗寒

基因表达的启动因子,在低温胁迫下对 ROS 清除系统具有诱导作用^[32];可诱导 APX 和 GR 的转录水平提高,较高的 GR 活性能够维持较高的 GSH 水平和合适的 GSH/GSSG 比值,并保持细胞的氧化还原势^[33]。另外 GSH/GSSG 比值可以作为细胞内的信号分子,对抗寒基因表达、蛋白质巯基化以及酶活性等进行直接的调控,增加植物 AsA-GSH 循环代谢相关酶活性和 AsA、GSH 等抗氧化剂含量以及 AsA/DHA 比值^[30],最终使植物体内 ROS 清除能

力显著提高。因此,维持了 ROS 代谢平衡和细胞稳态,减轻了膜脂过氧化,增强了火龙果苗的抗寒性。

综上所述,低温胁迫会打破火龙果苗 ROS 代谢平衡,使 ROS 过量积累,膜脂过氧化加剧,火龙果苗受到寒害。外源 ABA 可以增强火龙果苗抗氧化酶和 AsA-GSH 循环酶活性,保护 AsA、GSH 免于氧化,提高 AsA/DHA、GSH/GSSG 比值,从而清除低温条件下火龙果苗体内过量积累的 ROS,减轻膜脂过氧化程度,提高火龙果苗的抗寒性。

参考文献:

- [1] 孟诗原, 吕桂云, 张明忠, 等. 5 种卫矛属植物对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(4): 624-634.
MENG S Y, LÜ G Y, ZHANG M Z, *et al.* Physiological response to cold stress and evaluation of cold resistance for five species of *Euonymus* Linn. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(4): 624-634.
- [2] 赵天宏, 孙加伟, 付宇. 逆境胁迫下植物活性氧代谢及外源调控机理的研究进展[J]. 作物杂志, 2008(3): 10-13.
ZHAO T H, SUN J W, FU Y. Advances of research on metabolism of plant reactive oxygen species and exogenous regulation under abiotic stresses[J]. *Crops*, 2008(3): 10-13.
- [3] 李英浩, 刘景辉, 米俊珍, 等. 重度干旱胁迫下燕麦叶片活性氧清除系统对喷施腐植酸水溶肥的响应[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(5): 803-810.
LI Y H, LIU J H, MI J Z, *et al.* Response of active oxygen scavenging system in oat leaves to humic acid water-soluble fertilizer application under severe drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(5): 803-810.
- [4] 项洪涛, 李琬, 郑殿峰, 等. 外源 ABA 对低温胁迫下小豆幼苗生理及产量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2020, **38**(6): 52-60.
XIANG H T, LI W, ZHENG D F, *et al.* Effects of exogenous ABA on cold resistance physiology and yield of adzuki bean seedlings under low temperature stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020, **38**(6): 52-60.
- [5] 项洪涛, 郑殿峰, 何宁, 等. 植物对低温胁迫的生理响应及外源脱落酸缓解胁迫效应的研究进展[J]. 草业学报, 2021, **30**(1): 208-219.
XIANG H T, ZHENG D F, HE N, *et al.* Research progress on the physiological response of plants to low temperature and the amelioration effectiveness of exogenous ABA[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, **30**(1): 208-219.
- [6] FULAI L, CHRISTIAN R J, ALI S, *et al.* ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying [J]. *Plant Science*, 2005, **168**(3): 831-836.
- [7] HSU Y T, KAO C H. Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2003, **26**(6): 867-874.
- [8] 李丹丹, 张晓伟, 刘丰娇, 等. H₂S 与 ABA 缓解低温胁迫对黄瓜幼苗氧化损伤的交互效应[J]. 园艺学报, 2018, **45**(12): 2 395-2 406.
LI D D, ZHANG X W, LIU F J, *et al.* Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid counteracts oxidative damages against chilling stress in cucumber seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2018, **45**(12): 2 395-2 406.
- [9] 黄杏, 梁勇生, 杨丽涛, 等. 低温胁迫下脱落酸及合成抑制剂对甘蔗幼苗抗氧化系统的影响[J]. 华南农业大学学报, 2013, **34**(3): 356-361.
HUANG X, LIANG Y S, YANG L T, *et al.* Effects of abscisic acid and its biosynthesis inhibitor on the activities of antioxidant system of sugarcane treated by cold stress[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2013, **34**(3): 356-361.
- [10] 邓仁菊, 范建新, 蔡永强. 国内外火龙果研究进展及产业发展现状[J]. 贵州农业科学, 2011, **39**(6): 188-192.
DENG R J, FAN J X, CAI Y Q. Present research status and industrial development of pitaya at home and abroad [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2011, **39**(6): 188-192.
- [11] 邓仁菊, 范建新, 王永清, 等. 火龙果幼苗对低温胁迫的生理响应及其抗寒性综合评价[J]. 植物生理学报, 2014, **50**(10): 1 529-1 534.
DENG R J, FAN J X, WANG Y Q, *et al.* Physiological responses of pitaya (*Hylocereus* spp.) seedlings to chilling stress and comprehensive evaluation of their cold resistance[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, **50**(10): 1 529-1 534.
- [12] 高国丽, 张冰雪, 乔光, 等. 火龙果种质资源的耐寒性综合评价[J]. 华中农业大学学报, 2014, **33**(3): 26-32.
GAO G L, ZHANG B X, QIAO G, *et al.* Comprehensively evaluating the cold tolerance of pitaya germplasm [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2014, **33**(3): 26-32.
- [13] 刘萍, 李明军. 植物生理学实验技术[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [14] 熊庆娥. 植物生理学实验教程[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003.
- [15] COSTA H, GALLEGOS M, TOMARO M L. Effect of UV-B radiation on antioxidant defense system in sunflower cotyledons[J]. *Plant Science*, 2002, **162**(6): 939-945.
- [16] BAKER M A, CERNIGLIA G J, ZAMAN A. Microtiter plate assay for the measurement of glutathione and glutathi-

- one disulfide in large numbers of biological samples[J]. *Analytical Biochemistry*, 1990, **190**(2): 360-365.
- [17] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, **22**(5): 867-880.
- [18] 刘灿玉, 王允, 张逸, 等. 铅胁迫对姜叶片活性氧代谢的影响[J]. *园艺学报*, 2015, **42**(11): 2 215-2 222.
- LIU C Y, WANG Y, ZHANG Y, *et al.* Effects of Pb stress on reactive oxygen metabolism in ginger leaves[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(11): 2 215-2 222.
- [19] 韩敏, 曹逼力, 刘树森, 等. 低温胁迫下番茄幼苗根穗互作对其抗坏血酸—谷胱甘肽循环的影响[J]. *园艺学报*, 2019, **46**(1): 65-73.
- HAN M, CAO B L, LIU S S, *et al.* Effects of rootstock and scion interactions on ascorbate-glutathione cycle in tomato seedlings under low temperature stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2019, **46**(1): 65-73.
- [20] 罗丹瑜, 张小花, 李巧丽, 等. α -萘乙酸对低温胁迫下油菜幼苗抗寒性的影响[J]. *生态学杂志*, 2020, **39**(1): 99-109.
- LUO D Y, ZHANG X H, LI Q L, *et al.* Regulation of α -naphthaleneacetic acid on cold resistance of *Brassica campestris* seedlings under low temperature stress[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(1): 99-109.
- [21] XIANG H T, WANG T T, ZHENG D F, *et al.* ABA pretreatment enhances the chilling tolerance of a chilling-sensitive rice cultivar[J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2017, **40**(4): 853-860.
- [22] ZHANG Y, JIANG W, YU H, *et al.* Exogenous abscisic acid alleviates low temperature-induced oxidative damage in seedlings of *Cucumis sativus* L. [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2012, **28**: 221-228.
- [23] 孙海燕, 孔德庸, 胡慧影, 等. 腐植酸浸种对低温胁迫下玉米幼苗抗氧化系统的影响[J]. *生态学报*, 2021, **41**(13): 5 385-5 397.
- SUN H Y, KONG D Y, HU H Y, *et al.* Effects of soaking seed with humic acid on antioxidant system of maize seedlings under low-temperature stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(13): 5 385-5 397.
- [24] 和秋兰, 张航, 王正维, 等. 外源褪黑素对低温胁迫下马铃薯幼苗抗氧化系统的影响[J]. *华北农学报*, 2022, **37**(1): 103-111.
- HE Q L, ZHANG H, WANG Z W, *et al.* Effects of exogenous melatonin on antioxidant system of potato seedlings under low temperature stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2022, **37**(1): 103-111.
- [25] 李波, 李晨阳, 李红, 等. 短期低温胁迫对‘龙牧 807’苜蓿幼苗生理代谢的影响[J]. *草地学报*, 2021, **29**(3): 515-521.
- LI B, LI C Y, LI H, *et al.* Effects of short-term low temperature stress on physiological metabolism in ‘Longmu 807’ alfalfa seedlings[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, **29**(3): 515-521.
- [26] 伍宝朵, 崔鑫, 胡丽松, 等. 叶面喷施外源 ABA 对胡椒抗寒生理生化及 ABA 信号转导相关基因的影响[J]. *南方农业学报*, 2020, **51**(11): 2 764-2 772.
- WU B D, CUI X, HU L S, *et al.* Effects of exogenous foliar spraying ABA on genes related to cold resistance physiology, biochemistry and ABA signal transduction of black pepper[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2020, **51**(11): 2 764-2 772.
- [27] 李磊, 周琳, 李庆会, 等. 低温条件下 ABA 和钨酸钠对茶树叶片中渗透调节物质含量及抗氧化酶活性的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2016, **25**(4): 18-24.
- LI L, ZHOU L, LI Q H, *et al.* Effects of ABA and sodium tungstate on osmoregulation substance content and antioxidant enzyme activity in leaf of *Camellia sinensis* under low temperature[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2016, **25**(4): 18-24.
- [28] 方彦, 武军艳, 孙万仓, 等. 外源 ABA 浸种对冬油菜种子萌发及幼苗抗寒性的诱导效应[J]. *干旱地区农业研究*, 2014, **32**(6): 70-74.
- FANG Y, WU J Y, SUN W C, *et al.* Inducing effects of exogenous ABA on seed germination and cold tolerance of winter rape seedlings[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2014, **32**(6): 70-74.
- [29] 李进, 雷斌, 翟梦华, 等. 棉花幼苗 AsA-GSH 循环对低温胁迫的响应机制研究[J]. *核农学报*, 2021, **35**(1): 221-228.
- LI J, LEI B, ZHAI M H, *et al.* Study on the response mechanism of the AsA-GSH cycle in cotton seedling under low temperature stress[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2021, **35**(1): 221-228.
- [30] 樊怀福, 郭世荣, 段九菊, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 幼苗生长和谷胱甘肽抗氧化酶系统的影响[J]. *生态学报*, 2008, **28**(6): 2 511-2 517.
- FAN H F, GUO S R, DUAN J J, *et al.* Effects of nitric oxide on the growth and glutathione dependent antioxidative system in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(6): 2 511-2 517.
- [31] 苗卫东, 王萌, 高焕超, 等. 外源褪黑素对低温胁迫下不同葡萄品种抗氧化酶活性和 AsA-GSH 循环的影响[J]. *江苏农业科学*, 2021, **49**(23): 133-138.
- MIAO W D, WANG M, GAO H C, *et al.* Effects of exogenous melatonin on antioxidant enzyme activity and AsA-GSH cycle of different grape varieties under low temperature stress[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, **49**(23): 133-138.
- [32] 许树成, 丁海东, 鲁锐, 等. ABA 在植物细胞抗氧化防护过程中的作用[J]. *中国农业大学学报*, 2008, **13**(2): 11-19.
- XU S C, DING H D, LU R, *et al.* Study on effects of ABA in antioxidant defense of plant cells[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2008, **13**(2): 11-19.
- [33] 段九菊, 郭世荣, 康云艳, 等. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 叶绿体活性氧清除系统和结合态多胺含量的影响[J]. *生态学报*, 2009, **29**(2): 653-661.
- DUAN J J, GUO S R, KANG Y Y, *et al.* Effects of exogenous spermidine on active oxygen scavenging system and bound polyamine contents in chloroplasts of cucumber under salt stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(2): 653-661.