



# 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶生理特性及光合的影响

李爱梅<sup>1</sup>, 张 玲<sup>1</sup>, 张 超<sup>2</sup>, 赵鹏博<sup>1</sup>,  
勾 薇<sup>1</sup>, 陈富彩<sup>1</sup>, 高 梅<sup>1</sup>, 张立新<sup>1\*</sup>

(1 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西杨陵 712100; 2 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西杨陵 712100)

**摘 要:** 该研究以平邑甜茶 [*Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd.] 2 年生实生苗为材料, 通过盆栽试验于干旱处理前 3 d 分别连续喷施黄腐酸(FA)、甜菜碱(GB)和复配(FA+GB), 并以清水为对照(CK)进行预处理, 比较分析不同预处理对干旱胁迫下平邑甜茶的生理及光合特性变化, 探讨 FA 和 GB 对平邑甜茶的抗旱生理机制。结果显示: (1) 与对照相比, FA、GB 和 FA+GB 预处理均能够显著提高平邑甜茶叶片相对含水量, 且 FA 的保水性效果最佳。(2) 3 种预处理均可显著促进干旱胁迫下叶片可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量增加, 且 FA+GB 预处理后在干旱胁迫下叶片可溶性糖和脯氨酸积累量显著高于单施 FA 或 GB。(3) 3 种预处理均可显著提高干旱胁迫下平邑甜茶幼苗的 SOD、POD、CAT 活性, 并显著降低 MDA 的积累速度及其积累量, 且以 FA+GB 预处理的 MDA 含量最低、抗氧化酶活性最高。(4) GB 和 FA+GB 预处理下平邑甜茶的净光合速率、瞬时水分利用率显著高于 CK 和 FA, 且 FA+GB 处理下改善光合特性的效果最佳, GB 次之。研究表明, 单独喷施黄腐酸和甜菜碱及两者配施预处理均能够增加干旱胁迫下平邑甜茶的渗透调节物质和相对含水量, 提高叶片的保水性, 调节抗氧化酶活性, 降低丙二醛含量, 增加细胞膜稳定性, 改善光合性能, 进而提高平邑甜茶的抗旱能力, 且以复配喷施(FA+GB)预处理的效果最好。

**关键词:** 平邑甜茶; 干旱胁迫; 黄腐酸; 甜菜碱

**中图分类号:** Q945.78

**文献标志码:** A

## Effects of Fulvic Acid and Betaine Pretreatment on Physiological Characteristics and Photosynthesis of *Malus hupehensis* under Drought Stress

LI Aimei<sup>1</sup>, ZHANG Ling<sup>1</sup>, ZHANG Chao<sup>2</sup>, ZHAO Pengbo<sup>1</sup>,  
GOU Wei<sup>1</sup>, CHEN Fucui<sup>1</sup>, GAO Mei<sup>1</sup>, ZHANG Lixin<sup>1\*</sup>

(1 College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 College of Natural Resource and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** The pot experiment was conducted to compare and analyze the changes of the physiological and photosynthetic characteristics of 2 year old *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. seedlings of different pre-treatments by three consecutive days spraying fulvic acid(FA), glycine betaine(GB) and combination of

**收稿日期:** 2016-06-02; **修改稿收到日期:** 2016-10-27

**基金项目:** 陕西省科技统筹创新工程计划项目(2015KTCL02-27); 农业部公益性行业科研专项(201303104); 陕西省水利科技计划项目(2015slkj-12)

**作者简介:** 李爱梅(1991—), 硕士, 主要从事土壤与植物营养研究。E-mail: xnzhanglixin@163.com

\* 通信作者: 张立新, 教授, 博士生导师, 主要从事土壤与植物营养研究。E-mail: zhanglixin@nwsuaf.edu.cn

fulvic acid and glycine betaine (FA+GB) and with water as control (CK) pretreatment before drought treatment to explore the physiological drought mechanism of FA and GB for *M. hupehensis*. The results showed that: (1) compared with the control, FA, GB and FA+GB pretreatment can significantly improve the relative water content in leaves of *M. hupehensis*, and the water retaining effect of FA was the best. (2) Under drought stress, the three pretreatments could significantly increase the contents of soluble protein, soluble sugar and proline; and the soluble sugar and proline accumulation of the FA+GB were significantly higher than that of the single application of fulvic acid and betaine treatment. (3) Under drought stress, all the three pretreatments could significantly increase the SOD, POD and CAT activities of seedlings and significantly reduce the accumulation rate and content of MDA. While the pretreatment of FA+GB had the lowest MDA content and the highest antioxidant enzyme activity. (4) The net photosynthetic rate and instantaneous water use efficiency of *M. hupehensis* treated with GB and FA+GB pretreatments were significantly higher than those of CK and FA. And the photosynthetic characteristics of FA+GB were the best, followed by GB. The results showed that under the drought stress, spraying fulvic acid, glycine betaine and combination of fulvic acid and glycine betaine on *M. hupehensis* leaves could increase the osmotic adjustment substance, the water-holding capacity and the relative water content, regulate the activities of antioxidant enzymes, reduce malondialdehyde content, increase cell membrane stability, and could also improve the photosynthetic performance; thereby enhance the drought resistance of *M. hupehensis*, and effect of pretreatment with compound spraying (FA+GB). Was the best Pamp.

**Key words:** *Malus hupehensis* Pamp. Rehd.; drought stress; fulvic acid; glycine betaine

苹果(*Malus pumila*)是中国重要的经济作物,苹果树和苹果砧木对水分要求极为严格,干旱缺水可抑制新梢的加长或加粗,降低座果率等<sup>[1-2]</sup>。近年来,果树抗逆性研究得到了重视,揭示果树抗旱机制,寻求科学的抗旱减灾对策,提高果树砧木及品种的抗旱性和水分利用效率,具有重要实践意义<sup>[3]</sup>。平邑甜茶[*Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd.]是蔷薇科苹果属植物,典型自发无融合生殖型多倍体种,主要作为苹果的砧木资源。黄腐酸和甜菜碱是2种植物生长调节剂。黄腐酸(Fulvic acid, FA)是腐植酸中的一个组分,含有多种活性官能团,易被植物吸收,具有较强的功能团生理活性,能提高苹果树体内相关防御酶系的活性<sup>[4]</sup>;甜菜碱(Glycine betaine, GB)可以作为渗透调节物质参与植物细胞的渗透调节,亦可作为渗透保护物质来提高生物大分子结构和功能的稳定性<sup>[5-6]</sup>。本课题组前期研究表明,喷施100 mg·L<sup>-1</sup>甜菜碱能增加八棱海棠幼苗的可溶性蛋白质、脯氨酸和可溶性糖含量,提高抗氧化酶活性并表现出明显的抗逆性<sup>[7]</sup>。目前,在苹果、桃树、葡萄、仁用杏等果树上应用表明,喷施甜菜碱能增加可溶性蛋白质、脯氨酸和可溶性糖含量,提高抗氧化酶活性并表现出明显的抗逆性<sup>[8,9-13]</sup>。本课题组前期研究表明,干旱胁迫下喷施黄腐酸(200 mg·L<sup>-1</sup>)能更好地提高苹果的抗氧化酶活性,增加脯氨酸含量,降低丙二醛含量使其新陈代谢旺盛,增强植物的抗旱能力<sup>[14]</sup>。喷施黄腐酸在欧美杨、甘蔗、马铃薯

等上有同样的效果<sup>[15-17]</sup>。虽然前人的研究已经涉及到了黄腐酸单独喷施和甜菜碱单独喷施对平邑甜茶抗旱生理的影响,但关于黄腐酸和甜菜碱两者复配喷施对平邑甜茶抗旱生理的影响未见报道。

本试验在上述研究的基础上,以2年生平邑甜茶实生苗为材料,拟通过预处理单施100 mg·L<sup>-1</sup>甜菜碱和单施200 mg·L<sup>-1</sup>黄腐酸及两者复配喷施盆栽试验平邑甜茶幼苗测定平邑甜茶叶片相对含水量、渗透调节物质含量、叶片的保护酶活性、MDA含量和叶片光合特性抗逆生理生化参数,初步探讨黄腐酸和甜菜碱两者复配喷施对平邑甜茶抗旱生理的影响,旨在为黄腐酸和甜菜碱在果树砧木抗旱栽培调控中应用提出可供参考的理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料处理

试验选用2年生实生平邑甜茶盆栽苗为材料,在西北农林科技大学生命科学院玻璃温室中进行。于2015年6月20日,选取生长一致(株高约1 m)幼苗先进行充足灌水处理,后采用自然干旱的方式进行干旱控水处理,用称重法维持土壤含水量为当地土壤田间持水量的45%~55%(每天17:00后补水),干旱持续12 d。于干旱处理前3 d进行叶面喷施处理,设置喷施清水(CK)、200 mg·L<sup>-1</sup>黄腐酸(FA)、100 mg·L<sup>-1</sup>甜菜碱(GB)、100 mg·L<sup>-1</sup>甜菜碱+200 mg·L<sup>-1</sup>黄腐酸(FA+GB),4个处

理,每个处理设置 5 次重复。在喷施液中分别添加 0.2% 吐温-20 作为表面活性剂,于 9:00 时喷施,每天喷施 1 次,连续处理 3 次。每株喷施量为 200 mL,采用手摇喷雾器均匀喷施到试验盆栽苹果苗,使其叶面全部湿润无液滴滴下为宜。

1.2 测定指标及方法

从叶面喷施处理后开始,每隔 3 d 取 1 次叶样,至第 12 天干旱胁迫结束,共采集 4 次样品(3 d、6 d、9 d、12 d)。采集叶片包于锡箔纸中并用液氮速冻,带回实验室后置于-80℃保存备用。脯氨酸含量采用磺基水杨酸法测定;可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定;丙二醛含量(MDA)采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定;过氧化氢酶(CAT)活性、过氧化物酶(POD)活性、叶绿素含量和叶片相对含水量(RWC)测定均参考高俊凤方法<sup>[18]</sup>。光合气体交换指标净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率采用 LI-6400XT 便携式光合仪(LI-COR 公司,美国)测定。

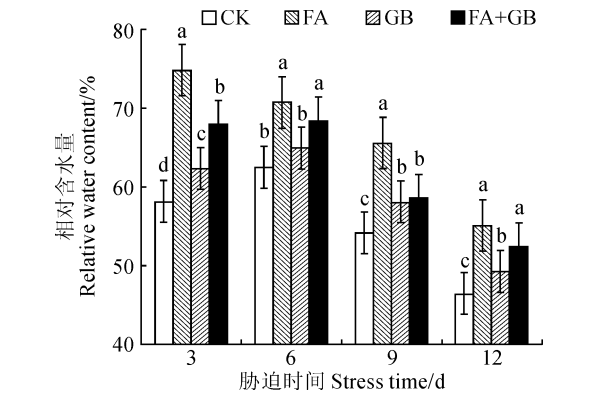
1.3 数据统计分析

试验数据采用 Microsoft Excel 2010 软件进行整理,利用 SPSS V20.0 统计分析软件对数据进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片相对含水量的影响

叶片相对含水量(RWC)是反映植物水分状况的重要指标。图 1 显示,随着干旱胁迫时间的延长,平邑甜茶幼苗叶片相对含水量呈逐渐下降的变化趋势;干旱胁迫下单独喷施黄腐酸(FA)、甜菜碱(GB)和复配喷施(FA+GB)处理的叶片相对含水量较对照(喷施清水,CK)均有不同程度的显著提高。与 CK 相比较,FA 处理叶片相对含水量在胁迫处理过程中始终显著高于 CK,增幅为 13.13%~28.62%;GB 处理叶片相对含水量在胁迫处理过程中始终显著高于 CK,增幅为 3.91%~7.29%。可见,在干旱胁迫条件下,外源喷施黄腐酸和甜菜碱会增强平邑甜茶幼苗自身保水性,表现出一定的抗旱适应性,从而更有效缓解干旱胁迫对幼苗的伤害;并以黄腐酸单施效果最佳,两者配施效果次之,甜菜碱单施较弱。



CK, 叶面喷施清水;FA, 喷施 200 mg/L 黄腐酸;GB, 喷施 100 mg/L 甜菜碱;FA+GB, 喷施 100 mg/L 甜菜碱+200 mg/L 黄腐酸。不同小写字母表示不同处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同  
图 1 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片相对含水量的影响

CK, Foliar spraying with water only; FA, Foliar spraying with 200 mg/L FA; GB, Foliar spraying with 100 mg/L GB; FA+GB, Foliar spraying with 200 mg/L FA and 100 mg/L GB; Different letters mean significant different at 5% ( $P<0.05$ ) level in the same item; the same as below

Fig. 1 Effect of pretreatment with spraying fulvic acid and glycine betaine on leaf relative water content of *M. hupehensis* under drought stress

2.2 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片渗透调节物质含量的影响

由图 2,A 可以看出,平邑甜茶幼苗叶片可溶性糖含量随着干旱胁迫时间的延长,在 CK、FA 处理下均呈先升后降的变化趋势,它们分别在胁迫 9 d、6 d 达到最大值;在 GB 处理下呈先降后升趋势,FA+GB 处理则呈逐渐下降趋势,它们均在胁迫处理 3 d 时达到最大值。与 CK 相比较,FA 处理可溶性糖含量在胁迫处理 3 d、6 d 时显著增加 28.8% 和 35.90%,在处理 9 d 时显著降低,12 d 时稍有增加;GB 处理可溶性糖含量在胁迫处理 3 d、12 d 时显著增加 16.51% 和 60.61%,在胁迫处理 6 d 时稍有降低,9 d 时显著降低;FA+GB 处理可溶性糖含量在胁迫处理过程中始终显著高于 CK 13.68%~52.49%。可见,在干旱胁迫条件下,平邑甜茶幼苗在胁迫处理前中期可提高自身可溶性糖含量,表现出一定的抗旱适应性;外源喷施黄腐酸和甜菜碱预处理能够促进可溶性糖含量增加,从而缓解干旱胁迫对幼苗的伤害;并以两者配施效果最佳,黄腐酸单施次之。

由图 2,B 可以看出,随着干旱胁迫时间的延长,幼苗叶片可溶性蛋白含量在 CK、FA 和 FA+GB 处理下均呈先降后升的变化趋势;GB 处理则呈

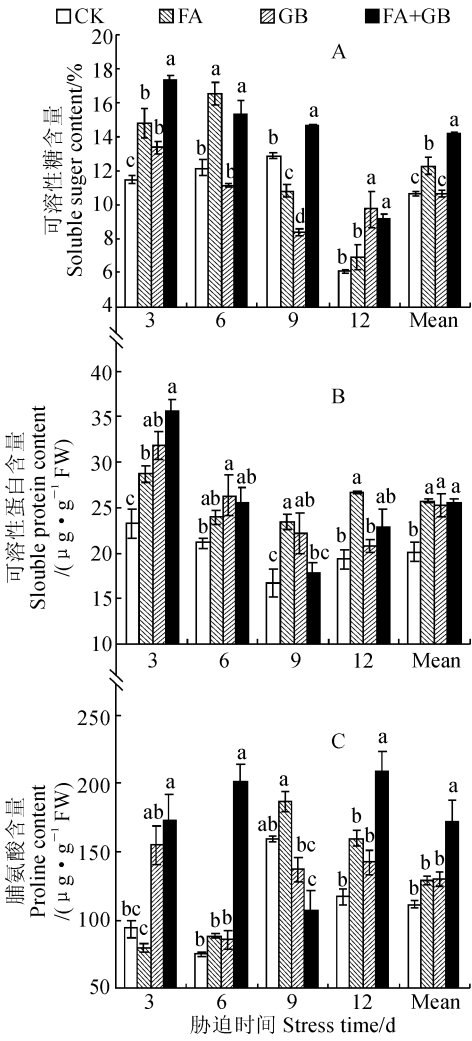


图 2 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的影响  
Fig. 2 Effect of pretreatment with spraying fulvic acid and glycine betaine on soluble sugar, soluble protein and proline contents in leaves of *M. hupehensis* under drought stress

逐渐下降趋势，它们均在胁迫处理 3 d 时达到最大值。与 CK 相比较，FA 处理下可溶性蛋白含量在胁迫处理过程中始终显著高于 CK 13.59%~38.33%，在胁迫处理 12 d 时极显著增加；GB 处理可溶性蛋白含量在胁迫处理过程中始终显著高于 CK 7.63%~36.68%，在胁迫处理 3 d 时极显著增加；FA+GB 处理可溶性蛋白含量在胁迫处理过程中始终显著高于 CK 7.18%~53.23%，在胁迫处理 3 d 时极显著增加。可见，在干旱胁迫条件下，平邑甜茶幼苗在胁迫处理前中期降低自身可溶性蛋白含量；而外源喷施黄腐酸和甜菜碱预处理可诱导蛋白质合成，参与细胞的渗透调节，促使可溶性蛋白含量增加升高，从而缓解干旱胁迫对幼苗的伤害；并以两

者配施效果最佳。

由图 2,C 可以看出，随着干旱胁迫时间的延长，幼苗叶片脯氨酸含量在 CK 处理下呈先降后升再降的变化趋势；在 FA 处理下均呈先升后降的变化趋势，它们均在胁迫 9 d 达到最大值；在 GB 处理下呈先降后升趋势，在胁迫 3 d 达到最大值；FA+GB 处理则呈先升后降再升趋势，在胁迫处理 12 d 时即达到最大值。与 CK 相比较，FA 处理可脯氨酸含量在胁迫处理 12 d 时增加 35.77%，在胁迫处理 6 d、9 d 时增加 18.06%和 16.87%，3 d 时稍有降低；GB 处理脯氨酸含量在胁迫处理 3 d 时显著增加 65.08%，在胁迫处理 6 d、12 d 时稍有增加，9 d 时稍有降低；FA+GB 处理脯氨酸含量在胁迫处理 3 d、6 d 和 12 d 显著高于 CK 84.18%、167.46%和 77.75%，3 d 时稍有降低。可见，在干旱胁迫条件下，平邑甜茶幼苗能够增加自身脯氨酸累积量，表现出一定的抗旱适应性；外源喷施黄腐酸在胁迫处理后期增加幼苗脯氨酸含量，外源喷施甜菜碱在胁迫处理前期促进脯氨酸含量增加，从而缓解干旱胁迫对幼苗的伤害；并以两者配施效果最佳。

**2.3 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片的保护酶活性及 MDA 含量的影响**

图 3 显示，随着干旱胁迫时间的延长，幼苗叶片 SOD 活性在 CK、FA 处理下均呈先降后升再降的变化趋势；在 GB、FA+GB 处理下则呈先升后降趋势，它们均在胁迫 9 d 达到最高酶活性。与 CK 相比较，FA 处理下 SOD 活性在胁迫处理 6 d、9 d 时显著提高 514.49%和 90.26%，在胁迫处理 3 d 时稍有提高，胁迫 12 d 时稍有降低；GB 处理 SOD 活性在胁迫处理 3 d、6 d、9 d 时显著提高 78.79%、2633.94%和 93.90%，在胁迫处理 12 d 时稍有提高；FA+GB 处理脯氨酸含量在胁迫处理 6 d、9 d 和 12 d 显著高于 CK 2509.46%、81.17%、和 88.82%，3 d 时稍有提高。可见，在干旱胁迫条件下，平邑甜茶幼苗在胁迫处理中期提高自身 SOD 活性；外源喷施黄腐酸在胁迫处理中期显著提高叶片 SOD 活性，甜菜碱在胁迫处理前中期显著提高叶片 SOD 活性，SOD 活性的提高能减轻活性氧和过氧化物自由基对叶片细胞的伤害程度，从而更有效缓解干旱胁迫对幼苗的伤害；并以甜菜碱和两者配施效果最佳，单独喷施黄腐酸的效果次之(图 3,A)。

随着干旱胁迫时间的延长，幼苗叶片 CAT 活性在 CK、GB、FA+GB 处理下均呈逐渐升高的变化趋势；在 FA 处理下则呈先降后升趋势，它们均在干

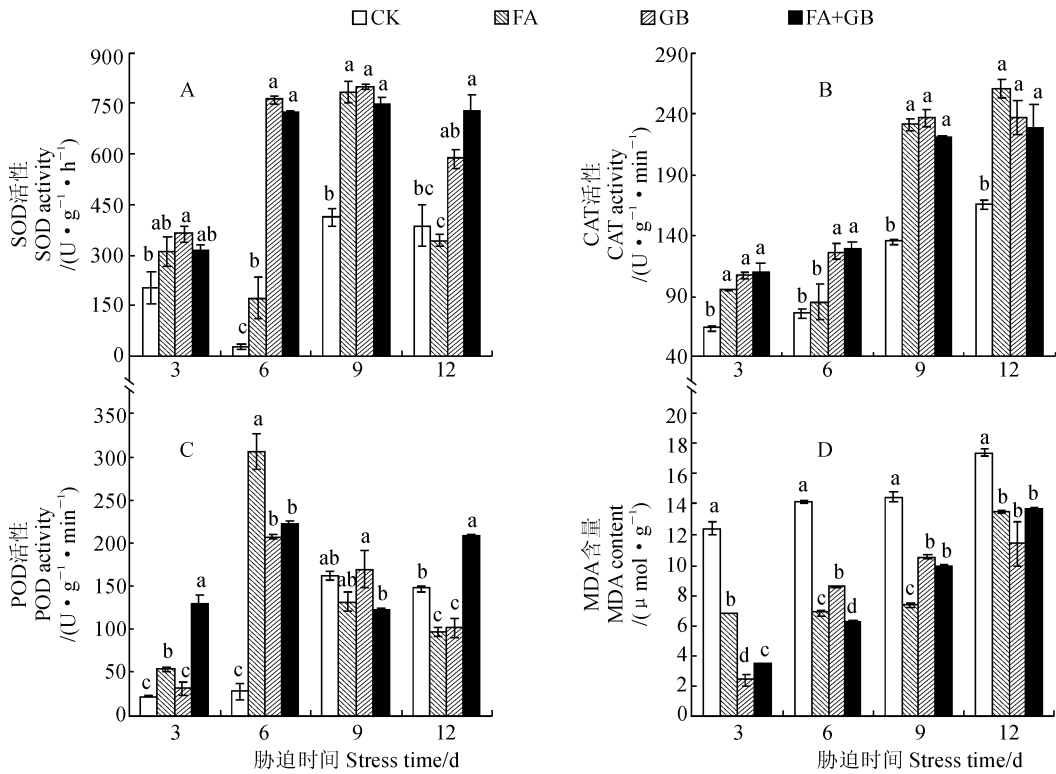


图 3 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片 SOD、CAT、POD 活性和 MDA 含量的影响

Fig. 3 Effect of pretreatment with spraying fulvic acid and glycine betaine on SOD, CAT, POD activities and MDA content in leaves of *M. hupehensis* under drought stress

旱胁迫 12 d 达到最高酶活性。与 CK 相比较,FA 处理下 CAT 活性在胁迫处理 3 d、9 d、12 d 时显著提高 50.21%、71.71% 和 57.51%,在胁迫处理 6 d 时稍有提高;GB 处理 CAT 活性在胁迫处理过程中均显著提高 42.99%~75.60%;FA+GB 处理 CAT 活性在胁迫处理过程中均显著提高 37.81%~72.35%(图 3,B)。随着干旱胁迫时间的延长,幼苗叶片 POD 活性在 CK、FA、GB、FA+GB 处理下均呈先升后降的变化趋势,它们分别在干旱胁迫 9 d、6 d、6 d 和 6 d 达到最高酶活性;与 CK 相比较,FA 处理下 POD 活性在胁迫处理 6 d 时显著提高 982.79%,在胁迫处理 3 d 时稍有提高,在胁迫处理 9 d、12 d 时稍有降低;GB 处理下 POD 活性在胁迫处理 6 d 时显著提高 634.15%,在胁迫处理 3 d、9 d 时稍有提高,在胁迫处理 12 d 时稍有降低;FA+GB 处理 POD 活性在胁迫处理 3 d、6 d 时极显著提高分别为 475.09%、691.17%,在胁迫处理 12 d 时稍有提高,在胁迫处理 9 d 时稍有降低(图 3,C)。可见,在干旱胁迫条件下,平邑甜茶幼苗提高自身 CAT 活性、在胁迫前中期 POD 提高自身活性;外源喷施黄腐酸和甜菜碱会促进叶片细胞 CAT 活性提高、在胁迫前期 POD 活性提高,两者协同作用减轻

过氧化氢对叶片细胞的伤害,从而更有效缓解干旱胁迫对幼苗的伤害;并以两者配施效果最佳,单独喷施黄腐酸的效果次之,甜菜碱单施效果稍弱。

丙二醛含量是植物细胞膜质过氧化程度的体现,干旱胁迫下,MDA 含量增加能导致叶片细胞膜脂过氧化程度加剧,随胁迫时间延长不同处理叶片 MDA 含量均呈逐渐升高的变化趋势,它们均在胁迫处理 12 d 时 MDA 含量达到最大值。与 CK 相比较,FA 处理叶片丙二醛含量在胁迫处理过程中始终显著低于 CK 22.31%~51.80%;GB 处理叶片丙二醛含量在胁迫处理过程中始终显著低于 CK 27.39%~80.63%;FA+GB 处理叶片丙二醛含量在胁迫处理过程中始终显著低于 CK 21.29%~72.37%(图 3,D)。可见,在干旱胁迫条件下,平邑甜茶幼苗增加自身丙二醛含量;外源喷施黄腐酸和甜菜碱会显著降低丙二醛含量,减缓了对叶片细胞膜脂过氧化程度从而更有效缓解干旱胁迫对幼苗的伤害;并以两者配施效果最佳,单独喷施黄腐酸的效果次之,甜菜碱单施效果稍弱。

2.4 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片光合特性的影响

$P_n$ (净光合速率)的高低可以反映植物于干旱胁迫

表 1 黄腐酸和甜菜碱预处理对干旱胁迫下平邑甜茶叶片气体交换参数的影响

Table 1 Effect of pretreatment with spraying fulvic acid and glycine betaine on gas exchanges parameters in leaves of *M. hupehensis* under drought stress

处理 Treatment	净光合速率 $P_n$ $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	气孔导度 $G_s$ $/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	胞间二氧化碳浓度 $C_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol})$	蒸腾速率 $T_r$ $/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	瞬时水分 利用率 $WUE$ $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol})$	叶绿素含量 Chl content $/(\text{mg} \cdot \text{g})$
CK	1.94±0.21b	0.01±0.00b	160.80±26.18a	0.60±0.01b	3.18±0.29c	3.91±0.03a
FA	2.98±0.62b	0.03±0.004a	96.18±16.34b	1.18±0.13a	2.32±0.21c	3.97±0.11a
GB	10.8±0.26a	0.02±0.004a	173.46±21.53a	1.35±0.21a	11.4±3.07b	3.90±0.04a
FA+GB	11.0±0.93a	0.01±0.002b	208.77±6.53a	0.59±0.12b	22.6±2.91a	3.63±0.03b

注:瞬时水分利用率( $WUE$ )= $P_n/T_r$ 。同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著差异

Note: Instantaneous water use efficiency ( $WUE$ )= $P_n/T_r$ ; Different letters in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level

时受到的伤害程度以及植物自身对于干旱逆境的抵御能力。 $WUE$  (瞬时水分利用率)是水分生理和光合特性研究中的重要参数之一。平邑甜茶各气体交换生理指标不同处理存在差异(表 1),黄腐酸、甜菜碱单独喷施(FA、GB)时叶片气孔导度显著高于对照(CK)增幅分别为 200.00%和 100.00%,黄腐酸、甜菜碱单独喷施(FA、GB)时蒸腾速率显著高于对照(CK)增幅分别为 96.67%和 125.00%,FA 与对照(CK)对光合速率及瞬时水分利用率的影响效果相当,FA+GB 下气孔导度和蒸腾速率与对照无显著差异。单独喷施黄腐酸时平邑甜茶叶片胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )显著低于对照(CK)。黄腐酸、甜菜碱单独喷施(FA、GB)时叶绿素与对照(CK)无差异,但复配喷施时比对照叶绿素含量低。单独喷施甜菜碱(GB)时净光合速率、瞬时水分利用率显著高于对照(CK)增幅为 456.70%和 258.49%;复配喷施(FA+GB)时净光合速率、瞬时水分利用率显著高于对照(CK)增幅为 467.01%和 610.69%,且 FA+GB 的瞬时水分利用率效果最好。可见,在干旱胁迫条件下,喷施黄腐酸和甜菜碱能提高平邑甜茶幼苗光合特性;并以两者配施效果最佳,甜菜碱单施次之,黄腐酸单施较弱。

3 讨论

3.1 黄腐酸和甜菜碱对干旱胁迫下平邑甜茶渗透调节能力的诱导效应

Ashraf 和 Foolad<sup>[19]</sup>研究结果表明外源甜菜碱和自身脯氨酸的积累与植物抗逆性之间存在正相关关系,能通过渗透调节缓解逆境对作物的伤害,提高植物生长适应性。本研究结果表明,干旱胁迫下,平邑甜茶幼苗在胁迫处理前中期增加自身可溶性糖含量和脯氨酸积累量、降低可溶性蛋白含量,推测该幼

苗在干旱胁迫下是通过增加胞质的可溶性糖和脯氨酸含量,降低细胞水势,提高细胞的吸水和保水能力,从而维持细胞膨压,来抵御干旱胁迫。外源喷施黄腐酸和甜菜碱在胁迫处理过程诱导蛋白质合成,参与细胞的渗透调节,促使可溶性蛋白含量增加,分别在胁迫前期和后期促进可溶性糖含量增加、在胁迫处理后后期和前期促使幼苗增加脯氨酸含量,这与王贵平等<sup>[20]</sup>在干旱胁迫下对苹果幼树喷施甜菜碱有效缓解可溶性蛋白的下降、增加脯氨酸和可溶性糖含量相一致;而两者配施的效果最佳,可能是黄腐酸和甜菜碱两者配施有一定的协同作用,使配施的可溶性糖和脯氨酸累积量高于单施黄腐酸和甜菜碱,通过增加渗透调节物质,提高细胞的吸水性和保水性,有效防御干旱逆境,保证植物生理代谢功能的正常进行,是植物抵御逆境胁迫的重要生理生化反应。这与高雁等<sup>[21]</sup>关于喷施低浓度甜菜碱在一定程度上可以缓解干旱胁迫对棉花幼苗的伤害的结果相似。因此可以认为干旱胁迫下,通过外源喷施 FA+GB 增加脯氨酸主动积累量和可溶性糖积累量,提高植物体自我调控能力,是抵御逆境带来负面影响的有效途径之一。

3.2 黄腐酸和甜菜碱对干旱胁迫下平邑甜茶抗氧化酶活性的诱导效应

有研究表明<sup>[22]</sup>,外施甜菜碱可提高干旱条件下抗氧化酶的活性,减缓干旱胁迫诱导的细胞伤害,减缓 MDA 含量的升高,提高抗氧化酶 SOD 和 POD 的活性较高。本研究结果表明,干旱胁迫下平邑甜茶幼苗自身丙二醛含量增加;外源喷施黄腐酸和甜菜碱会显著降低丙二醛含量,并降低了丙二醛的累积量,且 FA+GB 的 MDA 积累量最少,减轻了对细胞膜系统的破坏程度,提高了细胞膜稳定性,进而缓解了干旱胁迫对树体的伤害程度,提高了平邑甜

茶的抗旱性。这与玉米喷施 GB 和 FA 的研究结果相一致<sup>[23]</sup>。

植物保护酶是植物抵御逆境伤害的第一道屏障,包括 POD、SOD、CAT 等抗氧化酶<sup>[24]</sup>。本研究结果表明,在干旱胁迫条件下,平邑甜茶幼苗在胁迫处理中期提高自身 SOD 活性;外源喷施黄腐酸在胁迫处理中期显著提高叶片 SOD 活性,甜菜碱在胁迫处理前中期显著提高叶片 SOD 活性,且两者配施和单施甜菜碱的 SOD 活性较高,SOD 活性的提高能催化活性氧和过氧化物自由基发生歧化反应,降低自由基对细胞膜系统的伤害,有助于维持细胞活性氧代谢的平衡,减缓干旱胁迫对叶片细胞的伤害程度。甜菜碱能使 SOD 活性迅速上升,且在胁迫处理 12 d SOD 活性有所下降,这与梁太波等<sup>[25]</sup>的研究结果相一致。干旱胁迫条件下,平邑甜茶幼苗提高自身 CAT 活性、在胁迫前中期 POD 提高自身活性;外源喷施黄腐酸和甜菜碱会促进叶片细胞 CAT 活性提高、在胁迫前期 POD 活性提高,两者配施的 CAT 和 POD 活性最佳,CAT 和 POD 活性两者协同作用减轻过氧化氢对叶片细胞的伤害,提高植株的抗逆性。这与 Zhang 等在八棱海棠上喷施甜菜碱和黄腐酸能提高 POD、SOD、CAT 活性的变化趋势的研究不一致<sup>[7]</sup>。可能是喷施外源甜菜碱在胁迫前期迅速提高了平邑甜茶植株细胞内 SOD 酶活性,进而减少了活性氧自由基对叶绿素和蛋白质的氧化破坏;也可能是甜菜碱和黄腐酸被植物吸收后作为一种分子伴侣,稳定酶蛋白的构象并维持酶的活化状态,或对失活的酶进行修复,有利于清除活性氧自由基,减少对质膜的伤害程度和细胞膜脂过氧化程度,从而维持细胞正常代谢过程,进而提高了平

邑甜茶的抗旱能力。

### 3.3 黄腐酸和甜菜碱对干旱胁迫下平邑甜茶光合作用的促进效应

有研究表明<sup>[26]</sup>,干旱胁迫下,叶面喷施低浓度的甜菜碱有效缓解了叶绿素含量的下降,提高了叶片的光合能力,间接提高了平邑甜茶的抗干旱能力。本研究表明,干旱胁迫下,平邑甜茶叶片气孔导度减小、蒸腾速率降低,干旱缺水诱导气孔因素导致净光合速率降低。混合配施(FA+GB)对瞬时水分利用率(WUE)比单施(FA、GB)有显著提高。FA+GB 可能是通过提高瞬时水分利用率(WUE),改善了细胞内的水分状况,可能有利于细胞维持一定的膨压,进而降低蒸腾速率和气孔导度,提高了净光合速率,对光合作用系统有一定的保护作用,从而提高了平邑甜茶幼树对于干旱环境的适应性。这与权静<sup>[8]</sup>和王来平<sup>[27]</sup>关于外源甜菜碱在干旱胁迫下增强苹果幼树叶片光合作用的研究结果相一致。

综上所述,单施或配施黄腐酸和甜菜碱均能提高平邑甜茶的抗旱性,但其生理机制主要表现为单独喷施黄腐酸(FA)能提高过氧化物酶(POD)活性,诱导可溶性蛋白的合成增加可溶性糖累积,进而提高叶片的相对含水量(RWC);单独喷施甜菜碱(GB)能提高超氧化物歧化酶(SOD)活性、诱导可溶性蛋白的合成和增加脯氨酸累积量;两者配施(FA+GB)进一步提高可溶性糖含量,同时促进脯氨酸的主动积累,提高过氧化物酶(POD)和过氧化物酶(CAT)活性,提高叶片的瞬时利用效率(WUE),改善了光合性能。上述各处理可能通过不同的途径调节平邑甜茶的抗旱响应,这为揭示平邑甜茶的抗旱机理提供了一定的依据。

### 参考文献:

- [1] JENSEN P J, HALBRENDT N, FAZIO G, *et al.* Rootstock regulated gene expression patterns associated with fire blight resistance in apple[J]. *BMC Genomics*, 2012, **13**(1): 1-17.
- [2] ZHANG L X, LI S X. Research progress on relationship betaine and drought/salt resistance of plants[J]. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2004, **24**: 1 765-1 771.
- [3] 黄道友,彭廷柏,陈桂秋,王克林. 亚热带红壤丘陵区季节性干旱成因及其发生规律研究[J]. *中国生态农业学报*, 2004, **12**(1): 124-126.
- [4] HUANG D Y, PENG T B, CHEN G Q, *et al.* Study on causes and occurrence rules of seasonal drought in subtropical red soil hilly region[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2004, **12**(1): 124-126.
- [4] 陈 臻,侯宝宏,王卫雄,等. 黄腐酸处理对苹果树腐烂病菌的抑制作用及对苹果树防御酶活性的影响[J]. *植物保护*, 2016, **42**(3): 81-86+103.
- [5] CHEN Z, HOU B H, WANG W X, *et al.* Inhibition of fulvic acid to *Valsa mali* and its effect on the activity of defense enzyme in apple tree [J]. *Plant Protection*, 2016, **42**(3): 81-86+103.
- [5] 张红敏,李姣姣,黑刚刚,等. 外源甜菜碱处理对干旱胁迫下半夏氮代谢及相关酶活性的影响[J]. *草业学报*, 2014, **23**(4): 229-236.
- [6] ZHANG H M, LI J J, HEI G G, *et al.* Effects of exogenous betaine on the secondary metabolites of *Pinellia ternata* under drought stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, **23**(4): 229-236.
- [6] SAKAMOTO A, MURATA N. The role of glycine betaine in

the protection of plants from stress; clues from transgenic plants[J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, **25** (2): 163-171.

[7] ZHANG L, GAO M, ZHANG L, *et al.* Role of exogenous glycine betaine and humic acid in mitigating drought stress-induced adverse effects in *Malus robusta* seedlings[J]. *Turkish Journal of Botany*, 2013, **37**(5): 920-929.

[8] 权 静. 平邑甜茶在干旱复水条件下对三种外源物质的生理响应[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2012.

[9] 王贵平, 王金政, 薛晓敏, 等. 外源甜菜碱对干旱胁迫下平邑甜茶叶片生理效应的影响[J]. 中国农学通报, 2014, **30**(22): 128-134.

WANG G P, WANG J Z, XUE X M, *et al.* Effect of exogenous glycine betaine on physiological indicators of *Malus hupehensis* leaves under drought stress [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, **30**(22): 128-134.

[10] 王一鸣, 王有年, 师光禄, 等. 外源甜菜碱对水分胁迫下桃树生理响应的影响[J]. 应用生态学报, 2007, **18**(3): 542-548.

MENG H L, WANG Y N, SHI G L, *et al.* Effects of exogenous betaine on physiological responses of peach tree under water stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, **18**(3): 542-548.

[11] 孟 凤, 郁松林, 郑强卿, 等. 外源甜菜碱对葡萄幼苗抗高温胁迫能力的影响[J]. 果树学报, 2008, **25**(4): 581-584.

MENG F, YU S L, ZHENG Q Q, *et al.* Effects of exogenous glycine betaine on the heat resistance of young grape plants [J]. *Journal of Fruit Science*, 2008, **25**(4): 581-584.

[12] 许培磊, 艾 军, 李晓红, 等. 甜菜碱在果树胁迫中的作用[J]. 北方园艺, 2012, (5): 179-181.

XU P L, AI J, LI X H, *et al.* The resistance functions of betaine in fruit trees under stress environment[J]. *Northern Horticulture*, 2012, (5): 179-181.

[13] 刘瑞冬, 王有年, 王丽雪, 李连国. 外源甜菜碱对仁用杏抗旱生理指标的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2004, **25**(2): 69-72.

LIU R D, WANG Y N, WANG L X, *et al.* Effect of exogenous betaine on physiological index of drought resistance for apricot[J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University* (Natural Science Edition), 2004, **25**(2): 69-72.

[14] ZHANG L, ZHOU J, ZHAO Y G, *et al.* Optimal combination of chemical compound fertilizer and humic acid to improve soil and leaf properties, yield and quality of apple (*Malus domestica*) in the Loess Plateau of China[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2013, **45**(4): 1 315-1 320.

[15] 梁 强, 叶燕萍, 桂 杰, 等. 喷施黄腐酸对干旱胁迫下甘蔗苗期叶绿素荧光参数及丙二醛的影响[J]. 广西植物, 2009, **29**(4): 527-532.

LIANG Q, YE Y P, GUI J, *et al.* Effects of fulvic acid on chlorophyll fluorescence parameters and MDA of sugarcane seedling under water stress [J]. *Guihaia*, 2009, **29** (4): 527-532.

[16] ZHANG L, GAO M, ZHANG L, *et al.* Role of exogenous glycine betaine and humic acid in mitigating drought stress-induced adverse effects in *Malus robusta* seedlings[J]. *Turkish Journal of Botany*, 2013, **37**(5): 920-929.

[17] 回振龙, 李朝周, 史文煊, 等. 黄腐酸改善连作马铃薯生长发

育及抗性生理的研究[J]. 草业学报, 2013, **22**(4): 130-136.

HUI Z L, LI C Z, SHI W X, *et al.* A study on the use of fulvic acid to improve growth and resistance in continuous cropping of potato[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, **22** (4): 130-136.

[18] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[19] ASHRAF M, FOOLAD M R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, **59**: 206-216.

[20] 王贵平, 王金政, 薛晓敏, 等. 叶面喷施甜菜碱对干旱胁迫下苹果幼树生理指标的影响[J]. 北方园艺, 2014, 12: 10-14.

WANG G P, WANG J Z, XUE X M, *et al.* Effect of spraying glycinebetaine on physiological responses of apple young trees under drought stress [J]. *Northern Horticulture*, 2014, 12: 10-14.

[21] 高 雁, 李 春, 娄 恺. 甜菜碱对干旱胁迫下棉花幼苗生理特性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, **17** (2): 513-516.

GAO Y, LI C, LOU K. Effect of glycine betaine on physiological characteristics of cotton seedlings under drought stress [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2011, **17**(2): 513-516.

[22] ZHANG L X, LAI J H, GAO M, *et al.* Exogenous glycine betaine and humic acid improve growth, nitrogen status, photosynthesis, and antioxidant defense system and confer tolerance to nitrogen stress in maize seedlings[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2014, **9**(1): 159-166.

[23] 杨淑慎, 翁明阳, 戴 明, 等. 甜菜碱不同预处理时间下小麦幼苗对 PEG-6000 模拟干旱的响应[J]. 水土保持研究, 2008, (6): 241-244.

YANG S S, WEN M Y, DAI M, *et al.* Response of the osmotic stress on the wheat seedlings drought resistance under the different time betaine pretreatment[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2008, (6): 241-244.

[24] ALSCHER R G, DONAHUE J L, CRAMER C L. Reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells [J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, **100**(2): 224-233.

[25] 梁太波, 张景玲, 田 雷, 等. 干旱胁迫下外源甜菜碱和脯氨酸对烤烟抗氧化代谢的影响[J]. 烟草科技, 2013, 2: 68-71.

LIANG T B, ZHANG J L, TIAN L, *et al.* Effects of exogenous glycine betaine and proline on antioxidant metabolism of flue-cured tobacco under drought stress[J]. *Tobacco Science & Technology*, 2013, 2: 68-71.

[26] 王贵平, 王金政, 薛晓敏, 等. 外源甜菜碱对干旱胁迫下平邑甜茶叶片生理效应的影响[J]. 中国农学通报, 2014, 22: 128-134.

WANG G P, WANG J Z, XUE X M, *et al.* Effect of exogenous glycinebetaine on physiological indicators of *Malus hupehensis* leaves under drought stress[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 22: 128-134.

[27] 王来平. 5 种矮化中间砧苹果抗旱性评价及外源甜菜碱对苹果幼树抗旱性的影响[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2015.

(编辑: 裴阿卫)