



# 干旱胁迫对蒙古黄芪生长和生理生化指标 及其黄芪甲苷积累的影响

贾鑫<sup>1,2</sup>, 孙窗舒<sup>1</sup>, 李光跃<sup>1</sup>, 李国斌<sup>1</sup>, 陈贵林<sup>1\*</sup>

(1 内蒙古大学 生命科学学院, 内蒙古自治区中蒙药材规范化生产工程技术研究中心, 呼和浩特 010021; 2 内蒙古医科大学 药学院, 呼和浩特 010059)

**摘要:**以二年生蒙古黄芪实生苗为试验材料, 采用盆栽模拟自然界干旱的方法, 连续控水 14 d, 分析持续性干旱胁迫对蒙古黄芪实生苗生长、生理生化指标及其黄芪甲苷的影响。结果显示: (1) 随着土壤相对含水量的降低, 黄芪叶片相对含水量逐渐降低, 而其中丙二醛含量升高, 其根茎干重也降低。 (2) 随着胁迫时间的延长, 黄芪根叶中抗氧化酶类 SOD、POD、CAT、APX 和 GR 活性呈先增加后降低的趋势, 根中最高值较对照分别增加了 72.1%、108.6%、178.0%、299.4% 和 303.4%, 且根叶中渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖含量也逐渐升高。 (3) 黄芪甲苷积累量在干旱胁迫第 12 天达到最大, 比对照增加了 53.0%, 随后降低。研究表明, 随着干旱胁迫程度的加深, 黄芪苗生长受到一定程度抑制, 但能通过调节自身保护酶活性和渗透调节物质含量来减轻干旱的损伤, 最大程度地维持植株的正常代谢; 适度水分胁迫有利于黄芪甲苷的积累, 而重度胁迫不利于其积累。

**关键词:** 干旱胁迫; 蒙古黄芪; 抗氧化酶类; 渗透调节物质; 黄芪甲苷

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

## Effect of Drought Stress on the Growth and Physiological Characteristics and the Accumulation of Astragaloside IV Secondary Metabolites of *Astragalus membranaceus* (Fisch.) var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao

JIA Xin<sup>1,2</sup>, SUN Chuangshu<sup>1</sup>, LI Guangyue<sup>1</sup>, LI Guobin<sup>1</sup>, CHEN Guilin<sup>1\*</sup>

(1 College of Life Science, The Good Agriculture Practice Engineering Technology Research Center of Chinese and Mongolia Medicine in Inner Mongolia, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; 2 College of Pharmacy, Inner Mongolia Medical University, Hohhot 010059, China)

**Abstract:** In order to explore the effects on the growth, physiological characteristics and astragaloside IV of *A. membranaceus* var. *mongholicus* under progressive drought stress, we potted 2-year-old *A. membranaceus* var. *mongholicus* seedlings under 14 d progressive water control. The result showed that: (1) along with the soil water content decreased, RWC in the leaves of *A. membranaceus* var. *mongholicus* seedlings decreased, MDA content increased and the dry weight of roots and leaves decreased; (2) along with the period of drought stress continued, the activities of SOD, POD, CAT, APX and GR increased firstly and decreased then. In the roots, compared to control, they highly increased 72.1%, 108.6%, 178.0%,

收稿日期: 2017-09-02; 修改稿收到日期: 2018-01-19

基金项目: 国家自然科学基金 (81660630)

作者简介: 贾鑫 (1986—), 女, 博士, 讲师, 主要从事药用植物抗逆性研究。E-mail: jiaxin198761231@163.com

\* 通信作者: 陈贵林, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事药用植物化学研究。E-mail: guilincheng61@163.com

299.4% and 303.4% respectively, and the contents of proline and soluble sugar increased observably. (3) The accumulation of astragaloside IV peaked at 12 d, increased 53.0% to control, then decreased. We concluded that with drought stress continued, the growth of *A. membranaceus* var. *mongholicus* seedlings was negatively influenced, but the antioxidant enzymes and osmotic adjustment substance could adjust themselves to avoid drought stress harm, to maintain the normal metabolic function of plants, and found moderate drought stress was beneficial to the accumulation of astragaloside IV, but this was limited when subjected to severe drought stress.

**Key words:** drought stress; *Astragalus membranaceus* (Fisch.) var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao; antioxidant enzymes; osmotic adjustment substance; astragaloside IV

水分是植物生长的必要条件,当其亏缺时可严重影响植物生长和代谢过程,进而影响产量和体内次生代谢产物的积累<sup>[1]</sup>。当轻度水分亏缺时,植物在短期内可维持细胞形态和组织生长。然而,随着亏缺程度的加深,在重度干旱胁迫时,植物光合效率降低<sup>[2]</sup>,代谢过程减弱,生物量会降低,植物的体内会积累过量的活性氧(ROS)自由基,从而会引发细胞膜脂过氧化,对植物造成损伤<sup>[3]</sup>。植物为保护自身免受伤害体内形成了一整套防御机制,如可通过增强抗氧化酶类超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)等的活性和提高渗透物质脯氨酸和可溶性糖的含量来响应干旱。植物体内次生代谢产物的积累依赖于外界环境的变化,当植物遇到非生物胁迫,如高温、pH 改变、重金属、盐或干旱胁迫时,体内代谢通路会改变进而影响次生代谢产物的积累<sup>[4]</sup>。

黄芪为豆科植物蒙古黄芪[*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge. var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao] 或膜荚黄芪[*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bge.] 的干燥根,具有补气升阳、固表止汗、利水消肿、敛疫生肌等功效<sup>[5]</sup>。目前主要分布在中国西北部干旱和半干旱地区,90%来源于人工栽培,栽培过程中常因水分管理不当造成黄芪产量和品质的降低,本课题组前期研究了干旱胁迫对蒙古黄芪生长、生理过程、相关基因表达及黄酮类成分的影响<sup>[6-8]</sup>,然而黄芪甲苷为 2015 版《中国药典》规定评价黄芪质量的另一指标性成分,目前未见其积累量与水分胁迫的相关报道。本实验以 2 年生蒙古黄芪实生苗为试验材料,系统研究了持续性水分胁迫对黄芪生长、生理生化特性及黄芪甲苷积累量的影响,以探讨蒙古黄芪对不同水分条件的反应和适应能力,同时探讨并找到能够提高黄芪品质的最适土壤水分含量,为黄芪的人工规范化种植及其水分管理提供理论依据。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验材料与设计

试验对象为 2 年生蒙古黄芪,种子来源于武川县,采用盆栽模拟自然干旱的方法,在内蒙古呼和浩特市内蒙古大学防雨棚内进行(39°40'N, 110°52'E, 海拔 1 040 m)进行盆栽实验。

于 2013 年 3 月 26 日盆栽播种育苗,花盆(盆高 25 cm、直径 17 cm)每盆装 3 400 mL 体积粟钙土,共 96 盆;土壤基本理化性质为:pH 7.5、有机质 20.7 g/kg、水解性氮 114.7 mg/kg、有效磷 22.8 mg/kg、速效钾 207 mg/kg。每盆定植长势一致的植株 5 株,其后定期除草浇水(除雨季外每 7 d 左右浇 1 次水,雨季每 4~5 d 浇 1 次水)正常管理。在干旱开始的前 1 个月,选择正常的、平均苗高 15.0 ± 0.4 cm 的植株移入塑料防雨大棚内。每隔 2 d 在早上 8:00 浇水,采用称重法以补充失去水分。

2014 年 6 月 12 日开始干旱实验,黄芪苗被随机分为 2 组:48 盆正常浇水(对照组),另 48 盆持续 14 d 不浇水(干旱组)。实验期间,夜间平均气温 12~18℃,白天 22~30℃。从干旱开始的第 0、2、4、6、8、10、12 和 14 天,每天早上 8:00 从对照组和干旱组中分别随机采取样土和植株根系、叶片样品(每个处理重复 6 盆)。样品采集后放在冰盒内 5 min 内迅速带回实验室,选取顶端第 3~5 位置真叶和芦头下方 1.5~2.5 cm 处根系分别测定相关指标。

## 1.2 指标测定方法

**1.2.1 生理生化指标的测定** 土壤相对含水量(RWC)采用烘干法<sup>[9]</sup>测定;植株组织相对含水量采用称重法测定<sup>[10]</sup>,电解质渗透率(EL)采用电导法<sup>[11]</sup>测定,丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法<sup>[12]</sup>测定。抗氧化酶类活性测定:超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)法<sup>[13]</sup>测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法<sup>[14]</sup>测定,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法<sup>[15]</sup>测定,抗坏血酸

过氧化物酶(APX)活性采用紫外吸收法<sup>[16]</sup>测定,谷胱甘肽还原酶(GR)活性参照 Andrews 等的方法<sup>[17]</sup>测定。可溶性糖(SSC)含量采用蒽酮比色法<sup>[18]</sup>测定,游离脯氨酸(Pro)含量采用茚三酮显色法<sup>[19]</sup>测定,可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法<sup>[20]</sup>测定。以上指标测定均重复3次。

**1.2.2 黄芪甲苷成分含量** (1)试剂:黄芪甲苷(批号:14102426)对照品购于上海同田生物技术有限公司,乙醇(分析纯)、乙腈(色谱纯,美国 Mpeda Technology INC)购买自泽生试剂耗材公司,蒸馏水、超纯水由实验室自备。(2)色谱条件:BEH shield RP18 色谱柱(2.1×100mm,1.7 μm);流动相为乙腈:水=32:68;流速0.3 mL/min;进样体积2 μL;柱温40℃;蒸发光检测器喷雾器和漂移管温度分别为70℃和56℃,普通氮气为雾化器,气体压力为20 psi(0.138 MPa)。(3)对照品和供试品溶液的制备:精确称取1 mg 黄芪甲苷对照品,置1 mL 容量瓶中,用甲醇定容至刻度,即得对照品溶液,质量浓度为1 mg/mL。分别稀释2、4、6、8倍,用于标准曲线的测定。供试品溶液的制备按照2015版《中国药典》黄芪甲苷含量测定方法制备<sup>[6]</sup>。(4)线性关系考察:以选定的色谱条件进行检测,记录峰面积,以对照品含量(μg)的自然对数为横坐标(X),对照品峰面积的自然对数为纵坐标(Y),绘制出标准曲线,得回归方程,相关系数及线性范围分别为: $Y=1.5144X+14.096$ , $r=0.9993$ ,表明黄芪甲苷在质量浓度在0.1~1.5 mg·mL<sup>-1</sup>之间线性关系良好。(5)样品测定:分别准确称取不同处理的黄芪粉末,制成供试品溶液,按(2)项中色谱条件测定黄

芪甲苷的含量。每个样品重复测定3次。

**1.3 数据处理方法**

数据以“平均值±标准差”表示,用 Excel 2007 软件处理数据并绘图,用 SPSS 19.0 软件进行数据统计分析,用最小显著极差法(LSD)进行差异显著性检验和多重比较( $P<0.05$ )。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下对土壤和黄芪叶片相对含水量变化的影响

实施干旱胁迫处理后,处理组土壤和黄芪叶片相对含水量都发生了相似变化,均随着胁迫时间的延长而逐渐降低(图1)。首先,随着胁迫处理天数的增加,对照组的土壤相对含水量始终保持在70%左右,处理组土壤相对含水量呈逐渐下降的趋势,从第2天开始土壤相对含水量就显著降低,到胁迫第14天后时,从66.40%显著降低到32.26%(图1,A)。其次,黄芪叶片相对含水量随着水分胁迫程度的加深也发生了不同程度的改变(图1,B)。在胁迫早期(0~2 d),黄芪叶片保持着较高的相对含水量,与对照基本一致;从第4天开始就显著降低,胁迫至第14天时较对照显著下降了52.22%。以上结果表明,水分胁迫时间越长,土壤干旱程度越重,黄芪苗叶片的相对含水量下降得越快。根据文献<sup>[21-22]</sup>以及本研究黄芪叶片相对含水量和形态特征表现可知,持续胁迫0~6 d时为轻度干旱,8~10 d时为中度干旱,12~14 d时为重度干旱。

2.2 干旱胁迫对黄芪生物量的影响

随着水分胁迫的加剧,黄芪地上、地下部干重均

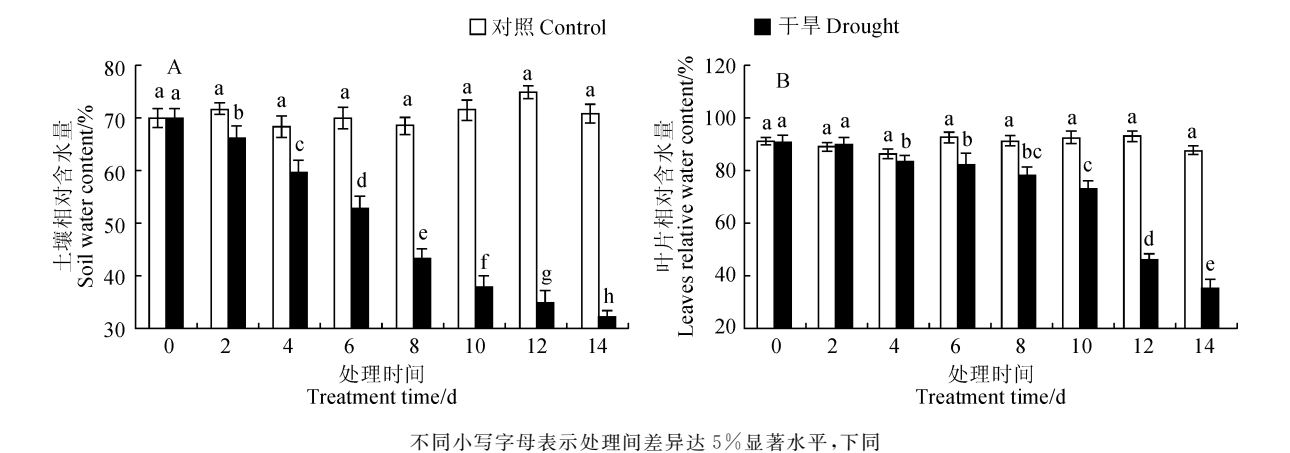


图1 干旱胁迫下土壤和叶片相对含水量的变化

The different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level, the same as below

Fig.1 The relative water content in soil and leaves of *A. membranaceus* var. *mongholicus* under drought stress

发生了显著变化(图 2)。其中,根干重在第 8 天出现了显著的降低,胁迫至第 14 天时降低为对照的 2/3;而茎干重在胁迫第 6 天时就出现显著降低,在胁迫至第 14 天时约降低为对照的 2/5。因此,干旱胁迫严重抑制了黄芪幼苗的生长。

2.3 干旱胁迫对黄芪植株电解质渗透率和丙二醛含量的影响

电解质渗透率(EL)值可体现细胞膜透性,水分胁迫处理后,黄芪叶片电解质渗透率变化如图 3 所示。随着干旱胁迫程度的增加,黄芪叶片电解质渗透率处理 0~4 d 内 EL 值基本保持不变,在胁迫第 6 天时 EL 值比对照组显著升高,并在第 14 天时达到峰值,此时 EL 值比对照高出 7.55 倍。结果表明,随着干旱胁迫程度的加深,黄芪叶片受到的损伤程度越大。

MDA 含量是体现细胞膜受损程度的重要指标,水分干旱胁迫后,黄芪根中和叶片中丙二醛(MDA)含量均有不同程度增加(图 4)。其中,根系 MDA 含量在胁迫第 12 天后不再增加,而叶中 MDA 含量从第 8 天后一直呈显著增加状态,并在第 14 天达到峰值,较对照增加了 3.04 倍。

结果表明,水分胁迫下黄芪根叶中膜脂过氧化作用逐渐加强,细胞膜系统受到严重破坏,细胞膜透性增加,根叶均受到一定损伤。

2.4 干旱胁迫对黄芪根系和叶片抗氧化酶活性的影响

细胞膜损伤是导致植物组织伤害和衰老的重要诱导因素,而干旱胁迫下细胞膜损伤的重要因素是由于膜质过氧化,而在长期的进化过程中,植物体内

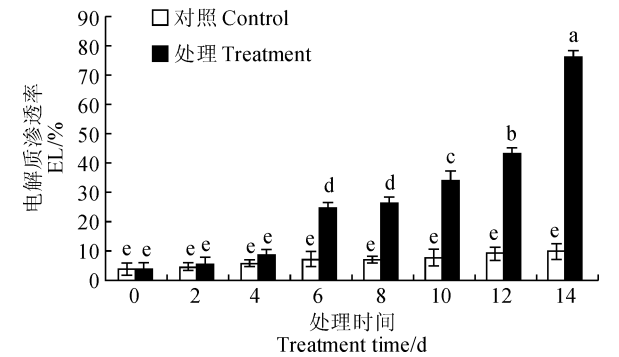


图 3 干旱胁迫下黄芪叶片电解质渗透率的变化  
Fig. 3 The electrolyte leakage in leaves of *A. membranaceus* var. *mongholicus* under drought stress

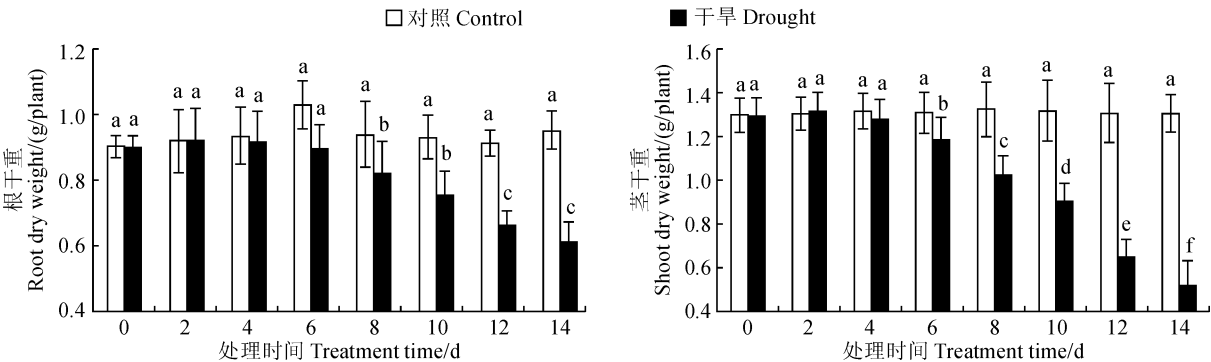


图 2 干旱胁迫下黄芪根茎干重的变化  
Fig. 2 The root and shoot dry weight of *A. membranaceus* var. *mongholicus* seedling under drought stress

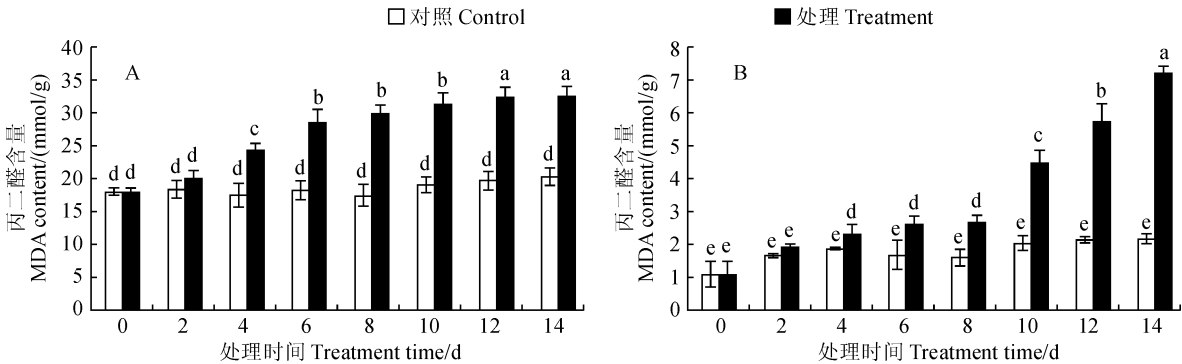


图 4 干旱胁迫下黄芪根系(A)和叶片(B)中 MDA 含量的变化  
Fig. 4 MDA content in roots (A) and leaves (B) of *A. membranaceus* var. *mongholicus* seedling under drought stress

形成了一整套保护酶系统来应对干旱造成的膜损伤。其中,抗氧化酶类对清除植物在干旱胁迫下积累的活性氧自由基具有重要的作用<sup>[12]</sup>。SOD、POD、CAT 是植物清除活性氧的主要酶类,APX、GR 是 AsA-GSH 循环中的重要酶。黄芪根叶组织中的上述几种主要酶类在水分干旱胁迫处理后均发生了不同变化(图 5)。

图 5 所示,随着干旱胁迫时间的延长,黄芪植株根和叶中 SOD 活性均表现出先升高后降低的变化趋势,且均在干旱处理第 4~10 天显著高于对照,其余时间与对照无显著差异。其中根系 SOD 活性在胁迫第 6 天达到峰值,根系达到峰值时比对照显著提高了 72.1%;叶片 SOD 活性在胁迫 10 d 后仍不同程度高于对照,而同期根系 SOD 活性已低于对照,这说明黄芪根叶内 SOD 在清除活性氧方面都起到重要的作用,而胁迫超过一定程度其活性都会呈迅速下降趋势。根系在重度胁迫第 14 天时 SOD 活性降至对照水平之下,而叶片中 SOD 活性变化趋势与根中基本一致,但稍显滞后,SOD 活性在第 8 天出现峰值,其后下降但仍高于对照,说明长时间水分胁迫将使黄芪叶片抗氧化能力逐渐衰退,但叶片中变化稍显滞后,且在后期严重胁迫下 SOD 仍具有一定的活性氧清除作用。

图 5 所示:黄芪植株根、叶中 POD 活性的变化趋势与 SOD 活性一致,均随着胁迫时间延长,POD 活性呈现先升后降的变化趋势,都在第 6 天达到最大值。整个胁迫过程中,黄芪根部 POD 活性从第 4 天开始比对照显著提高,在第 6 天出现峰值,比同期对照增加了 108.6%,但在中度胁迫第 8 天之后开始下降,至胁迫第 14 天时降至与对照相近水平;黄芪叶片中 POD 活性变化趋势与根中近似,但在胁迫第 2 天就比对照显著升高,在第 12 天时又出现一个小峰值,第 14 天又降至对照水平。

在整个水分胁迫期间,黄芪根、叶组织的 CAT 活性也呈现出先升高后降低的变化趋势,同在胁迫第 8 天达到最大值,其中根系比相应对照显著增加了 178.0%,且始终高于同期对照。不同的是,黄芪根中 CAT 活性在第 4 天出现显著增加,且在第 4~12 天都显著高于同期对照,而叶中 CAT 活性在第 6 天才出现显著增加,且仅在第 6~8 天显著高于同期对照。胁迫至第 8 天时根叶中均达到最高峰值,且显著高于对照组,其后又逐渐下降到对照水平,但仍略高于对照。表明干旱胁迫过程中始终能维持较高的 CAT 活性,把活性氧对植物的损害降低到一

定范围内,且根中表现得更明显。

此外,AsA-GSH 循环中的重要酶 APX 和 GR 在清除活性氧的过程中也发挥着重要作用。黄芪根中 APX 活性在干旱胁迫早期变化非常剧烈,在处理第 2 天后就显著增加,在第 6 天达到峰值,较对照增加了 299.4%,而在干旱胁迫第 10 天下降至对照水平;叶片中 APX 活性变化趋势与根相似,但其活性变化滞后于根,在第 4 天开始出现显著增加,第 8 天达最大值,第 14 天时才降至对照水平。

黄芪叶片中的 GR 活性均比根中要高,根叶中均在干旱初期(胁迫第 2~4 天)就呈现明显的上升趋势,并均在第 6 天达最大值,根系比相应对照显著增加 303.4%;之后 GR 活性迅速下降,到干旱后第 12~14 天降到近对照水平。可见,黄芪苗根叶中 APX 和 GR 活性在轻度水分胁迫下就能保持较高水平,从而有效清除活性氧,使黄芪幼苗表现出较强的抵抗干旱能力。

以上结果表明,黄芪苗根叶中 SOD、POD、CAT、APX、GR 五种酶类的变化规律基本一致,说明在干旱胁迫下 5 种保护酶活性具有一定的协同作用。在胁迫初期,保护酶类活性增强,能有效清除活性氧,保护内部组织受损,随干旱胁迫时间的延长,活性有所下降,但大部分保护酶活性仍高于对照,说明黄芪幼苗可通过调节抗氧化酶类的活性来适应一定程度的干旱胁迫。

## 2.5 干旱胁迫对黄芪根系和叶片游离脯氨酸和可溶性糖含量的影响

由图 6 可知,黄芪根系和叶片中脯氨酸含量均随干旱胁迫程度的加剧而逐渐增加,但变化趋势有所不同。根中脯氨酸含量从胁迫第 6 天开始显著增加,在第 14 天时达到最大,此时较对照增加了 115.9%。叶片中脯氨酸含量在胁迫第 4 天时就比同期对照出现显著增加,第 6 天又比第 4 天显著增加,之后含量虽有所增加,但始终与第 6 天相比均无显著性差异,而在此过程中(第 4~14 天)均与同期对照相比有显著增加。

如图 6 所示,干旱胁迫后黄芪根系和叶片中可溶性糖含量均发生了一定程度的改变并表现出逐渐增加的趋势。其中:根中可溶性糖含量在第 4 天出现显著增加,在第 14 天时达到最大,相比对照增加了 141.31%;而叶片中可溶性糖含量的变化滞后于根中,在干旱胁迫第 8 天时其含量才出现显著增加,胁迫至第 14 天时,较对照增加了 45.39%。可见,干旱胁迫对黄芪根的脯氨酸和可溶性糖含量影响较

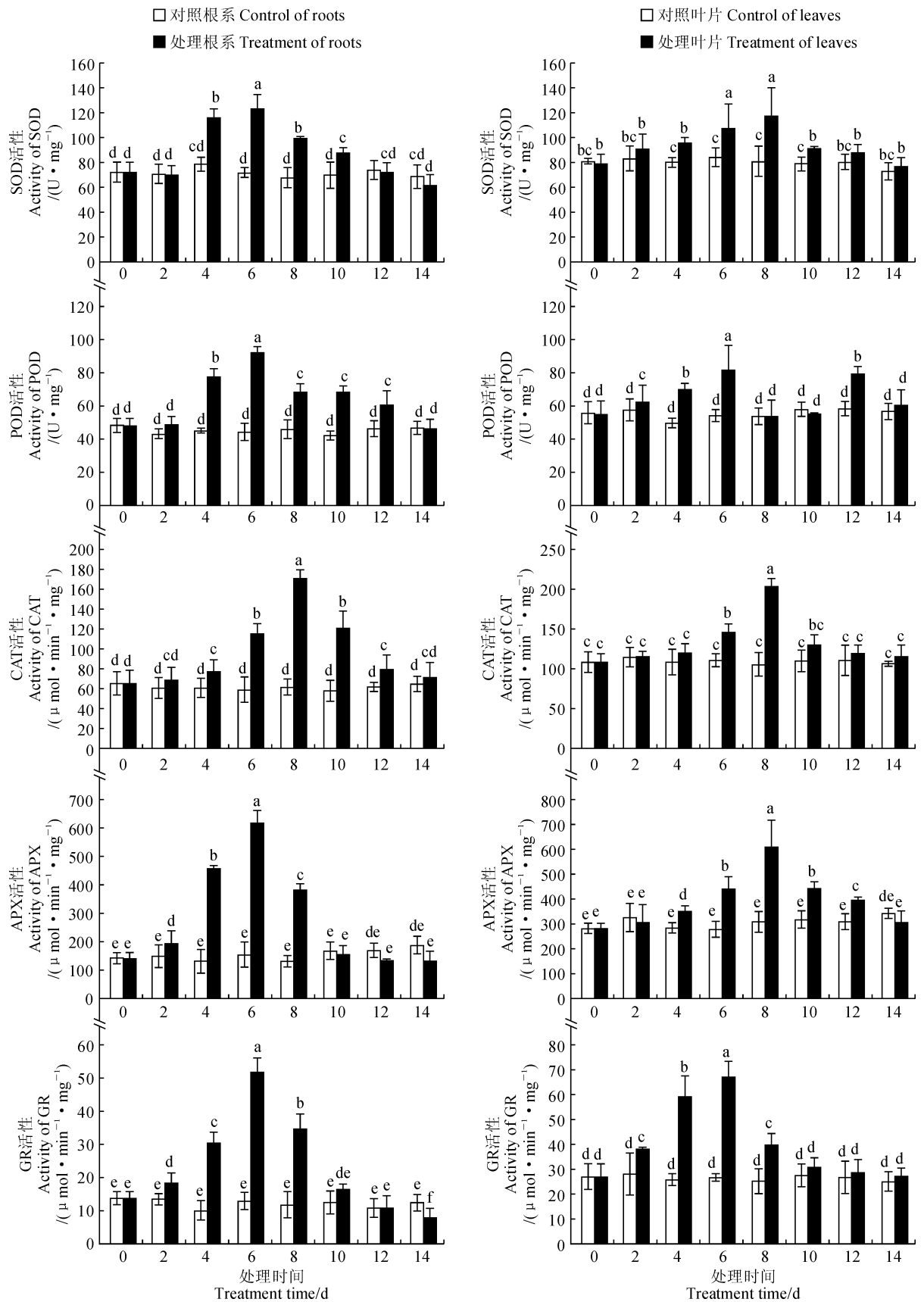


图 5 干旱胁迫下黄芪根系和叶片中抗氧化酶活性的变化

Fig. 5 The antioxidant enzymes in roots and leaves of *A. membranaceus* var. *mongholicus* under drought stress

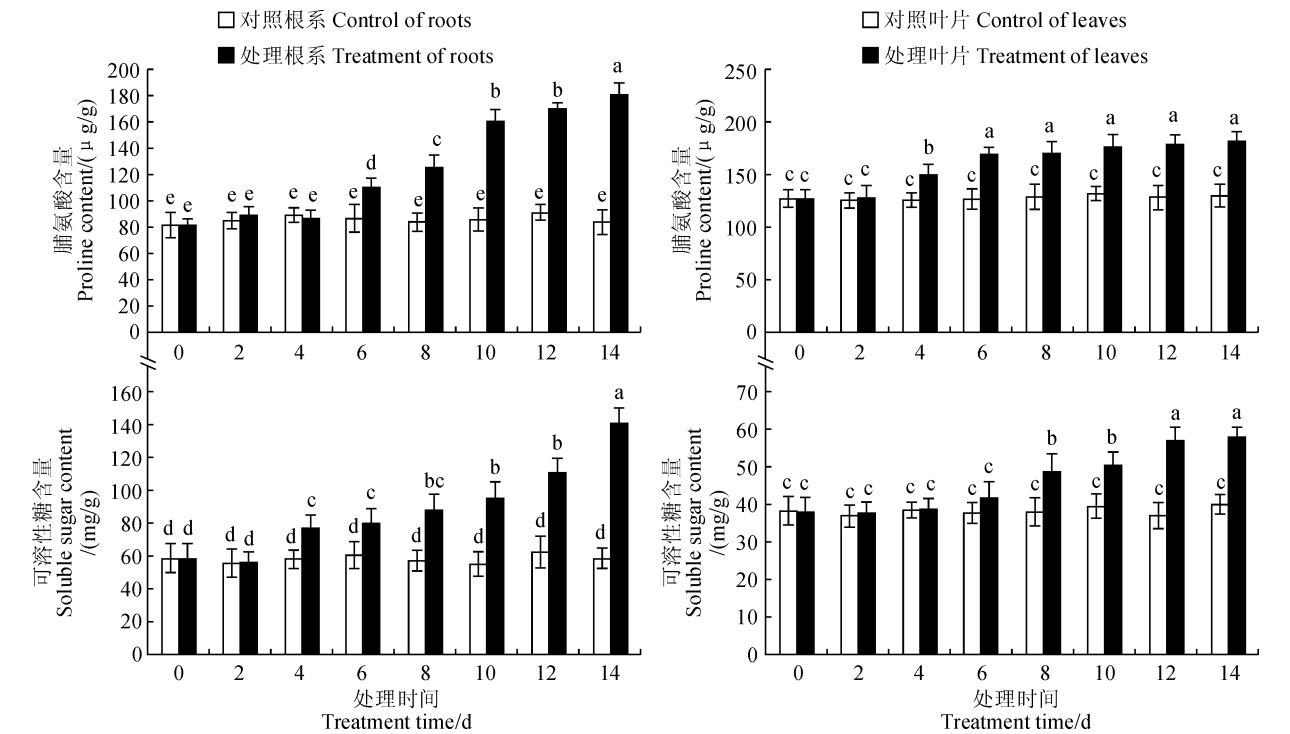


图6 干旱胁迫下黄芪根和叶片中脯氨酸和可溶性糖含量的变化

Fig.6 The proline and soluble sugar contents in roots and leaves of *A. membranaceus* var. *mongholicus* under drought stress

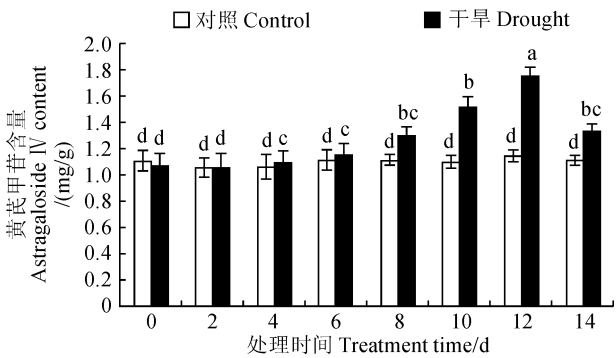


图7 干旱胁迫下黄芪根中黄芪甲苷含量的变化

Fig.7 The content of astragaloside IV in roots of *A. membranaceus* var. *mongholicus* under drought stress

大,可溶性糖含量又比脯氨酸含量变化更大,可溶性糖在其黄芪抵御干旱逆境时发挥了更重要的作用。

2.6 干旱胁迫对黄芪根中黄芪甲苷积累影响

如图7所示,干旱胁迫下蒙古黄芪根中黄芪甲苷含量与对照组相比表现出增加的趋势。其中,在干旱胁迫早期,(第0~2天),黄芪甲苷含量与对照相比未发生显著变化;在干旱胁迫第4天开始黄芪甲苷含量比对照显著增加,并在第12天时达到最大值,较同期对照增加了53.0%;在干旱胁迫第14天时含量下降到1.33 mg/g,但仍显著高于同期对照。

3 讨论

本研究探讨了持续性干旱胁迫对蒙古黄芪生长、生理生化指标及黄芪甲苷积累的影响。根据文献[21-22]以及本研究黄芪叶片相对含水量和形态特征表现可知,持续胁迫0~6 d时为轻度干旱,8~10 d时为中度干旱,12~14 d时为重度干旱;随着干旱时间的延长,活性氧开始大量积累,细胞膜受损,黄芪根茎干重显著降低,叶片RWC相对含水量、MDA含量、EL值、抗氧化酶活性、脯氨酸含量和可溶性糖含量都发生了不同程度变化,这表明水分胁迫影响了植物生长、生理过程和代谢通路[22]。

首先,抗氧化酶活性的增加是细胞抵御活性氧伤害的重要机制[23]。SOD、POD、和CAT在清除过多自由基中发挥协同作用,来抵御干旱逆境对其的损伤。在本研究中黄芪植株SOD活性在轻中度水分胁迫下显著增加,这与前人研究红花和玉米在干旱下的结果表现相一致[24,25]。SOD催化产生的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>能被POD和CAT清除[25],本研究发现POD和CAT的活性在干旱下显著增加,结果与前人研究相一致[24,26]。APX和GR是AsA-GSH循环中2个关键的酶,可有效清除ROS。本研究表明,APX

和 GR 在干旱早期就显著增加,可能是最早启动的酶类,GR 活性的变化与前人报道一致<sup>[27]</sup>。之后随着干旱程度的增加,各种抗氧化酶类表现出协同作用。然而,在重度胁迫过程中,抗氧化酶类清除 ROS 的作用会减弱甚至消失<sup>[28]</sup>。本研究结果也发现在重度胁迫下,黄芪抗氧化酶类活性显著降低甚至失活。此时,可能黄芪体内要启动非酶促系统和 DNA 损伤修复等其他抗旱机制,使植株保持正常代谢途径以适应干旱生存。

其次,渗透调节物质在植物抗旱中也发挥着重要作用,可通过降低细胞渗透势来维持细胞膜的稳定性和保持抗氧化酶类的活性<sup>[29]</sup>。其中,脯氨酸是重要的渗透调节物质之一,当植物受到水分胁迫时,可通过大量积累脯氨酸来提高细胞的渗透调节能力,使植物得以维持正常生长<sup>[30]</sup>。最近研究表明,脯氨酸的大量积累也许先发生在地上部分,随着干旱的过程可能逐渐向根中转移,从而使根中脯氨酸大量积累<sup>[31]</sup>。本研究结果与之相一致,即脯氨酸在黄芪叶中比根中优先积累,但随着持续的干旱胁迫,叶中含量不再显著增加,而根中含量却持续增加。

参考文献:

[1] GARG B K, KATHJU S, BURMAN U. Influence of water stress on water relations, photosynthetic parameters and nitrogen metabolism of moth bean genotypes [J]. *Biologia Plantarum*, 2011, 44: 289-292.

[2] 王 畅, 林秋萍, 贡冬花, 等. 夏玉米的干旱适应性及其生理机制的研究[J]. 华北农学报, 1990, 5(4): 54-60.

WANG C, LIN Q P, GONG D H, *et al.* A study on drought adaptability and its physiological mechanism of summer maize [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1990, 5(4): 54-60.

[3] REDDY A R, CHAITANYA K V, VIVEKANANDAN M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161: 1 189-1 202.

[4] RAMAKRISHNA A, GOKARE A R. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6: 1 720-1 731.

[5] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典, (一部)[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2015.

[6] JIA X, SUN C S, LI G Y, *et al.* Effects of progressive drought stress on the physiology, antioxidative enzymes and secondary metabolites of Radix Astragali [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37: 262.

再次,植物的次生代谢产物的积累与所在外界环境密切相关,只有在特定的环境条件下才能合成特定的次生代谢产物,适度水分胁迫可增加植物体内某些次生代谢产物的积累,前人研究表明,干旱可增加青蒿中青蒿素的含量<sup>[32]</sup>,水飞蓟中总黄酮的含量在水分胁迫下也显著提高<sup>[33]</sup>。本研究结果表明,适度的水分胁迫可增加黄芪体内黄芪甲苷的含量,然而整个水分亏缺过程也抑制了植物生长,降低了生物量。如黄芪甲苷含量在干旱胁迫第 12 天时达到最大,但此时根的生物量仅为对照的 1/3 左右。虽然控制水分可相对增加某些次生代谢产物含量,但同时也伴随着生物量的降低。因此,在农业生产中应全面考虑水分控制情况,做到水分的合理利用。

综上所述,黄芪苗在干旱胁迫过程中可通过调节抗氧化酶活性和增加渗透调节物质的含量来适应干旱的损伤,以最大程度的维持正常生长,具有一定的抗旱性。同时发现中度干旱胁迫可增加次生代谢产物黄芪甲苷的含量,黄芪甲苷在抗旱机制中的作用仍需进一步研究,这也为今后提高体内次生代谢产物含量提供了新的技术途径。

[7] JIA X, SUN C S, ZUO Y C, *et al.* Integrating transcriptomics and metabolomics characterize *Astragalus membranaceus* Bge. var. *mongolicus* (Bge.) response to progressive drought stress[J]. *BMC Genomics*, 2016, 17(188): 1-16.

[8] 李光跃, 罗晓雅, 孙窗舒, 等. 干旱胁迫对黄芪植株生长中黄酮类成分积累的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(1): 138-143.

LI G Y, LUO X Y, SUN C S, *et al.* Effects of progressive drought Stress on the accumulation of flavonoids in the growth of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao [J]. *Acta Bot .Boreal .-Occident .Sin .*, 2017, 37(1): 138-143.

[9] 刘 艳, 陈贵林, 蔡贵芳, 等. 干旱胁迫对甘草幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 西北植物学报, 2011, 31(11): 2 259-2 264.

LIU Y, CHEN G L, CAI G F, *et al.* Growth and osmoregulation substances accumulation of *Glycyrrhiza uralensis* seedling under drought stress [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2011, 31(11): 2 259-2 264.

[10] 王学奎. 生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[11] JIANG M Y, ZHANG J H. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative



- damage in leaves of maize seedlings [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 42: 1 265-1 273.
- [12] FAN X W, LI F M, SONG L, *et al.* Defense strategy of old and modern spring wheat varieties during soil drying [J]. *Plant Physiology*, 2009, 136: 310-323.
- [13] GIANNOPOLITES C N, RIES S K. Superoxide dismutase. I. Occurrence in higher plants [J]. *Plant Physiology*, 1997, 59: 309-314.
- [14] AEBI H E. Methods of Enzymatic Analysis [M]. 3rd edn. Weinheim: Verlag Chemie, 1983, 273-286.
- [15] CHANCE B, MAEHLY A C. Assay of catalase and peroxidases[M]. In: Colowick SP, Kaplan NO. Methods in enzymology. New York: Academic press, 1995, 764-775.
- [16] NAKANO Y, ASAD K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, 22: 867-880.
- [17] GRACE S C, LOGAN B A. Acclimation of foliar antioxidant systems to growth irradiance in three broad-leaved evergreen species [J]. *Plant Physiology*, 1996, 112: 1 631-1 640.
- [18] IRIGOYEN J J, EMERICH D W, SANCHEZDIAZ-DIAZ M. Water-stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago Sativa*) plants[J]. *Plant Physiology*, 1992, 84: 55-60.
- [19] BATES L S, WALDREN R P, TEARE I D. Rapid determination of free proline for water-stress studies [J]. *Plant and Soil*, 1973, 39: 205-207.
- [20] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000:134-200.
- [21] HSIAO T C. Plant responses to water stress [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1973, 24: 519-570.
- [22] SABETFA S, ASHOURI M, AMIRI E, *et al.* Effect of drought stress at different growth stages on yield and yield component of rice plant [J]. *Persian Gulf Crop Prot*, 2013, 2: 14-18.
- [23] ZHANG J X, KIRKHA M B. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase and peroxidase in wheat species [J]. *Plant and Cell Physiogyl*, 1994, 35(5): 785-791.
- [24] HOJATI M, MODARRES-SANAVY S A M, KARIMI M, *et al.* Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33: 105-112.
- [25] JIANG M Y, ZHANG J H. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 2 401-2 410.
- [26] SABINE G, PIERRE-HENRI D, OLIVER T, *et al.* Crosstalk and differential response to abiotic and biotic stressors reflected at the transcriptional level of effector genes from secondary metabolism[J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 54: 817-835.
- [27] FAN X W, LI F M, SONG L, *et al.* Defense strategy of old and modern spring wheat varieties during soil drying [J]. *Plant Physiology*, 2009, 136: 310-323.
- [28] SOFO A, TUZIO A C, DICHIO B, *et al.* Influence of water deficit and rewatering on the components of the ascorbateglutathione cycle in four interspecific *Prunus* hybrids[J]. *Plant Science*, 2005, 169: 403-412.
- [29] OZDENA M, DEMIRELB U, KAHRAMAN A. Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>[J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 2: 163-168.
- [30] 刘景辉, 赵海超, 任永峰, 等. 土壤水分胁迫对燕麦叶片渗透调节物质含量的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1 432-1 436.
- LIU J H, ZHAO H C, REN Y F, *et al.* Chang of osmotica in oat leaf under soil moisture stress[J]. *Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin.* 2009, 29(7): 1 432-1 436.
- [31] SARVAJEET S G, NARENDRA T. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48: 909-930.
- [32] YADAV R K, SANGWAN R S, SABIR F, *et al.* Effect of prolonged water stress on specialized secondary metabolites, peltate glandular trichomes, and pathway gene expression in *Artemisia annua* L[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 74: 70-83.
- [33] ADNAN Z, BILAL H A, MUHAMMAD A, *et al.* Synergistic effects of drought stress and photoperiods on phenology and secondary metabolism of *Silybum marianum* [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2014, 174: 693-707.

(编辑:裴阿卫)