文章编号:1000-7601(2016)06-0235-08 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2016.06.36

外源 5 – 氨基乙酰丙酸和 PEG 处理下栀子幼苗光合及抗氧化特性变化

偶 春[1],姚侠妹[1,2],姚晓洁[3],纪 敬[2],王魏根[1],郭 健[1]

(1.阜阳师范学院生物与食品工程学院, 安徽 阜阳 236037;
2.中国林业科学研究院林业研究所林木遗传育种国家重点实验室, 北京 100091;
3.安徽建筑大学建筑与规划学院, 安徽 合肥 230022)

摘 要: 采用溶液培养方式,研究不同浓度(0、25、50、100 mg·L^{-1}和 200 mg·L^{-1})5 – 氨基乙酰丙酸(ALA)对 PEG 胁迫条件下栀子幼苗有机渗透调节物质含量、光合生理及抗氧化系统等生理生化指标。结果表明,栀子幼苗 PEG 胁迫 14 d,地上和地下部分干重、苗高、根长、相对含水量、光合色素含量、净光合速率(*Pn*)、蒸腾速率(*Tr*)、气孔导度(*Gs*)和水分利用率(*WUE*)下降;脯氨酸、丙二醛(MDA)、过氧化氢(H_2O_2)含量和相对电导率显著上升,而抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性明显下降,一定浓度 ALA 处理降低了 PEG 引起栀子幼苗生理上的压力,50 mg·L^{-1}的外源 ALA 处理可以显著缓解 PEG 诱导生长抑制,与单独 PEG 胁迫处理相比,叶绿素 a 和叶绿素 b 含量、净光合速率、SOD、POD、CAT 活性、相对含水量和脯氨酸的积累分别提高了 25.35%、31.85%、228.68%、41.92%、27.26%、41.50%、170.26%、31.01%,MDA 含量、H_2O_2 含量和相对电导率分别降低 39.00%、31.18%、45.56%。相反,200 mg·L^{-1} ALA 处理则可能加剧干旱胁迫伤害。

关键词: 栀子;PEG 胁迫;5 – 氨基乙酰丙酸;光合;抗氧化特性

中图分类号: S718.43 **文献标志码:** A

Changes of photosynthetic and antioxidant properties of *Gardenia jasminoides* seedlings treated with 5-aminolevulinic acid and PEG

OU Chun[1], YAO Xia-mei[1,2], YAO Xiao-jie[3], JI Jing[2], WANG Wei-gen[1], GUO Jian[1]

(1. *School of Biotechnology and Food Engineering*, *Fuyang Normal College*, *Fuyang*, *Anhui* 236037, *China*;
2. *State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding*, *Research Institute of Forestry*, *Chinese Academy of Forestry Sciences*, *Bejing* 100091, *China*; 3. *Anhui Jianzhu University*, *Hefei*, *Anhui* 230022, *China*)

Abstract: The alleviative effects of exogenous 5-aminolevulinic acid (ALA) on plants against drought stress were assessed in *Gardenia jasminoides* seedlings treated with ALA at different concentrations. By water culuring, *G. jasminoides* seedlings were cultured with 15% PEG6000 and ALA with different concentrations (0, 25, 50, 100 mg·L^{-1} and 200 mg·L^{-1}), and water was used as control. Their physiological and biochemical indexes were studied, including organic osmolytes content, photosynthesis and antioxidant system. The results showed that seedlings exposed to 15% PEG for 14 d exhibited a decrease in aboveground and underground dry mass, seedling height, root length, relative water content, photosynthetic pigment content, net photosynthetic rate (*Pn*), transpiration rate (*Tr*), stomatal conductance (*Gs*), and water use efficiency. In PEG-stressed plants, the levels of proline, malondialdehyde (MDA), hydrogen peroxide (H_2O_2), and electrolyte leakage were significantly increased, whereas antioxidative activity, including superoxide, peroxidase, and catalase activities, went declined in leaves. However, the presence of ALA provided an effective method of mitigating PEG – caused physiological stresses on G. jasminoides seedlings, which depended on ALA levels. PEG – treated plants exposed to ALA at 50 mg·L^{-1} significantly eased PEG – induced growth inhibition. Application of ALA,

收稿日期:2015-11-24
基金项目:安徽省高校质量工程项目(2013zy049, 2014jyxm231, 2015jyxm729, 2015jyxm221);安徽省高校省级自然科学研究项目(2015KJ004);安徽省高校省级人文社科研究项目(SK2016A070, SK2015A723);国家级大学生创新训练计划项目(201610371024);阜阳师范学院质量工程项目(2014SJJD01);阜阳师范学院自然科学研究项目(2016FSKJ10,2015FSKJ01ZD)
作者简介:偶 春(1983—),男,安徽合肥人,硕士,副教授,从事景观规划与园林植物应用研究。E-mail:ouchun_2007@163.com。
通信作者:姚侠妹(1981—),女,安徽蚌埠人,讲师,博士在读,主要从事树木地理与应用研究。E-mail:yaoxiamei@126.com。

especially at the concentration of 50 mg·L^{-1}, considerably raised chlorophyll a content, chlorophyll b content, Pn, SOD, POD, CAT activity, relative water content and proline accumulation by 25.35%, 31.85%, 228.68%, 41.92%, 27.26%, 41.50%, 170.26%, and 31.01%, respectively, while decreased MDA content, H_2O_2 content, and electrolyte leakage by 39.00%, 31.18%, and 45.56%, respectively. By contrast, the positive effects were not evident, or even more severe in the PEG + 200 mg·L^{-1} ALA treatment.

Keywords: *Gardenia jasminoides*; PEG stress; 5-aminolevulinic acid; photosynthesis; antioxidant property

世界陆地面积中有三分之一以上处于干旱和半干旱地区。干旱是限制陆地植物的分布和生长的主要环境因素之一。在众多的非生物胁迫产生的危害中,干旱胁迫排名第一。此外,在其它地区,在植物生长季节也发生不同程度的干旱。如何使植物适应干旱环境,以及确保其产量和质量,已经成为一个长期需要努力解决的问题。添加外源物质调节植物抗氧化成分可能是解决非生物胁迫对植物伤害的一个重要途径[1]。

5-氨基乙酰丙酸(ALA)是一个小分子抗氧化剂,可溶于水,并发挥着至关重要的调节功能。越来越多报道显示:外源 ALA 的施用能够调节由胁迫引起的对植物生长的不利影响[2]。ALA 是植物代谢过程的中间产物,提供了合成其它重要物质的原料。它是一种新型的植物生长调节剂,提高胁迫环境下植物的抗性。许多研究表明 ALA 可以降低不同环境胁迫下植物 H_2O_2 含量,诱导相关抗氧化酶基因的表达。然而,提高植物抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)等)可以有效地降低活性氧(ROS)积累引起的伤害,ROS 的积累诱使胁迫反应相关的基因表达。同时,ALA 还降低了膜脂质过氧化反应产物丙二醛(MDA)的积累和质膜透性以及增加在植物中 ATP 含量,为植物各种物质的正常代谢提供足够的能量,以提高植物耐高盐、低温、重金属以及其它环境胁迫。迄今为止,一些研究已经报道了外源物质的调节作用,处理的效果取决于施用方法、时间、外源物浓度以及测试的植物种[3-4]。

栀子(*Gardenia jasminoides*)是优质茜草科灌木,其耐荫和抗毒气能力强,广泛分布于我国各地区。另外,栀子属卫生部颁布的第一批药食两用资源树种[5],也是当今世界流行的天然色素和食品添加剂,其果实为传统中药,且含有天然栀子黄色素[6]。目前对栀子研究多集中在药理作用[7-8]、栽培生长[9-10]和工艺价值[11]等方面,而栀子对干旱胁迫的响应机理相关研究尚鲜见报道。基于其经济和观赏价值,寻找栀子提高抗旱能力途径和分析其生长发育内部调节机制具有重要意义。此外,目前关于 ALA 缓解抗旱性研究主要集中在中药,而缓解灌木干旱胁迫响应很少涉及。聚乙二醇(PEG)模拟干旱胁迫已被广泛用于研究植物的适应机制[12]。本研究通过外施不同浓度 ALA,测定干旱胁迫下栀子幼苗生长和光合特性、有机渗透调节物质含量及抗氧化等生理生化指标,以探讨外源 ALA 对栀子干旱胁迫的缓解作用,为干旱土壤地区栀子栽培提供借鉴。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

2014 年 3 月下旬于安徽省阜阳市苗圃(32°52′N,115°47′E)选取长势良好、生长规格基本一致的一年半生栀子幼苗。经 0.5%高锰酸钾消毒 15 min,蒸馏水冲洗,将规格一致的幼苗转栽于塑料容器(500 ml,3 株·盆$^{-1}$),采用 1/2 Hogland 营养液(pH 6.5)培养 10 d。在智能光照培养箱培养(光照强度为 75 μmol·m^{-2}·s^{-1},温度为昼/夜:25/18℃,时间:12/12 h),待幼苗得到缓解,恢复正常生长,施加 15% PEG 6000 开始干旱胁迫试验。胁迫 2 d 后,对幼苗整体喷施 ALA。将栀子幼苗随机分为 6 组,每组设 5 个重复,具体如下:CK(1/2 Hoagland 营养液)、PEG(中度胁迫,15% PEG6000 + 1/2Hoagland 营养液)、PEG + ALA25(25 mg·L^{-1} ALA + 15% PEG6000 + 1/2 Hoagland 营养液)、PEG + ALA50(50 mg·L^{-1} ALA + 15% PEG6000 + 1/2Hoagland 营养液)、PEG + ALA100(100 mg·L^{-1} ALA + 15% PEG6000 + 1/2Hoagland 营养液)、PEG + ALA 200(200 mg·L^{-1} ALA + 15% PEG6000 + 1/2 Hoagland 营养液)。ALA 处理 7 d 和 14 d 后测定相关生理生化指标。每天傍晚以不同浓度 ALA 溶液喷施于干旱胁迫处理的栀子幼苗,处理时间为 14 d。试验期间每天定时更换水培溶液,以保持实验中恒定处理浓度。针对生理和生化参数的测定,收集的新鲜叶样品,通过液氮迅速冷冻,并储存于 -70℃。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 生长相关指标测定 不同处理幼苗 14 d 时将其叶和根分离,蒸馏水洗涤干净,将其 105℃下放

置 30 min,然后调至 80℃,直至干重稳定,称重。此外,测定幼苗高度和根长。

1.2.2　生理生化指标测定　参考王学奎[13]的方法,各指标 3 次重复。

光合特性测定:采用便携式光合系统测定仪(Li – 6400, Li – Cor 公司,美国),于晴朗天气上午10:00 ~ 11:00,设置光合有效辐射为 1 100 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$、环境温度为 25℃、$CO_2$ 浓度为 350 $\mu mol \cdot mol^{-1}$。选取不同处理具有代表性完全开展的栀子叶片中部测定光合参数。每处理测 3 株,每株 1 片叶,3 次重复,取平均值为该处理的光合参数。待系统稳定后读取叶片瞬时净光合速率(*Pn*),蒸腾速率(*Tr*)和气孔导度(*Gs*),根据 *Pn* 与 *Tr* 计算水分利用效率(*WUE*)。

叶片相对含水量(RWC)采用烘干称重法;光合色素含量测定采用分光光度计法;H_2O_2 含量采用紫外吸收法测定;丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定;质膜透性采用电导率法测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用氮蓝四唑法;过氧化氢酶(CAT)活性的测定采用愈创木酚氧化法;游离脯氨酸含量采用酸性茚三酮染色法测定。

1.3　数据处理

试验中所获数据表示为平均值 ± 标准差,3 次重复。所有统计分析均采用 SPSS16.0 统计软件,采用单向 ANOVA 比较。各处理之间的显著性差异检验水平为 $P < 0.05$。

2　结果与分析

2.1　ALA 对干旱胁迫下栀子幼苗生长特性和叶片相对含水量的影响

表 1 所示,15% PEG 处理栀子地上干重、地下干重显著下降至 14.03、5.33 g·株$^{-1}$,幼苗高度和根长分别显著下降至 23.13 cm 和 10.53 cm。随着 ALA 浓度的增加,栀子干物质重量、苗高和根长的趋势为先升高后降低,50 mg·L^{-1}处理下生物量较大。PEG 胁迫下栀子幼苗叶片相对含水量降低至 29.56%,适宜浓度 ALA 致使胁迫栀子叶片含水量明显提高,施加 50 mg·L^{-1}ALA 提高叶片含水量至 79.89%,是胁迫叶片含水量的 2.7 倍。

2.2　ALA 对干旱胁迫下栀子叶片光合色素和光合特性的影响

不同处理下的栀子幼苗光合色素变化趋势见图 1。光合色素(叶绿素 a + b、a、b 和类胡萝卜素)含量因不同处理而发生变化。PEG 胁迫处理至 14 d,光合色素含量相对于 CK 显著降低,外源 ALA 浓度增加,胁迫栀子叶片光合色素含量先增后降,于 50 mg·L^{-1}达到最高值,即 50 mg·L^{-1}ALA 提高 PEG 胁迫叶片叶绿素 a + b、a、b 和类胡萝卜素分别为 26.77%、25.35%、31.85% 和 36.21%,均高于第 7 天。

为了评估 ALA 对栀子幼苗的光合作用效果,测定其叶片净光合速率 *Pn*、蒸腾速率 *Tr*、气孔导度 *Gs* 和水分利用率 *WUE*,结果见图 2。15% PEG 胁迫处理第 7 天时,*Pn*, *Tr*, *Gs* 和 *WUE* 相较于 CK 分别降低 69.82%、60.95%、59.69%、22.67%,第 14 天时,分别降低 73.94%、64.75%、70.54%、26.02%。外源施加 ALA,胁迫栀子幼苗叶片 *Pn*, *Tr*, *Gs* 和 *WUE* 产生变化,处理 14 d 时,50 mg·L^{-1}ALA 处理分别较单独 PEG 处理的 *Pn*、*Tr*、*Gs* 和 *WUE* 分别提高 228.68%、159.80%、200.73%、26.37%,而施加 200 mg·L^{-1}ALA 变化不显著。

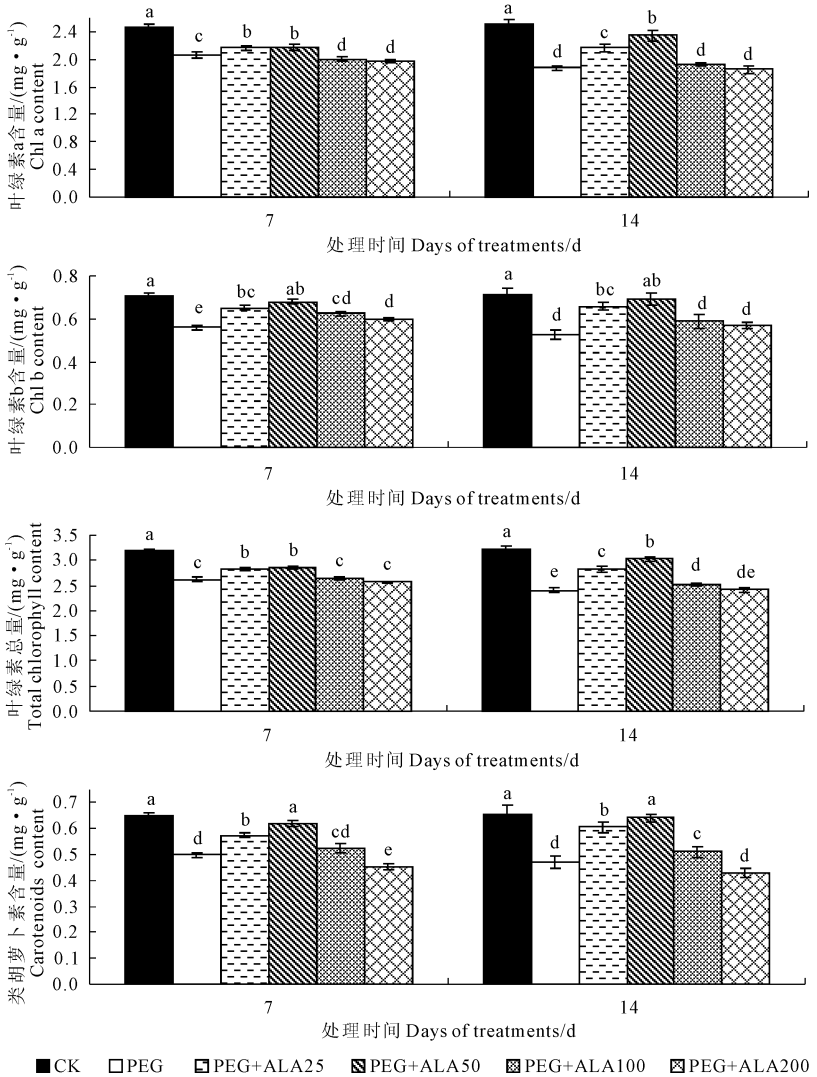
表 1　ALA 对 PEG 模拟干旱胁迫下栀子幼苗生长特性和叶片相对含水量的影响

Table 1　Effects of 5 – aminolevulinic acid (ALA) on growth traits and relative water content of *Gardenia jasminoides* under PEG – simulated drought stress

处理 Treatment	苗高 Seedling height /cm	根长 Root length /cm	地上部分干重 Aboveground dry mass /(g·株$^{-1}$)	地下部分干重 Underground dry mass /(g·株$^{-1}$)	相对含水量 Relative water content /%
CK	24.75 ± 0.29a	11.25 ± 0.11a	16.86 ± 0.33a	6.35 ± 0.21ab	87.80 ± 2.97a
PEG	23.13 ± 0.13d	10.53 ± 0.08d	14.03 ± 0.24e	5.35 ± 0.19d	29.56 ± 0.91d
PEG + ALA25	24.27 ± 0.36ab	11.09 ± 0.13ab	16.24 ± 0.28bc	6.22 ± 0.11b	77.30 ± 1.54b
PEG + ALA50	24.71 ± 0.32a	11.29 ± 0.08a	16.80 ± 0.32ab	6.46 ± 0.17a	79.89 ± 4.52ab
PEG + ALA100	24.12 ± 0.19b	11.01 ± 0.12b	16.21 ± 0.25c	6.24 ± 0.16ab	52.86 ± 0.76c
PEG + ALA200	23.66 ± 0.12c	10.72 ± 0.09c	15.52 ± 0.22d	5.89 ± 0.20c	33.72 ± 1.70c

注:不同小写字母代表处理在 0.05 水平有明显差异,下同。

Note: Means in each column followed by different lowercase letters are significantly different ($P < 0.05$). The same as below.



注:图柱上不同小写字母代表处理在 0.05 水平有明显差异,下同。

Note: Means followed by different lower-case letters are significantly different($P<0.05$). The same as below.

图 1 ALA 对 PEG 模拟干旱胁迫下栀子叶片光合色素含量的影响

Fig.1 Effects of 5-aminolevulinic acid(ALA) on photosynthetic pigments(total chlorophyll, chlorophyll a, b and carotenoids content) of *Gardenia jasminoides* under PEG-simulated drought stress

2.3 ALA 对干旱胁迫下栀子叶片抗氧化酶活性和脯氨酸含量的影响

由图 3 可知,14 d 时 15% PEG 胁迫栀子幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 活性分别比对照 CK 降低 27.85%、20.94%和 25.24%。外源 ALA 的施用在一定程度上诱使这些抗氧化酶活性产生变化,随其浓度的增加表现出先升后降的趋势。在 ALA 不同浓度与 PEG 的组合中,14 d 时 50 mg·L^{-1}ALA 分别提高 PEG 胁迫叶片 SOD、POD 和 CAT 活性 41.92%、27.26%和 41.50%,达到最大值,且处理 14 d 的抗氧化酶活性比 7 d 的高。

同样,栀子叶片 PEG 胁迫处理 7 d 和 14 d 时,脯氨酸含量较 CK 显著提高了 13.64%和 21.31%。施加 50 mg·L^{-1}ALA,PEG 胁迫栀子叶片于 14 d 脯氨酸含量提高了 31.01%,差异显著($P<0.05$),同时达到最大值(124.79 μg·g^{-1})。

2.4 ALA 对干旱胁迫下栀子叶片 MDA、H_2O_2 含量和相对电导率的影响

评估 PEG 胁迫引起的氧化应激反应,MDA 含量测定可作为脂质过氧化作用的指标。图 4 所示,栀子幼苗响应 15% PEG 胁迫,叶片 MDA 含量分别于 7 d 和 14 d 比 CK 显著提高 57.40%和 78.06%,而 ALA 的施用对叶片 MDA 含量产生不同效应(图 4)。25 mg·L^{-1}和 50 mg·L^{-1}ALA 于 7 d 分别降低胁迫栀子叶片 MDA 水平的 10.14%和 15.46%,这种趋势持续到 14 d,分别降低 30.77%和 39.00%。相反,200 mg·L^{-1}ALA 处理下 MDA 含量与 PEG 胁迫差异不显著($P>0.05$)。

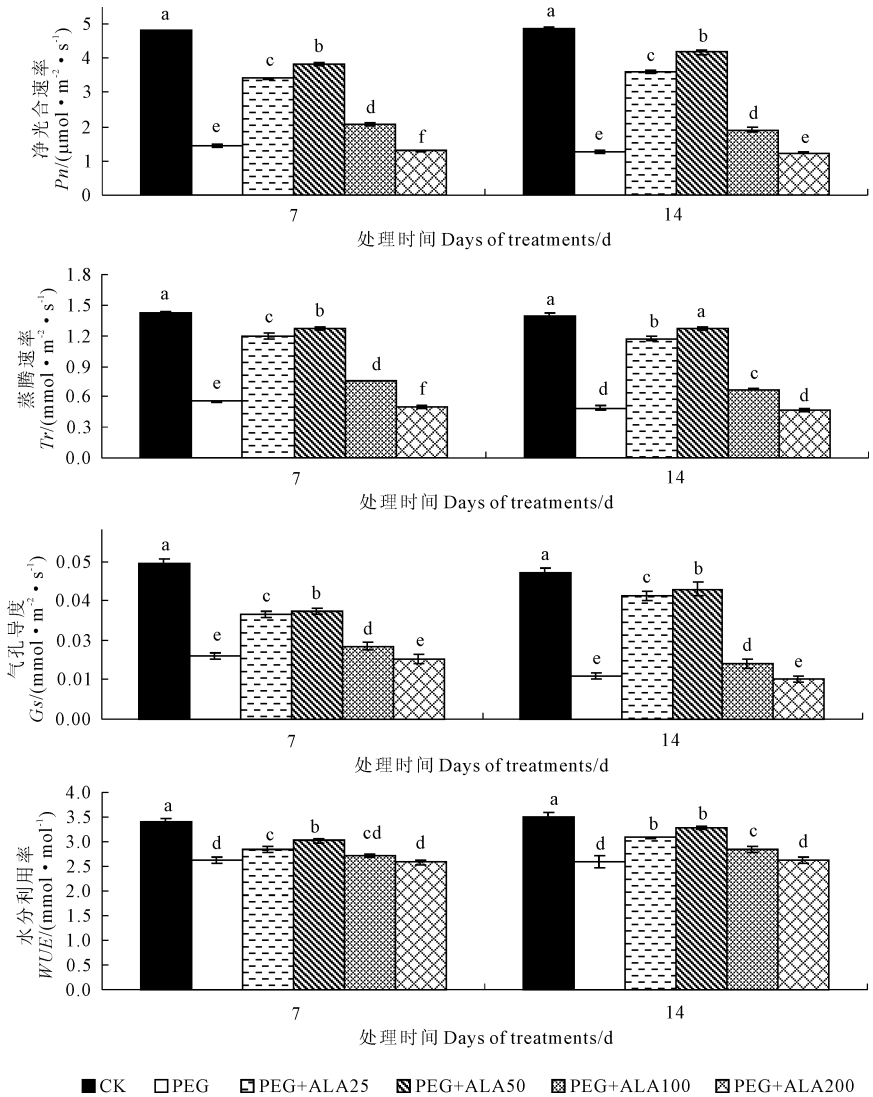


图 2　ALA 对 PEG 模拟干旱胁迫下栀子叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用率的影响

Fig.2　Effects of 5-aminolevulinic acid (ALA) on net photosynthetic rates (*Pn*), transpiration rate (*Tr*), stomatal conductance (*Gs*) and water use efficiency(*WUE*) of *Gardenia jasminoides* under PEG-simulated drought stress

栀子幼苗 PEG 胁迫 14 d,叶片 H_2O_2 含量和相对电导率相较于 CK 提高了 67.54% 和 264.11%(图 4)。同时 25 mg·L^{-1}和 50 mg·L^{-1}L ALA 外施幼苗 14 d,显著降低了 H_2O_2 含量,幅度为 PEG 胁迫的 24.13%和 31.18%。50 mg·L^{-1}ALA 施加 14 d,降低胁迫栀子叶片相对电导率 45.56%($P < 0.05$)(图 4)。相反,200 mg·L^{-1}ALA 处理的叶片相对电导率与 PEG 胁迫下差异不显著($P > 0.05$)。

3　讨　论

土壤含水量是影响植物生长的主要限制因子,而干旱胁迫通常抑制植物的生长发育。近年来的大量研究表明,干旱胁迫下植物蒸腾作用损耗的水分无法由根部吸水来补偿,导致植物缺水,细胞膨压降低,进而抑制植物细胞的分裂和生长。同时,引起植物形态和生理特性的变化,最终影响整个植物的生长[14]。PEG(分子量在 6000 以上)是理想的模拟土壤干旱的水分调节物质[15],现已成为植物抗旱性研究的重要手段。外源性物质(SA,ABA,多胺等)可以有效地缓解由干旱引起的植物损伤,如增加植物组织的含水量及水势;降低 MDA 含量,防止电解液泄漏[16]等。本研究中,PEG 模拟干旱胁迫对栀子幼苗产生一些不利影响,具体表现为株高和根长长度的减少,地上和地下部分干重的下降(表 1)。Remy 等[17]发现干旱胁迫诱导植株生物量减少。PEG 对栀子植物生长的抑制作用可能是自由基代谢过程的变化引起的。另外,栀子植物在 PEG 胁迫下,低浓度 ALA 的施加可以提高地上部分和地下部分的干重(表 1)。外源 ALA 也可以缓解干旱胁迫对油菜的伤害[18]。

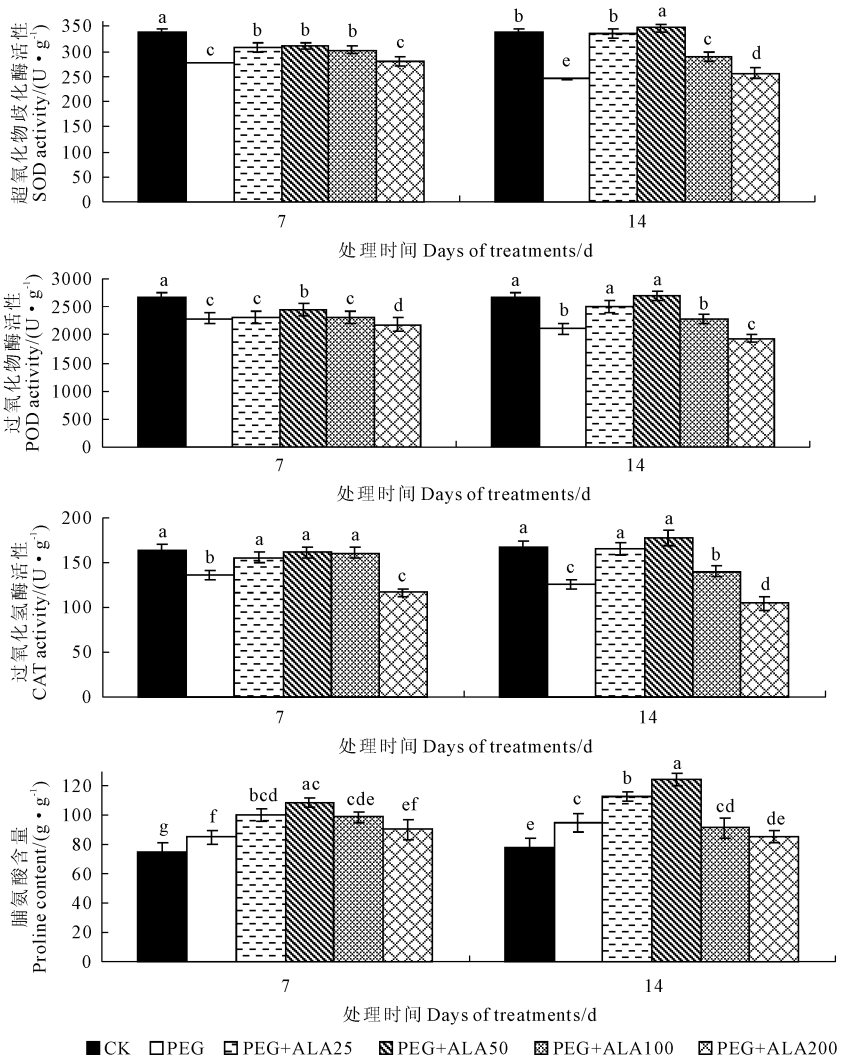


图 3 ALA 对 PEG 模拟干旱胁迫下栀子叶片抗氧化酶活性和脯氨酸含量的影响

Fig.3 Effects of 5-aminolevulinic acid(ALA) on superoxide (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) activity and proline content of *Gardenia jasminoides* under PEG-simulated drought stress

叶绿素含量作为植物抗旱性的一个重要指标,与光合强度密切相关,很大程度上反映植物的生长状况和叶片的光合能力。应对干旱胁迫时,植物细胞内叶绿素含量降低,从而致使植物的整体增长延迟。相较于单独使用 PEG 处理,15% PEG + 50 mg·L^{-1}ALA 处理栀子幼苗叶片光合色素含量显著增加,这一结果在其它文献中也得以证明[19]。产生这一结果的原因可能是外源性物质 ALA 对栀子叶片光合作用器官的保护,在 ALA 存在情况下,抗氧化酶活性得以保持,ROS 积累减少,进而保护类囊体膜色素蛋白,最终缓解由环境胁迫引起的膜损伤。植物处在胁迫处理中引起水分亏缺状态,膜脂过氧化会损害叶绿体膜系统,引起光合器官的损伤,进而光合速率严重下降,水分利用效率降低,最终阻碍幼苗生长。目前研究证明,由 PEG 模拟胁迫使栀子植物净光合速率和气孔导度降低(图 2)。一方面,气孔导度的下降,导致蒸腾速率的降低,进而栀子植株失水减少,但叶片对 CO_2 的吸收也受到限制。这种趋势是几种因素共同作用的结果,其中包括光合色素含量下降,叶绿体中 ROS 含量上升等。另一方面,与对照相比 PEG 单独处理时,栀子植物的气孔导度、净光合速率和水分利用效率降低。由此可以推测,这种反应可能是造成 PEG 处理的栀子幼苗生物量低于对照的原因。另外,研究发现 ALA 对植物的生长发育及产量有促进作用[19],与本研究结果基本一致,25 – 50 mg·L^{-1}ALA 可以缓解由 PEG 引发对光合、蒸腾速率、气孔导度产生的不利影响(图 2),而这结果可能是由光合色素含量的增加引起。

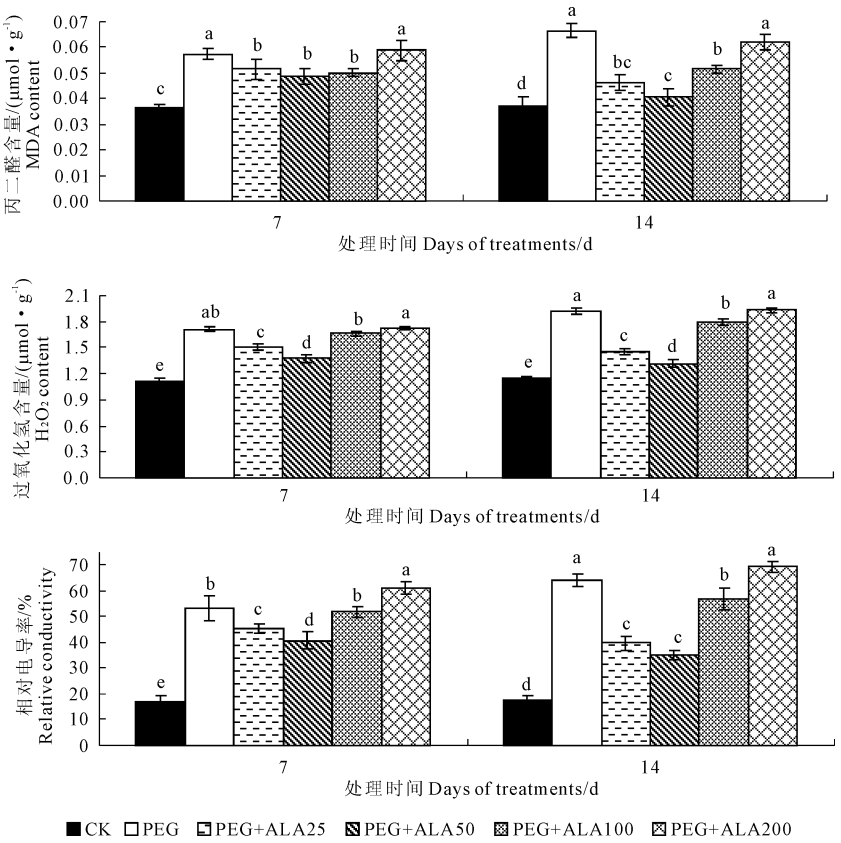


图 4　ALA 对 PEG 模拟干旱胁迫下栀子叶片 MDA、H_2O_2 和相对电导率含量的影响

Fig.4　Effects of 5-aminolevulinic acid (ALA) on MDA, H_2O_2 content and electrolyte leakage of *Gardenia jasminoides* under PEG-simulated drought stress

在正常的环境条件下,植物体内的 ROS 水平在酶系统的调节作用下处于动态平衡状态,然而在胁迫条件下,这种平衡会被打破,导致植物的氧化损伤。在干旱胁迫下,植物得以生存是因为会触发自身的抗氧化系统来抵御逆境。因此,植物抗逆性与其抗氧化系统密切相关[20]。在目前的研究中,PEG 可以诱导 SOD、POD 和 CAT 活性明显降低,这是植物保护酶系统对胁迫的应激反应,与其它研究结果相一致[20-21]。随着干旱胁迫下植物的抗氧化酶活性降低,植物抵御氧化损伤的能力降低,ROS 积累增加,诱使膜脂质过氧化,破坏了膜系统,可知抗氧化酶系统的恢复与这些酶的活性增加密切相关。此外,栀子经 PEG 处理后其叶片中 H_2O_2 含量增加(图 4),同样的情况也出现在拟南芥叶片中[20]。MDA 含量通常用来衡量膜脂质过氧化程度和细胞膜损伤程度[22]。栀子幼苗受到干旱胁迫时,MDA 含量显著增加。然而,PEG 处理的栀子幼苗外施 50 mg·L^{-1} 的 ALA 可增加 SOD、POD 和 CAT 活性(图 3),同时 MDA 和 H_2O_2 含量降低(图 4)。适宜浓度 ALA 可诱导蛋白质的合成,诱导抗氧化剂产生,降低 MDA 和 H_2O_2 含量,从而使 PEG 胁迫下植物细胞膜系统保持内稳态。与此相反,施加 100 ~ 200 mg·L^{-1} ALA,会对抗氧化酶系统产生不利影响,使 ROS 清除延迟,进而对植物造成严重损伤,施加高浓度的外源 ALA 不利于植物生长,类似情况已在大豆[2]中得到证明。Shi 等发现 RWC 反映植物叶片保水力。当植物受到胁迫时,质膜会发生不同程度的损害,导致质膜透性增加,其膜损伤程度取决于植物类型和胁迫时间长短[23]。经研究发现,PEG 胁迫能显著降低栀子叶片 RWC 水平,伴随着相对电导率水平的升高,施加 50 mg·L^{-1} ALA 处理可有效地缓解这些伤害。

脯氨酸作为细胞质的渗透调节物质,其积累与植物抗性相关,可作为一个抗性指标;而另一些研究者认为,胁迫条件下脯氨酸水平的变化是对植物伤害的结果[24]。15% PEG 胁迫可以诱导栀子幼苗叶片脯氨酸积累(图 3),可能与其细胞渗透调节机制有关,与前人的研究结果一致[24]。随后,施加 25 ~ 50 mg·L^{-1} 外源 ALA 后,脯氨酸水平进一步提高,在 50 mg·L^{-1} 时达到最高。外源 ALA 缓解 15% PEG6000 胁迫伤害,可能是因为适宜浓度 ALA 可以

提高脯氨酸生物合成中所涉及的酶的活性,促进其合成,并降低其产物的降解,由此,栀子叶片脯氨酸的水平得以提高,其渗透调节能力得以增强。相反,PEG 胁迫下栀子幼苗外施高浓度的 ALA 会加重植物损伤(图 3),这可能与脯氨酸降解有关。

综上所述,干旱胁迫(15% PEG6000)下栀子幼苗的光合色素含量、相对含水量和光合作用指标降低,其抗氧化酶活性、MDA 含量、相对电导率、H_2O_2 含量和脯氨酸含量增加。外源性 25 ~ 50 mg·L^{-1}ALA 的施加可以通过增加叶片光合色素含量,提高其相对含水量和光合作用,增加生物量来弥补干旱胁迫对植株产生的不利影响。然而,外源 ALA 的浓度≥ 100 mg·L^{-1}时,对栀子幼苗生长产生不同程度的影响。

参 考 文 献:

[1] Hashempour A, Ghasemnezhad M, Ghazvini R F, et al. The physiological and biochemical responses to freezing stress of olive plants treated with salicylic acid[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2014, 61:443-450.

[2] Balestrasse K B, Tomaro M L, Batlle A, et al. The role of 5 - aminolevulinic acid in the response to cold stress in soybean plants[J]. Phytochemistry, 2010,1:2038.

[3] Idrees M, Naeem M, Khan M N, et al. Alleviation of salt stress in lemongrass by salicylic acid[J]. Protoplasma, 2012,249:709-720.

[4] Akram N A, Ashraf M. Regulation in plant stress tolerance by a potential plant growth regulator, 5 - aminolevulinic acid[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2013,32:663-679.

[5] 国家药典委员会.中华人民共和国药典[S].北京:中国医药科技出版社,2010.

[6] 那 莎,郭国田,王宗殿,等.栀子及其有效成分药理研究进展[J].中国中医信息杂志,2005,12(1):90-92.

[7] Song J L, Wang R, Shi Y P, et al. Iridoids from the flowers of *Gardenia jasminoides* Ellis and their chemotaxonomic significance[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2014,56:267-270.

[8] 李 琛,赵 静,冯 薇,等.栀子豉汤对自发性高血压大鼠 AT1 受体 mRNA 表达的影响[J].中药药理与临床,2012,28(6):1-3.

[9] Lykas C, Petsani D, Kittas C, et al. Effect of a red to far red light filtering plastic film on growth of gardenia(*Gardenia jasminoides*)[J]. Acta Horticulturae, 2006,711:399-404.

[10] 廖前兵.栀子栽培技术[J].中药材,1995,18(1):7-9.

[11] Jarvis C E, DuVal A, Crane P R. *Gardenia jasminoides*: a traditional Chinese dye plant becomes a garden ornamental in Europe. Curtis' s Botanical Magazine, 2014,31:80-89.

[12] Patade V Y, Bhargava S, Suprasanna P. Halopriming imparts tolerance to salt and PEG induced drought stress in sugarcane[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2009,134:24-28.

[13] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.

[14] Liu H Y, Wang X D, Wang D H, et al. Effect of drought stress on growth and accumulation of active constituents in Salvia miltiorrhiza Bunge[J]. Industrial Crops and Products, 2011,33:84-88.

[15] Sarunyaporn M, Sittiruk R, Kanyaratt S. Physiological and comparative proteomic analyses of Thai jasmine rice and two check cultivars in response to drought stress[J]. Journal of Plant Interactions, 2014,9:43-55.

[16] Aroca R, Vernieri P, Ruiz-Lozano J M. Mycorrhizal and non-mycorrhizal Lactuca saliva plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery[J]. Journal of Experimental Botany, 2008,59:2029-2041.

[17] Remy M, Martin E, Hans-Joachim W. Interactive effects of free-air CO_2 enrichment and drought stress on maize growth[J]. European Journal of Agronomy, 2014,52:11-21.

[18] Liu D, Wu L T, Naeem M S, et al. 5-Aminolevulinic acid enhances photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and antioxidant system in oilseed rape under drought stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013,35:2747-2759.

[19] Li D M, Zhang J, Sun W J, et al. 5-Aminolevulinic acid pretreatment mitigates drought stress of cucumber leaves through altering antioxidant enzyme activity[J]. Scientia Horticulturae, 2011,130:820-828.

[20] Boogar A R, Salehi H, Jowkar A. Exogenous nitric oxide alleviates oxidative damage in turfgrasses under drought stress[J]. South African Journal of Botany, 2014,92:78-82.

[21] He Q Q, Zhao S Y, Ma Q F, et al. Endogenous salicylic acid levels and signaling positively regulate arabidopsis response to polyethylene glycol-simulated drought stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2014,3:871-880.

[22] Yilmaz D D, Parlak K U. Nickel-induced changes in lipid peroxidation, antioxidative enzymes, and metal accumulation in *Lemna gibba*[J]. International Journal of Phytoremediation, 2011,13:805-817.

[23] Shi G R, Xia S L, Ye J, et al. PEG-simulated drought stress decreases cadmium accumulation in castor bean by altering root morphology[J]. Environmental and Experimental Botany, 2015,111:127-134.

[24] Sucre B. Effect of salinity and PEG-induced water stress on water status, gas exchange, solute accumulation, and leaf growth in Ipomoea pes-caprae[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011,70:192-203.