

外源褪黑素和脱落酸对干旱胁迫下 葡萄生理特性的影响

王云梅¹, 夏 惠¹, 周桂虹², 刘芯伶¹, 林芷仪¹, 梁 东¹

(1.四川农业大学园艺学院, 四川 成都 611130; 2.汶川县科学技术和农业畜牧局, 四川 阿坝藏族羌族自治州 623000)

摘 要:为了探讨褪黑素(MT)和脱落酸(ABA)两者混合施用对植物响应干旱胁迫的综合效应,以盆栽‘阳光玫瑰’葡萄为材料,通过根灌 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 MT 溶液和叶面喷施 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 ABA 溶液及二者组合处理,研究 MT 和 ABA 对干旱胁迫下葡萄生理特性的影响。结果表明,与干旱对照组(D_{ck})相比,MT 处理导致葡萄叶片 MDA、 H_2O_2 含量和相对电导率分别降低了 14.42%、44.11% 和 21.26%,叶片相对含水量提高了 1.12%,同时 SOD 和 POD 酶活性分别提高了 14.00% 和 3.01%。这些均表明 MT 处理有效缓解了干旱胁迫对植株造成的损伤。 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 ABA 处理组叶片 MDA 含量和相对电导率较干旱对照组提高了 9.43% 和 17.25%,表明 ABA 处理没有缓解植株的胁迫状态。MT 和 ABA 组合处理具有和 MT 处理类似的效果。结果表明,褪黑素可以通过减轻膜脂过氧化程度,增强抗氧化系统能力,从而缓解干旱胁迫对葡萄的氧化损伤,提高抗旱性;同时削弱 ABA 带来的负面效应。

关键词:外源褪黑素;外源脱落酸;葡萄;干旱胁迫;生理特性

中图分类号:S663.1; Q945.78 **文献标志码:**A

Effects of exogenous melatonin and abscisic acid on physiological characteristics of grape seedlings under drought stress

WANG Yunmei¹, XIA Hui¹, ZHOU Guihong², LIU Xinling¹, LIN Zhiyi¹, LIANG Dong¹

(1. College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China;

2. Science-Technology & Agriculture - Livestock Bureau of Wenchuan County, Aba Tibetan and Qiang Autonomous Prefecture, Sichuan 623000, China)

Abstract: To investigate the combined effect of melatonin (MT) and abscisic acid (ABA) on plant response to drought stress, the potted seedling of ‘Shine-Muscat’ grape was used as material and the effects of MT and ABA on the physiological characteristics of the grape seedlings under drought stress were determined by the treatments of the root irrigation of MT solution ($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$), the leaf surface spray ABA solution ($50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$), and their combination. The results indicated that MT treatment decreased the MDA, H_2O_2 content, and relative conductivity of grape leaves by 14.42%, 44.11%, and 21.26%, respectively, comparing with the drought control group (D_{ck}). The content of relative water content of leaves increased by 1.12%. The activities of SOD and POD enzyme were improved by 14.00% and 3.01%, respectively. The MT treatment effectively mitigated the damage to the plant caused by drought stress. However, the MDA content and the relative conductivity of leaves in the treatment of $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA were 9.43% and 17.25% higher than those in the drought control group, which indicated that the stress state of the plants was not alleviated under ABA treatment. In addition, the combination of MT and ABA had a similar effect to that of MT. The results suggested that MT can reduce the degree of membrane lipid peroxide and enhance the ability of antioxidant system, so as to alleviate the oxidative damage of grape under drought stress and improve the drought resistance. At the same time, MT alleviated the negative effects of ABA.

Keywords: exogenous melatonin; exogenous ABA; grape; drought stress; physiological characteristics

收稿日期:2019-09-24

修回日期:2020-03-01

基金项目:四川省科技厅应用基础项目(2017JY0169, 2018JY0374);四川省科技基础条件平台项目(2019JDPT0009);四川省重点研发项目(2018NZ0147)

作者简介:王云梅(1994-),女,山东烟台人,硕士研究生,研究方向为果树逆境生理。E-mail:1336489390@qq.com

通信作者:梁东(1978-),男,陕西西安人,副教授,博士,主要从事果树逆境生理学研究。E-mail:liangeast@sicau.edu.cn

干旱胁迫导致葡萄生长发育产生生理障碍,产量降低,浆果品质受到影响,是制约葡萄产业发展的重要环境因子之一^[1]。褪黑素(melatonin, MT)是一种吲哚类小分子物质,作为一种广谱的生理调节剂存在于绝大多数生物有机体中^[2]。在植物体中, MT可以调节植物的生长发育^[3],并通过清除活性氧和自由基的强抗氧化作用提高植物对干旱^[4]、盐害^[5]、重金属^[6]、UV 辐射^[7]、高温^[8]、冷害^[9]等多种逆境的抗性。脱落酸(abscisic acid, ABA)作为五大植物激素之一,主要起着抑制生长的作用;另一方面, ABA 作为植物体细胞内信号传导物质对非生物逆境响应发挥着重要作用。在植物的干旱胁迫信号传导途径中,有 ABA-依赖型和 ABA-非依赖型两种途径。ABA 通过调节植株体内保护酶系统,增强其抵御活性氧毒害的能力,从而缓解干旱胁迫的伤害^[10]。而外施 ABA 对植物的影响与 ABA 浓度密切相关^[11-13]。目前, MT 和 ABA 抗旱作用的研究方法多以 PEG 渗透胁迫模拟干旱为主,不能真正反映干旱这一自然过程;此外, MT 和 ABA 两种物质结合对干旱胁迫的效果及互作用关系还不清楚。

本研究以盆栽‘阳光玫瑰’葡萄扦插苗为材料,进行 MT 根灌、ABA 喷施、MT+ABA 混施和干旱处理,通过测定葡萄叶片 MDA、H₂O₂、光合色素和渗透调节物质的含量以及抗氧化酶活性的变化,探究外源 MT 和 ABA 对葡萄干旱胁迫响应的生理机制以及 MT 和 ABA 之间的相互作用关系,以期 MT 和 ABA 在果树逆境中的生产应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

试验材料为‘阳光玫瑰’(Shine-Muscat)葡萄扦插苗。于 2017 年冬季从四川农业大学试验基地采集健壮的‘阳光玫瑰’1 a 生枝条,沙藏处理。于 2018 年 3 月进行扦插,将枝条剪成长约 5 cm 左右、带一个饱满芽的枝段,扦插在装有营养土、蛭石和沙子(体积比 1 : 1 : 1)且直径为 13 cm、高度为 15 cm 的营养钵内。待生根后移入规格为(26 cm×22 cm)的塑料盆中,进行常规浇水施肥管理。

待扦插苗长至 12~15 片真叶时,选取长势一致的‘阳光玫瑰’扦插苗 60 盆,平均分成 5 组,每组 12 盆,每盆 1 株,放入避雨棚进行处理:(1)正常供水对照(CK);(2)干旱对照处理(D_{ck});(3)100 μmol · L⁻¹的 MT 根灌处理(MT);(4)50 μmol · L⁻¹的 ABA 叶面喷施处理(ABA);(5)100 μmol · L⁻¹ MT 处理和 50 μmol · L⁻¹ ABA 处理(MT+ABA)。首先,

MT 组和 MT+ABA 组用 MT 预处理:19 : 00 根灌 500 ml 的 MT 溶液,每 2 d 根灌 1 次,共 4 次;同时其它处理组浇 500 ml 清水。然后,对(2)~(5)组进行自然干旱处理,即不浇水;(1)组正常浇水,每 2 d 1 次,每次 500 ml。ABA 处理:在干旱处理第 0、2、4、6、8 d 和 10 d 的 19 : 00 对 ABA 和 MT+ABA 处理组叶面分别喷施 10 ml 的 50 μmol · L⁻¹的 ABA 溶液;其它处理组喷施 10 ml 清水。在干旱胁迫处理的第 0 d(以最后一次根灌 MT 溶液的第二天作为干旱胁迫第 0d)、第 18 d 分别取各组植株 4~8 叶位的叶片,一部分用于测定相关生理指标,另一部分-80℃液氮速冻后保存于-80℃,用于后续指标的测定。

1.2 测定指标

1.2.1 土壤含水量和水势及叶片相对含水量和水势的测定 土壤含水量采用烘干称重法测定;叶片水势和土壤水势使用型号为 WP4C 的水势仪进行测定;叶片相对含水量的测定参照 Zegaoui 等^[14]的方法。

1.2.2 丙二醛(MDA)、H₂O₂和光合色素含量以及渗透调节物质的测定 MDA 和 H₂O₂含量、相对电导率测定参照 Bai 等^[15]的方法;渗透调节物质脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白的含量测定参照李合生等^[16]的方法;光合色素含量的测定参照 Sariyeva 等^[17]的方法。

1.2.3 抗氧化酶活性的测定 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性的测定采用 Mirzaee^[18]的方法。

1.3 数据处理及统计分析

数据均采用平均值±标准差(SD)表示,比较每个处理组平均值,以 P<0.05 为差异显著,使用 SPSS 20.0 进行单因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同处理对干旱胁迫下葡萄形态特征的影响

干旱胁迫下植物叶片呈现出不同形态变化,发生叶片黄化卷曲、萎蔫等,胁迫严重时甚至叶片会脱落。从图 1 可以看出,在控水处理 18 d 时,干旱对照处理组(D_{ck})的葡萄植株中、下部出现部分叶片脱落、萎蔫和黄化;MT 处理组仅出现叶片黄化,无落叶;ABA 处理组葡萄叶片脱落和黄化;MT+ABA 处理组与 MT 处理组表型相似,叶片黄化。正常供水对照处理(CK)的叶片形态特征没有发生明显的变化。

2.2 不同处理对干旱胁迫下土壤水分、葡萄叶片及根系水分的影响

表 1 数据表明,在控水条件下水分不断蒸发,土

壤含水量逐渐降低。控水 18 d,干旱对照(D_{ck})处理的土壤含水量比正常供水处理降低了 64.35%。土壤水势的变化与含水量变化一致,呈显著性降低,但各处理间无显著性差异。

干旱处理下 D_{ck}、MT、ABA 和 MT+ABA 处理的叶片相对含水量均显著低于对照(CK)处理。其中 MT+ABA 处理组最低,仅为 CK 处理的 91.66%,其次

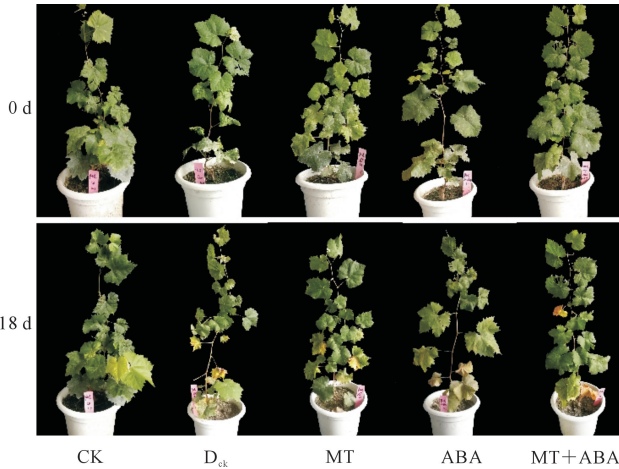
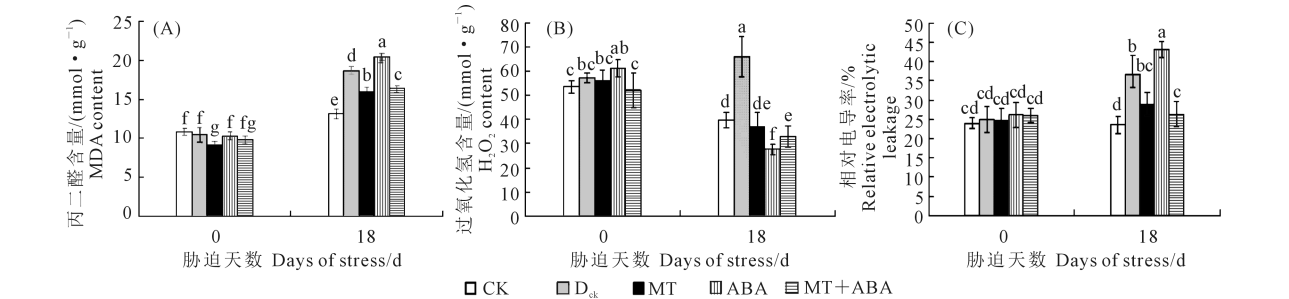


图 1 干旱胁迫下‘阳光玫瑰’形态特征的变化
Fig.1 The changes of morphological characteristics of ‘Shine-Muscat’ under drought stress

表 1 不同处理对于干旱胁迫下葡萄土壤含水量、土壤水势、叶片相对含水量、叶片水势和根系含水量的影响
Table 1 Effects of different treatments on soil water content, soil water potential, relative leaf water content, leaf water potential, and root water content of grape under drought stress

处理 Treatment	土壤含水量/% Soil water content		土壤水势/MPa Soil water potential		叶片相对含水量/% Relative leaf water content		叶片水势/MPa Leaf water potential		根系含水量/% Root water content	
	0 d	18 d	0 d	18 d	0 d	18 d	0 d	18 d	0 d	18 d
CK	32.72±1.28ab	30.70±1.69b	-0.27±0.10a	-0.66±0.18a	96.62±1.20a	95.04±0.75ab	-2.50±0.31ab	-2.77±0.48b	86.24±0.04a	84.55±0.03a
D _{ck}	34.00±3.31ab	14.12±2.97c	-0.30±0.14a	-2.84±0.29b	93.09 ±3.73bc	89.42±0.10de	-2.02±0.29a	-4.05±0.17c	85.51± 0.03a	76.17±0.02bc
MT	32.10±2.12ab	13.04±1.04c	-0.39±0.13a	-3.80±0.36b	94.48 ±2.37ab	90.41±1.21cd	-2.43±0.29ab	-5.25±0.46d	85.07±0.02a	78.07±0.05b
ABA	33.07±2.17ab	12.35±1.52c	-0.33±0.13a	-3.97±0.06b	97.47±0.42a	88.51±1.71de	-2.07±0.03a	-5.51±0.55de	84.62±0.04a	68.26±0.02cd
MT+ABA	35.46±2.45a	12.66±1.10c	-0.30±0.20a	-3.16±0.37b	95.68 ±1.51ab	87.14±0.55e	-2.56±0.33ab	-6.08±0.31e	86.11±0.02a	71.64±0.04c

注:表中数据为平均值±标准差, 同列不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。
Note: Data represents the means± SD. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference among the treatments (P<0.05).



注:同一指标各柱形图上不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。下同。
Note: Different lowercase letters on each column indicate significant differences within the identification of the same index. The same below.

图 2 褪黑素和脱落酸对于干旱胁迫下葡萄叶片 MDA (A)、H₂O₂ (B) 含量和叶片相对电导率 (C) 的影响
Fig.2 Effects of MT and ABA on MDA (A) and H₂O₂ (B) contents and relative conductivity (C) in leaves of ‘Shine-Muscat’ under drought stress

干旱处理 0 d, ABA 处理的‘阳光玫瑰’幼苗 H_2O_2 含量高于 CK 和 MT+ABA 处理,但 CK、 D_{ck} 、MT 和 MT+ABA 之间差异不显著。干旱处理 18 d 后,正常供水对照处理的 H_2O_2 含量显著低于干旱处理 0 d; D_{ck} 处理的 H_2O_2 含量显著高于 CK 处理,达到 $66.10\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; MT、ABA 和 MT+ABA 处理下 H_2O_2 含量显著低于 D_{ck} 处理,且 ABA 处理下的含量最低,为 $27.69\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (图 2B)。

植物在逆境胁迫下细胞膜透性增大,相对电导率升高。干旱处理 0 d 各处理的叶片相对电导率差异不显著。干旱处理 18 d 后的 CK 处理与 0 d 无明显差异; D_{ck} 、MT、ABA 和 MT+ABA 处理的相对电导率高于 CK 对照处理,在 ABA 单一处理下的相对电导率最高,达到 43.15%; MT 处理和 MT+ABA 处理下相对电导率显著低于 D_{ck} 处理,缓解了干旱胁迫导致的电解质泄漏 (图 2C)。

2.4 不同处理对干旱胁迫下葡萄光合色素的影响

干旱胁迫会导致植物叶片发黄失绿、萎蔫,甚至脱落。从图 3 可以看出,干旱处理 0 d 不同处理葡萄幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均无显著差异。干旱处理 18 d 后,正常供水处理 (CK) 相比于 0 d 各光合色素含量显著增加; 干旱胁迫导致各光合色素含量分别下降了 14.30%、25.04%、17.23% 和 20.67%, 而外源 MT 处理和 MT+ABA 处理下叶片各光合色素含量均显著增加; ABA 处理的各光合色素含量较低,但与 MT 和 MT+ABA 处理相比差异不显著,说明外源施用 MT 有效抑制了干旱胁迫造成的叶片光合色素的降解。

2.5 不同处理对干旱胁迫下葡萄渗透调节物质的影响

脯氨酸是植物体内非常重要的渗透调节物质,其含量的多少与植物抗旱性密切相关。由图 4A 可以看出控水处理 0 d 时,经 MT 预处理的幼苗游离脯氨酸含量略高于其他处理,但差异不显著。控水处理 18 d,干旱处理导致葡萄幼苗游离脯氨酸含量升高了 64.82%; MT 处理和 MT+ABA 处理的游离脯氨酸含量显著降低,在 MT+ABA 处理下达到最低值 $5.50\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,而外源喷施 ABA 使其含量显著上升,达到最大值 $15.41\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。正常供水处理 (CK) 其脯氨酸含量与 0 d 相比差异不显著。

干旱处理 0d 的葡萄幼苗叶片可溶性糖含量和可溶性蛋白含量均无明显变化。干旱处理 18 d 时,正常供水 (CK) 处理的可溶性糖含量与 0 d 相比无显著性差异,但可溶性蛋白含量降低了 26.97%; 干旱胁迫 (D_{ck}) 导致幼苗可溶性糖含量和可溶性蛋白含量迅速增加,分别上升了 25.69% 和 80.03%。在 MT、ABA 和 MT+ABA 处理下的可溶性糖含量显著降低; MT+ABA 处理的幼苗可溶性糖含量最低,为 $1.36\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。经 MT 单独预处理,其幼苗可溶性蛋白的含量最低,为 $251.03\text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (图 4B、4C)。

2.6 不同处理对干旱胁迫下葡萄抗氧化酶活性的影响

在干旱胁迫下超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 作为保护细胞的重要酶类,能够清除细胞内的活性氧。SOD 参与植物体内的氧化代谢,能够催化超氧阴离子发生歧化反

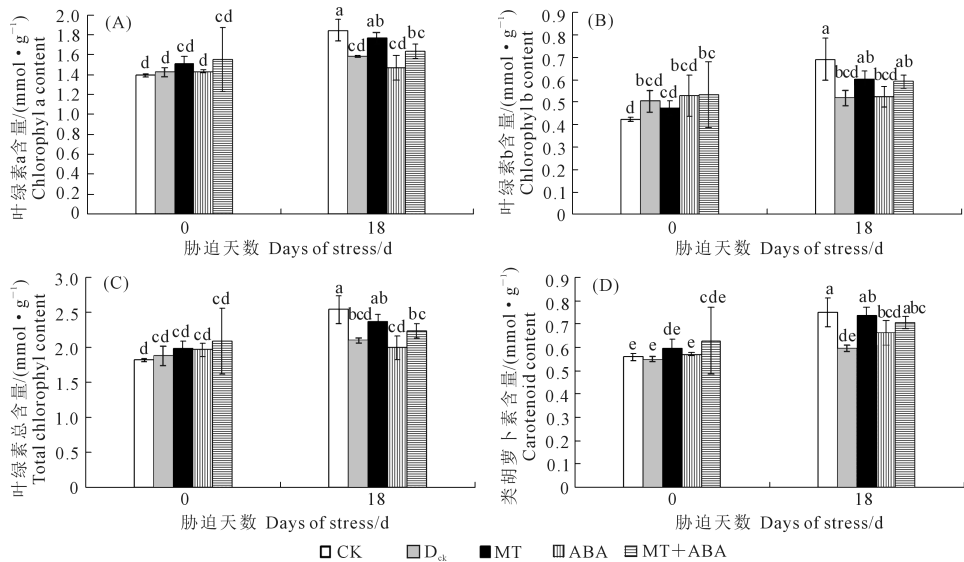


图 3 褪黑素和脱落酸对干旱胁迫下葡萄叶片叶绿素 a (A)、叶绿素 b (B)、总叶绿素 (C) 和类胡萝卜素 (D) 含量的影响
Fig.3 Effects of MT and ABA on chlorophyll a (A), Chlorophyll b (B), total chlorophyll (C), and carotenoid (D) contents in leaves of grape under drought stress

应,生成 O_2 和 H_2O_2 ,保护细胞免遭逆境造成的过氧化伤害。从图 5 可以看出,干旱处理 18 d 后,干旱对照处理(D_{ck})的 SOD 活性比正常供水处理 CK 降低了 8.88%,而 MT、ABA 和 MT+ABA 处理的幼苗 SOD 活性显著升高,且在 MT+ABA 处理下其活性显著低于 MT 处理和 ABA 处理(图 5A)。

POD 和 CAT 能够通过分解 H_2O_2 从而对植物起到一定的保护作用。控水处理 18 d,幼苗 POD 活性

显著高于正常供水(CK)处理,外源物质处理显著增加了 POD 活性,且 ABA 处理下其活性最高,达到了 $17.91\text{ U} \cdot \text{min} \cdot \text{mg}^{-1}$;MT+ABA 处理的 POD 活性显著低于 MT 处理和 ABA 处理(图 5B)。由图 5C 可以看出,干旱处理 0 d,MT 处理降低了 CAT 活性,干旱 18d 时 CAT 活性相比于正常供水(CK)处理显著升高了 59.31%,MT、ABA 和 MT+ABA 处理显著降低了其活性,但 3 组处理之间差异不显著。

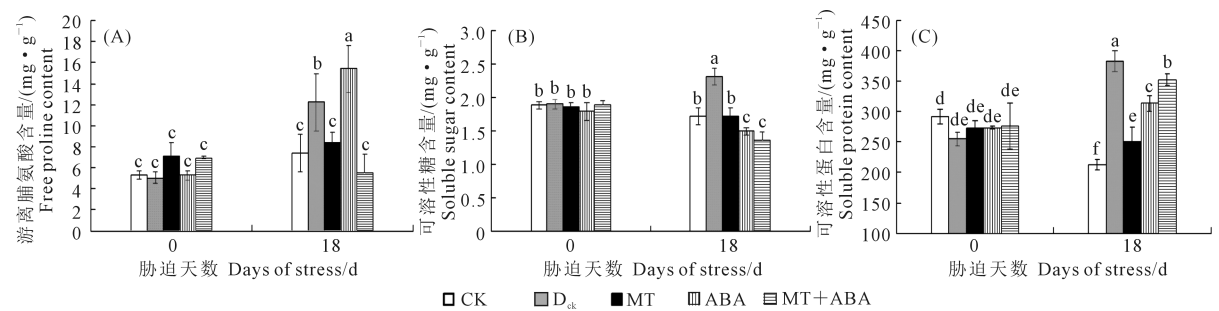


图 4 褪黑素和脱落酸对干旱胁迫下葡萄叶片游离脯氨酸(A)、可溶性糖(B)和可溶性蛋白(C)含量的影响
Fig.4 Effects of MT and ABA on the contents of proline (A), soluble sugar (B), and soluble protein (C) in leaves of 'Shine-Muscat' under drought stress

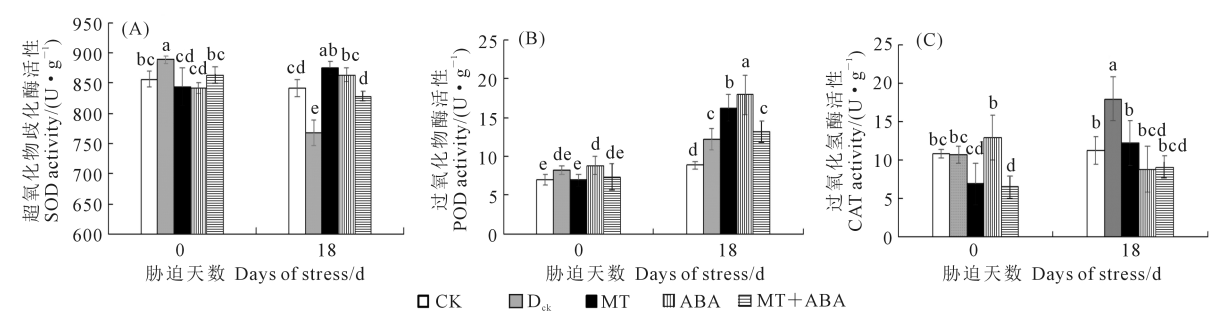


图 5 褪黑素和脱落酸对干旱胁迫下葡萄叶片超氧化物歧化酶(SOD) (A)、过氧化物酶(POD) (B)和过氧化氢酶(CAT) (C)活性的影响
Fig.5 Effects of MT and ABA on the activities of SOD (A), POD (B) and CAT (C) activity in leaves of 'Shine-Muscat' under drought stress

3 讨论与结论

干旱胁迫下不同外源物质处理会对植物缺水反应产生不同的影响,缓解或加重干旱的伤害,同时使用它们可能会产生协同或拮抗作用。因此,在本研究中,通过外源施用 MT、ABA 及其相互结合处理,评价与干旱适应相关的表型和生理指标的变化,对葡萄幼苗抗旱性及 MT 与 ABA 的相互作用关系进行了研究。

干旱胁迫下单独或共同施用 MT 和 ABA 对葡萄幼苗的表型及生理特性有显著的影响。如图 1 表型所示,MT 处理和 MT+ABA 处理减轻了干旱胁迫对葡萄幼苗叶片产生的黄化、脱落等毒性症状。研

究表明光合色素很容易遭受逆境胁迫的伤害^[19],本研究中 MT 处理增加了干旱胁迫下光合色素的含量(图 3),这与 Kostopoulou 等^[20]对于 MT 的研究结果一致,说明 MT 削弱了植物体内的过氧化作用,缓解了干旱胁迫造成的损伤。50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 ABA 处理对光合色素的影响可能是由于对葡萄幼苗来说该浓度的 ABA 过高,对植物产生了毒害作用,降低了植物光合系统的稳定性和光合速率,从而阻碍了光合色素的合成或加速了光合色素的降解^[12]。MT+ABA 处理的作用与 MT 处理趋近,说明在 MT+ABA 处理下 MT 的促进作用缓解了 ABA 浓度过高所造成的伤害。

叶片水势的高低和相对含水量的多少可以准

确地反映干旱胁迫下植物叶片的水分状况和受到土壤缺水的影响程度^[21]。水分胁迫下,植物不仅要从小水势的介质中吸收水分来维持植物体内的水分平衡,还要维持压力势基本不变以保证生理生化过程的正常运转,所以通过降低渗透势来进行调节是极其重要的一种方式,而渗透势与细胞内多种渗透调节物质密切相关^[22]。干旱胁迫下外源物质处理进一步降低了叶片的水势(表 1),可能是 MT 和 ABA 的施用虽然降低了脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等渗透调节物质的含量,却大幅度提高了山梨醇、淀粉和蔗糖等其他渗透调节物质的水平^[23],导致细胞渗透势降低,从而降低了叶片水势。叶君等^[24]研究表明 MT 处理可增加干旱下小麦幼苗的根冠比,而根冠比增加有助于提高植物的吸水能力,维持植物组织含水量。适宜浓度 ABA 可以促进小麦幼苗的生长,而高浓度 ABA 则会产生抑制作用^[25]。本研究中 ABA 处理降低了根系含水量,可能是 ABA 浓度过高对葡萄幼苗产生了抑制作用,加速了葡萄叶片水分的蒸腾,植物为了维持正常的生理代谢从而增强了地下根部水分向地上部的运输。

脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白作为重要的渗透调节物质,可以维持细胞状态,最大限度地减少水分亏缺带来的不利影响^[26]。干旱胁迫导致葡萄幼苗渗透调节物质脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖的含量显著升高,这种变化是由于渗透调节物质的积累增强了葡萄幼苗自身的渗透调节水平以应对干旱胁迫^[27]。外源 MT 处理降低了渗透调节物质的含量,维持了细胞内渗透调节水平的稳定。ABA 处理显著增加了游离脯氨酸的含量,其渗透调节物质整体水平高于 MT 处理,提高了渗透胁迫的整体水平,而 MT+ABA 处理的效果与 MT 处理相似(图 4)。由此推测,外源 MT 与 ABA 相互作用减轻了 ABA 浓度过高带来的抑制作用,有效地调节了逆境下植物体内的渗透调节物质水平,维持了植物的正常生理代谢,从而提高了植物的抗旱性。

逆境会打破植物体细胞内自由基产生和清除的平衡,造成活性氧产生增加,膜透性增大,从而破坏细胞膜结构^[28-29]。适宜浓度的 MT 可降低活性氧积累,减轻膜脂过氧化程度,提高植物氧自由基清除能力^[30]。王娟^[31]研究发现,适宜浓度的 ABA 能够维持烟草幼苗叶片细胞内环境的稳定性,从而缓解干旱胁迫对烟草幼苗的损伤,而随着干旱处理时间的延长,高浓度 ABA 喷施处理效果不明显。本

试验中,虽然干旱胁迫增加了活性氧对植株造成明显的损伤,但 MT 处理和 MT+ABA 处理能够降低 MDA 和相对电导率水平,控制细胞膜的结构完整性,减轻干旱伤害。相反,ABA 处理下 MDA 含量显著增加,相对电导率升高(图 2),推测是由于 ABA 的浓度过高加重了幼苗的氧化损伤,这与赵春章等^[32]的研究结果相似,其研究表明长期高浓度 ABA ($20\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) 处理不利于云杉幼苗生长,而 MT 清除活性氧的能力抵消或者部分减轻了 ABA 的效应。

植物叶片中抗氧化酶 SOD、POD 和 CAT 的协同作用可以有效清除植物体内多余的活性氧,共同抵抗干旱胁迫所造成的氧化损伤,在逆境胁迫中发挥着重要的作用^[33]。已有研究表明,干旱胁迫下甘蓝型油菜抗氧化酶活性提高,外源 MT 显著提高了 SOD 和 POD 的活性^[34]。适宜浓度 ABA 还可以诱导某些酶的重新合成从而提高植物的抗旱性^[35]。在本研究中,干旱胁迫显著降低了 SOD 活性,使 POD 和 CAT 活性升高,而外源 MT 处理通过提高 SOD 和 POD 活性,并降低 CAT 活性加强了酶促系统的抗旱能力,对清除植物体内多余活性氧的积累、减轻膜脂过氧化程度产生了一定的积极作用。ABA 处理下抗氧化酶的变化与 MT 相似,这与本试验中其他胁迫指标的变化相反,有可能是 ABA 浓度过高,长期处理对葡萄产生的消极影响超出了抗氧化系统防御能力的限度,致使 SOD 和 POD 的活性达到最高值。与其他胁迫相关指标的变化相似,MT 与 ABA 结合处理下,两者相互作用减弱了高浓度 ABA 造成的伤害,同时削弱了 MT 对于干旱胁迫的作用效果,但其具体的作用机理有待于进一步研究。

参 考 文 献:

- [1] Conde A, Regalado A, Rodrigues D, et al. Polyols in grape berry: Transport and metabolic adjustments as a physiological strategy for water-deficit stress tolerance in grapevine [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(3):889.
- [2] 左佳琦, 谢佳恒, 薛宇轩, 等. 褪黑素对缓解植物逆境胁迫作用的研究进展[J]. *基因组学与应用生物学*, 2014, (3):709-715.
- [3] 庄维兵, 刘天宇, 束小春, 等. 褪黑素在植物生长发育过程中与植物激素的关系[J]. *安徽农业科学*, 2018, 46(31):18-22.
- [4] Zhang N, Zhao B, Zhang H J, et al. Melatonin promotes water-stress tolerance, lateral root formation, and seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Journal of Pineal Research*, 2013, 54(1):15-23.
- [5] Li C, Wang P, Wei Z, et al. The mitigation effects of exogenous melatonin on salinity-induced stress in *Malus hupehensis* [J]. *Journal of Pineal Research*, 2012, 53(3):298-306.

- [6] Nawaz M A, Jiao Y Y, Chen C, et al. Melatonin pretreatment improves vanadium stress tolerance of watermelon seedlings by reducing vanadium concentration in the leaves and regulating melatonin biosynthesis and antioxidant-related gene expression [J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 220:115-127.
- [7] Afreen F, Zobayed S M A, Kozai T, et al. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation [J]. Journal of Pineal Research, 2010, 41(2):108-115.
- [8] Byeon Y, Back K. Melatonin synthesis in rice seedlings in vivo is enhanced at high temperatures and under dark conditions due to increased serotonin N-acetyltransferase and N-acetylserotonin methyltransferase activities [J]. Journal of Pineal Research, 2014, 56(2):189-95.
- [9] Posmyk M M, Bałabusta M, Wiczorek M, et al. Melatonin applied to cucumber (*Cucumis sativus* L.) seeds improves germination during chilling stress [J]. Journal of Pineal Research, 2010, 46(2):214-223.
- [10] 李智念, 王光明, 曾之文. 植物干旱胁迫中的 ABA 研究[J]. 干旱地区农业研究, 2003, 21(2):99-104.
- [11] Chen G X, Shi Q, Lips S H, et al. Comparison of growth of flacca and wild-type tomato grown under conditions diminishing their differences in stomatal control [J]. Plant Science, 2003, 164(5):753-757.
- [12] 李雪梅, 张利红, 何兴元, 等. 脱落酸对 UV-C 胁迫下小麦幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2006, 17(5):822-826.
- [13] Rosado A, Amaya I, Valpuesta V, et al. ABA-and ethylene-mediated responses in osmotically stressed tomato are regulated by the TSS2 and TOS1 loci [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(12):3327-3335.
- [14] Zegaoui Z, Planchais S, Cabassa C, et al. Variation in relative water content, proline accumulation and stress gene expression in two cowpea landraces under drought [J]. Journal of Plant Physiology, 2017, 218:26-34.
- [15] Bai J, Gong C M, Wang G, et al. Antioxidative characteristics of *Reaumuria soongorica* under drought stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(12):2444-2450.
- [16] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000:184-258.
- [17] Sariyeva G, Kenjebaeva S, Lichtenthaler H. Photosynthesis performance of non-rolling and flag leaf rolling wheat genotypes during temperature stress [J]. Acta Botanica Hungarica, 2009, 51(51):185-194.
- [18] Mirzaee M, Moieni A, Ghanati F. Effects of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola (*Brassica napus* L.) cultivar [J]. Journal of Agricultural Science & Technology, 2013, 15(3):593-602.
- [19] 杨小龙, 须晖, 李天来, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫下番茄叶片光合作用的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(16):3186-3195.
- [20] Kostopoulou Z, Therios I, Roumeliotis E, et al. Melatonin combined with ascorbic acid provides salt adaptation in *Citrus aurantium* L. seedlings [J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2014, 86C:155-165.
- [21] 杨鑫光, 傅华, 李晓东. 干旱胁迫对霸王水分生理特征及细胞膜透性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(10):2076-2083.
- [22] 李文尧, 李小利, 张岁岐, 等. 水分亏缺下紫花苜蓿和高粱根系水力学导度与水分利用效率的关系[J]. 生态学报, 2011, 31(5):1323-1333.
- [23] 王有年, 杜方, 于同泉, 等. 水分胁迫对桃叶片碳水化合物及其相关酶活性的影响[J]. 北京农学院学报, 2001, 16(4):9-14.
- [24] 叶君, 邓西平, 王仕稳, 等. 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗生长、光合和抗氧化特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(9):1275-1283.
- [25] 张晓晶, 李晨晨, 刘志宏, 等. 不同浓度 ABA 处理对冬小麦生理指标的影响[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(9):103-105.
- [26] Munns R, Tester M. Mechanism of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59:651-681.
- [27] 樊秀彩, 张亚冰, 刘崇怀, 等. NaCl 胁迫对葡萄幼苗叶片有机渗透调节物质和膜脂过氧化的影响[J]. 果树学报, 2007, 24(6):765-769.
- [28] Katarzyna M, Bojarski B, Rut G, et al. Effect of drought stress induced by mannitol on physiological parameters of maize (*Zea mays* L.) seedlings and plants [J]. Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences, 2015, 4(2):86-91.
- [29] 王忠安, 袁照年, 李文卿. 水分胁迫对不同抗旱性甘薯膜脂过氧化和非酶促保护物质的影响[J]. 热带作物学报, 2004, 25(4):54-57.
- [30] 张娜, 张海军, 杨荣超, 等. 褪黑素在植物中的功能研究进展[J]. 中国农学通报, 2012, 28(9):16-20.
- [31] 王娟. 干旱条件下外源 ABA 提高烟草幼苗抗旱性的作用机制[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2014.
- [32] 赵春章, 刘庆, 姚晓芹, 等. 长期喷施 ABA 对云杉幼苗生长和生理特性的影响[J]. 植物学报, 2008, 25(3):284-291.
- [33] Bai J, Gong C M, Chen Kang, et al. Examination of antioxidative system's responses in the different phases of drought stress and during recovery in desert plant *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim [J]. Journal of Plant Biology, 2009, 52(5):417-425.
- [34] Li J J, Zeng L, Cheng Y, et al. Exogenous melatonin alleviates damage from drought stress in *Brassica napus* L. (rapeseed) seedlings [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2018, 40(3):43.
- [35] 李长宁. 水分胁迫下外源脱落酸提高甘蔗抗旱性的机理研究[D]. 南宁:广西大学, 2012.