

海藻提取物对干旱胁迫下苹果砧木幼苗 抗旱性和养分吸收的影响

冯敬涛,刘照霞,徐新翔,于天武,葛顺峰,姜远茂

(山东农业大学园艺科学与工程学院,作物生物学国家重点实验室,山东 泰安 271018)

摘 要:以 1 a 生苹果砧木 M9T337 幼苗为试材,设置正常供水(CK)、中度干旱(MD)、中度干旱+海藻提取物(MD+SE)、重度干旱(SD)、重度干旱+海藻提取物(SD+SE)5 个处理,研究海藻提取物对不同程度干旱胁迫下幼苗的生物量、光合特性、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和植株养分含量的影响。结果表明:在中度干旱胁迫条件下,植株总生物量较 MD 处理提高了 15.4%,净光合速率较 MD 处理提高了 12.1%,SOD、POD、CAT 和 APX 活性分别较 MD 处理提高了 4.5%、8.4%、30.6%、9.8%,可溶性蛋白和脯氨酸等渗透调节物质较 MD 处理分别提高了 19.1%和 13.1%,植株氮、磷、钾含量较 MD 处理分别提高了 19.2%、22.7%和 40.5%;在重度干旱胁迫下,叶面喷施海藻提取物后总生物量较 SD 处理提高了 13.7%,净光合速率较 SD 处理提高了 10.2%,SOD、POD、CAT 和 APX 活性较 SD 处理分别提高了 16.6%、18.1%、30.2%、8.9%,可溶性蛋白和脯氨酸等渗透调节物质含量较 SD 处理分别提高了 14.1%和 13.1%,植株氮、磷、钾含量较 SD 处理分别提高了 12.4%、21.7%和 38.4%。不同程度干旱条件下喷施海藻提取物均有良好的缓解效果,以中度干旱胁迫缓解效果更显著。

关键词:苹果砧木幼苗;干旱胁迫;海藻提取物;叶面喷施;抗旱生理;氮、磷、钾含量

中图分类号:S661.1;Q945.1 **文献标志码:**A

Effects of seaweed extract on drought resistance and nutrient absorption of apple rootstock seedlings under drought stress

FENG Jingtao, LIU Zhaoxia, XU Xinxiang, YU Tianwu, GE Shunfeng, JIANG Yuanmao

(College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University,

State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: This experiment used annual apple rootstock M9T337 seedlings as the test material and five treatments including normal water supply (CK), moderate drought (MD), moderate drought + seaweed extract (MD+SE), severe drought (SD), and severe drought + seaweed extract (SD+SE) to study the changes in biomass, photosynthetic characteristics, antioxidant enzyme activity, osmotic adjustment substance content, and plant nutrient contents of the seedlings impacted by seaweed extracts. The results showed that, under moderate drought stress, the total plant biomass increased by 15.4% and the net photosynthetic rate increased by 12.1% compared with that of MD treatment. The activities of SOD, POD, CAT, and APX increased by 4.5%, 8.4%, 30.6%, and 9.8%, respectively. Osmotic regulation substances such as soluble protein and proline increased by 19.1% and 13.1% compared to that of MD treatment. The nitrogen, phosphorus, and potassium contents of plants increased by 19.2%, 22.7%, and 40.5%, respectively, compared to that of MD treatment. Under severe drought stress, the total biomass after foliar spraying seaweed extracts increased by 13.7% compared to that of SD treatment, the net photosynthetic rate increased by 10.2% compared to that of SD treatment, and the activities of SOD, POD, CAT, and APX compared to SD increased by 16.6%, 18.1%, 30.2%, and 8.9%, respectively. Soluble protein and proline

收稿日期:2019-09-19

修回日期:2020-08-07

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFD0201100);国家自然科学基金(31501713);国家现代农业产业技术体系建设资金(CARS-27);山东省泰山学者工程专项(2018)

作者简介:冯敬涛(1994-),女,河北保定人,硕士,研究方向为苹果营养与生理。E-mail:2579010582@qq.com

通信作者:姜远茂(1964-),男,山东牟平人,教授,主要从事果树营养生理和土壤肥力研究。E-mail:ymjiang@sdaa.edu.cn

and other osmotic regulation substances increased by 14.1% and 13.1% compared to that of SD treatment, respectively. Plant nitrogen, phosphorus, and potassium contents increased by 12.4%, 21.7%, and 38.4%, respectively, compared to that of SD treatment. Under different degrees of drought conditions, seaweed extracts spray had good relief effect, and the relief effect on moderate drought stress was more significant.

Keywords: apple rootstock seedlings; drought stress; seaweed extract; foliar spraying; drought resistance physiology; nitrogen, phosphorus, and potassium contents

近年来我国苹果产业快速发展,2016 年种植面积 232.38 万 hm^2 ,居世界首位,产量高达 4 388 万 t,占世界苹果总产量的 57%^[1]。作为苹果主产区和生态优质产区的西北黄土高原属于干旱半干旱地区,供水不足成为限制苹果产业发展的重要因素之一^[2]。水分亏缺引起水势下降,导致细胞膨压降低,直接影响气孔的开闭;而气孔是进行二氧化碳和水气交换的门户,气孔的闭合必然影响到蒸腾作用和光合生产,干旱胁迫会使植株生长受到抑制,光合强度减弱,细胞内产生过量活性氧,打破氧化代谢平衡,引起膜脂过氧化加重,导致植株死亡^[3]。干旱会影响抗氧化酶活性、渗透调节物质合成等生理活动,同时影响植株对养分的吸收,最终引起苹果品质和产量的下降^[4]。

海藻提取物是一种纯天然的海洋生物产品,富含海藻酸、氨基酸、矿物质、多糖、维生素及生理活性物质。近几年海藻提取物开始应用于农业生产,在提高作物产量、改善品质等方面表现出积极的效果^[5]。相关研究表明叶面喷施海藻提取物能够促进黄瓜的生长,喷施不同浓度的生物海藻肥对苹果叶绿素含量、坐果率及果实产量均有不同程度的促进作用^[6-7]。目前国内外对海藻提取物在番茄、黄瓜等蔬菜的产量和品质方面研究较多^[8-9],但是关于海藻提取物在干旱胁迫下对苹果生理特性及养分吸收的综合研究鲜见报道。因此,本试验以矮化苹果砧木 M9T337 幼苗为试材,研究叶面喷施海藻提取物对不同程度干旱胁迫下苹果幼苗抗旱性及养分吸收的影响,为通过叶面喷施途径提高苹果抗旱性提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2018 年 4—6 月在山东农业大学园艺试验站和苹果土壤营养实验室进行,试材为 1 a 生苹果矮化砧 M9T337 幼苗,植株定植于内径 20.5 cm、高 28 cm 的塑料盆中,每盆装土 6.5 kg。供试土壤为壤土,pH 值为 6.7,土壤有机质 $13.92 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮 $0.88 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $189.14 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷

$39.73 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。所有处理每盆施纯 N 0.67 g , P_2O_5 1.72 g , K_2O 0.68 g ,肥料均在移栽前一次性施入。3 月 20 日进行移栽,4 月 18 日选取长势一致、无病虫害的植株进行干旱胁迫。5 月 10 日将盆栽幼苗置于可移动的防雨棚内,按设计要求进行干旱胁迫。

为消除植株重量对控水的影响,各处理均毁苗 1 盆测定植株鲜重,并确定称重标准。干旱胁迫处理前进行充分灌水,使土壤含水量达到田间持水量的 80% 以上,此后每天 18:00 根据土壤水分蒸发散失情况,并结合称重法进行定量补水,以确保各处理土壤水分含量保持在处理的梯度水平。干旱胁迫 20 d 后,于 6 月 1 日和 6 月 8 日上午 9:00 进行海藻提取物喷施,对照喷施清水,以叶片湿润而不滴水为度。根据预试验结果,选择喷施 18 d 后进行相关指标的测定。

试验分为 5 个处理,每个处理 3 次重复,每个重复 5 盆。(1) 对照 (CK),维持田间最大持水量的 75%~80%;(2) 中度干旱胁迫 (MD),维持田间最大持水量的 60%~75%;(3) 中度干旱+海藻提取物 (MD+SE);(4) 重度干旱胁迫 (SD),维持田间最大持水量的 30% 左右;(5) 重度干旱+海藻提取物 (SD+SE)。海藻提取物由陕西丹枫百丽有限公司提供,化学性质稳定,其中富含海藻酸 ($28.5 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$),海藻多糖、多酚、甜菜碱、多胺类等 $\geq 22\%$,有效活菌数 $\geq 10.0 \text{ 亿} \cdot \text{mL}^{-1}$,NPK $\geq 8\%$ 。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 农艺性状调查 用直尺测定株高,用游标卡尺测量茎粗(距离地面 5 cm 处),用电子天平测定根、茎、叶鲜重,并于 105°C 下杀青 30 min 后经 80°C 烘干测定干重。

1.2.2 根系活力的测定 根系活力采用李合生^[10]的氯化三苯基四氮唑 (TTC) 还原法进行测定。

1.2.3 叶绿素含量测定 采用 95% 乙醇浸提法,参照李合生^[10]方法测定。

1.2.4 抗氧化酶活性及丙二醛含量测定 采用氮蓝四唑还原法测定超氧化物歧化酶 (SOD) 活性,采用愈创木酚法测定过氧化物酶 (POD) 活性和抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性,采用紫外吸收法测定

过氧化氢酶 (CAT) 活性,采用硫代巴比妥酸法 (TBA) 测定丙二醛 (MDA) 含量^[11]。

1.2.5 渗透调节物质测定 采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白的含量^[10],采用酸性茚三酮法测定脯氨酸的含量^[10]。

1.2.6 光合相关指标测定 采用 LI-6400XT 便携式光合系统测定仪 (LI-COR, 美国) 于晴天无风的上午 9:00—11:00 选取成熟完整的功能叶片进行测定。主要测定苹果叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间二氧化碳浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (Tr)。每个叶片测定 10 次,取平均值。测定时设置光强 $1\,200\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{S}^{-1}$,叶室温度 25°C , CO_2 浓度 $400\,\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

在各处理中选取生长一致的苹果幼苗 5 株,各选取照光一致的功能叶,暗适应 30 min,用英国 Hansatech 生产的 FMS2 型调制式荧光仪,测定相应光强下的初始荧光 (F_0)、最大光化学效率 (F_v/F_m)、有效光化学效率 (F_v'/F_m') 和实际量子产量 ($PSII$)。

1.2.7 植株根、茎、叶的氮、磷、钾含量测定 全氮含量采用凯氏定氮法进行,全钾含量采用火焰光度法进行,全磷含量的测定采用钼锑抗比色法^[12]。

1.3 数据统计分析

数据使用 Excel 2007 进行处理;用 SPSS Statistics 17.0 处理系统单因素试验统计分析方法进行显著性和相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同程度干旱胁迫下海藻提取物对苹果砧木幼苗生物量及根系活力的影响

由表 1 可以看出,与正常供水 (CK) 相比,不同程度干旱胁迫显著抑制了苹果砧木幼苗的生长,中度干旱胁迫下喷施海藻提取物后总生物量和根系活力较 MD 处理提高了 15.4% 和 27.3%;重度干旱胁迫下叶面喷施海藻提取物后总生物量和根系活力较 SD 处理提高了 13.7% 和 20.1%。表明叶面喷施海藻提取物有助于缓解不同程度干旱胁迫对苹果砧木幼苗地上部和地下部的伤害。

2.2 不同程度干旱胁迫下海藻提取物对苹果砧木幼苗叶片叶绿素及光合性能的影响

2.2.1 对叶绿素含量的影响 由表 2 可知,干旱胁迫条件下叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量均显著低于 CK ($P<0.05$)。其中,在中度干旱胁迫条件下,叶面喷施海藻提取物后叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 和类胡萝卜素含量较 MD 处理分别提高了 10.3%、36.3%、23.2% 和 16.4%;在重度干旱胁迫下喷施海藻提取物后叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 和类胡萝卜素含量较 SD 处理分别提高了 10.4%、42.9%、26.7% 和 14.4%。由此可见,不同干旱胁迫条件下叶面喷施海藻提取物能够在一定程度上缓解干旱胁迫对苹果砧木幼苗叶片叶绿素的降解。

表 1 各处理苹果砧木幼苗的生物量及根系活力

Table 1 Effects of seaweed extract on apple biomass and root activity under different degrees of drought stress				
处理 Treatment	地上部生物量/g Aboveground biomass	地下部生物量/g Underground biomass	总生物量/g Total biomass	根系活力/($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) Root activity
CK	7.30±0.13a	3.52±0.20a	10.82±0.22a	5.58±0.17a
MD	4.22±0.20c	3.17±0.02b	7.39±0.18c	4.21±0.09c
MD+SE	5.17±0.02b	3.36±0.05ab	8.53±0.07b	5.36±0.07a
SD	3.93±0.05d	2.32±0.19d	6.25±0.22e	3.79±0.12d
SD+SE	4.32±0.10c	2.79±0.20c	7.11±0.22d	4.55±0.15b

注:同列数据后不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$),下同。
Note: Values followed by different letters in a column indicate significant differences among the treatments ($P<0.05$). The same below.

表 2 各处理苹果砧木幼苗叶片的叶绿素含量

Table 2 Effects of seaweed extract on chlorophyll content in apple leaves under different degrees of drought stress					
处理 Treatment	叶绿素 a/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) Chlorophyll a	叶绿素 b/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) Chlorophyll b	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	叶绿素 a+b/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) Chlorophyll a+b	类胡萝卜素/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) Carotenoid
CK	2.07±0.02a	2.39±0.05a	0.86±0.02b	4.46±0.06a	17.72±0.03a
MD	1.45±0.03c	1.43±0.01c	1.01±0.02a	2.88±0.04c	12.49±0.02d
MD+SE	1.60±0.05b	1.95±0.03b	0.82±0.03b	3.55±0.05b	14.54±0.11b
SD	1.34±0.05d	1.35±0.02c	0.99±0.04a	2.69±0.04d	11.93±0.55e
SD+SE	1.48±0.06c	1.93±0.11b	0.76±0.04c	3.41±0.14b	13.65±0.31c

2.2.2 对光合特性的影响 由表 3 可以看出,不同程度干旱胁迫下净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔导度(G_s)均呈下降趋势。叶面喷施海藻提取物效果显著,在中度干旱胁迫条件下, P_n 、 Tr 、 C_i 及 G_s 较 MD 处理分别提高了 12.1%、8.8%、10.5%和 8.5%;在重度干旱胁迫条件下, P_n 、 Tr 、 C_i 及 G_s 较 SD 分别提高了 10.2%、21.5%、20.5%和 8.8%。表明叶面喷施海藻提取物能够减轻不同程度干旱胁迫对苹果砧木幼苗叶片光合作用的影响,提高光合效率。

2.2.3 对叶绿素荧光参数的影响 由图 1(A)~图 1(D)可得,在中度干旱胁迫条件下喷施海藻提取物, F_0 、 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 和 $PSII$ 分别较 MD 处理提高了 24.4%、26.1%、8.6%和 15.9%;重度干旱胁迫下叶面喷施海藻提取物 F_0 、 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 和 $PSII$ 分别较 SD 处理提高了 22.6%、12.4%、10.4%和 31.6%。表明叶面喷施海藻提取物能够缓解不同程度干旱胁迫对苹果叶片光合系统的伤害作用。

2.3 不同程度干旱胁迫下海藻提取物对苹果砧木幼苗叶片 MDA 含量和抗氧化酶活性的影响

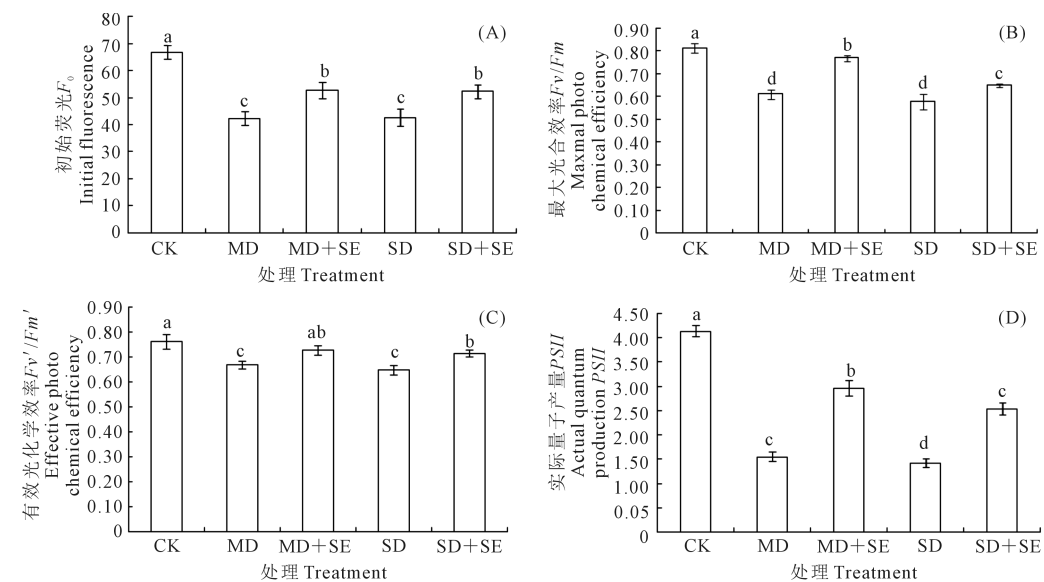
由图 2(A)可得,苹果叶片中 MDA 含量随着干旱胁迫程度的增加逐渐提高。在中度干旱胁迫条件下,叶面喷施海藻提取物能够降低 MDA 含量,相较于 MD 处理降低了 1.29%;在重度干旱胁迫条件下,MDA 含量达到最高,喷施海藻提取物能够降低

MDA 含量,较 SD 处理降低了 3.29%,重度干旱胁迫缓解效果优于中度干旱。表明海藻提取物可以减少干旱胁迫下苹果砧木幼苗叶片细胞膜脂过氧化产物 MDA 的积累,缓解干旱胁迫对细胞膜造成的伤害。

如图 2(B)~图 2(E)所示,随着干旱胁迫程度的增强,SOD、POD、CAT 和 APX 活性呈现下降趋势。在中度干旱胁迫下喷施海藻提取物处理 SOD、POD、CAT 和 APX 活性分别较 MD 处理提高了 4.5%、8.4%、30.6%和 9.8%。在重度干旱胁迫条件下 SOD、POD、CAT 和 APX 活性较 SD 处理分别提高了 16.6%、18.1%、30.2%和 8.9%。表明不同程度干旱胁迫条件下海藻提取物能够对苹果 M9T337 幼苗的叶片起到一定的保护作用。

表 3 各处理苹果砧木幼苗叶片的光合指标
Table 3 Effects of seaweed extract on photosynthesis in apple leaves under different drought stress

处理 Treatment	P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Tr /($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	C_i /($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	G_s /($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
CK	14.43±0.40a	3.53±0.06a	271.33±9.45a	149.00±5.19a
MD	12.00±0.62c	3.06±0.06c	208.00±6.55c	125.00±3.61c
MD+SE	13.46±0.40b	3.33±0.12ab	230.00±7.81b	135.66±3.10b
SD	11.30±0.10c	2.60±0.10d	182.00±6.00d	120.00±4.00d
SD+SE	12.46±0.40b	3.16±0.25b	219.33±7.57b	130.66±1.53bc



注:不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。
Note: Values followed by different letters in a column indicate significant differences among the treatments ($P<0.05$).

The same below.

图 1 各处理苹果砧木幼苗叶片的荧光参数

Fig.1 Effects of seaweed extract on fluorescence parameters of apple leaves under different degrees of drought stress

2.4 不同程度干旱胁迫下海藻提取物对苹果砧木幼苗叶片渗透调节物质的影响

植物在渗透胁迫下,可溶性蛋白含量会随着干旱胁迫程度的加深而逐渐降低。如图 3(A)所示,苹果砧木幼苗叶片的可溶性蛋白含量显著低于 CK,在中度干旱胁迫条件下叶面喷施海藻提取物较 MD 处理提高了19.1%;在重度干旱胁迫条件下叶面喷施海藻提取物较 SD 处理提高了 14.1%,以中度干旱胁迫缓解效果更显著。

由图 3(B)可以看出,脯氨酸含量随着供水量的下降逐渐降低,在正常供水条件下的脯氨酸含量高于干旱胁迫时的含量,在中度干旱胁迫条件下叶面喷施海藻提取物较喷施 MD 处理提高了 8.9%;在重度干旱胁迫下叶面喷施海藻提取物较 SD 处理提高了 13.1%。表明海藻提取物在不同程度干旱胁迫条件下对苹果砧木幼苗叶片脯氨酸累积具有显著促进作用。

2.5 不同程度干旱胁迫下海藻提取物对苹果砧木幼苗养分吸收的影响

由表 4 可得,干旱胁迫条件下苹果砧木幼苗的

养分含量均显著低于对照。在中度干旱胁迫条件下叶面喷施海藻提取物较 MD 处理植株全氮、全磷、全钾含量分别提高了 19.2%、22.7%和 40.5%;在重度干旱胁迫下喷施海藻提取物较 SD 处理植株全氮、全磷、全钾含量分别提高了 12.4%、21.7%和38.4%。由此可见,不同程度干旱胁迫条件下叶面喷施海藻提取物均能够缓解干旱胁迫对植株养分吸收的影响,提高苹果植株幼苗在干旱胁迫时的养分含量。

3 讨论与结论

苹果砧木幼苗 M9T337 对逆境条件的适应性较差,当遭遇干旱、高温等逆境时植株的生长发育、生理代谢会受到严重影响。随着胁迫程度的加深受抑制的程度更加明显,海藻肥的应用能提高油菜在逆境胁迫下的抗性和促进渗透胁迫下油菜种子的萌发和幼苗生长^[13-14]。本试验结果发现海藻提取物能够缓解干旱胁迫对苹果幼苗生长的抑制作用,提高苹果幼苗对于干旱胁迫的适应能力。根系是植株吸收水分的主要器官,当干旱来临时根部最先感知,并迅速产生化学信号向上传递以促使气孔关闭,

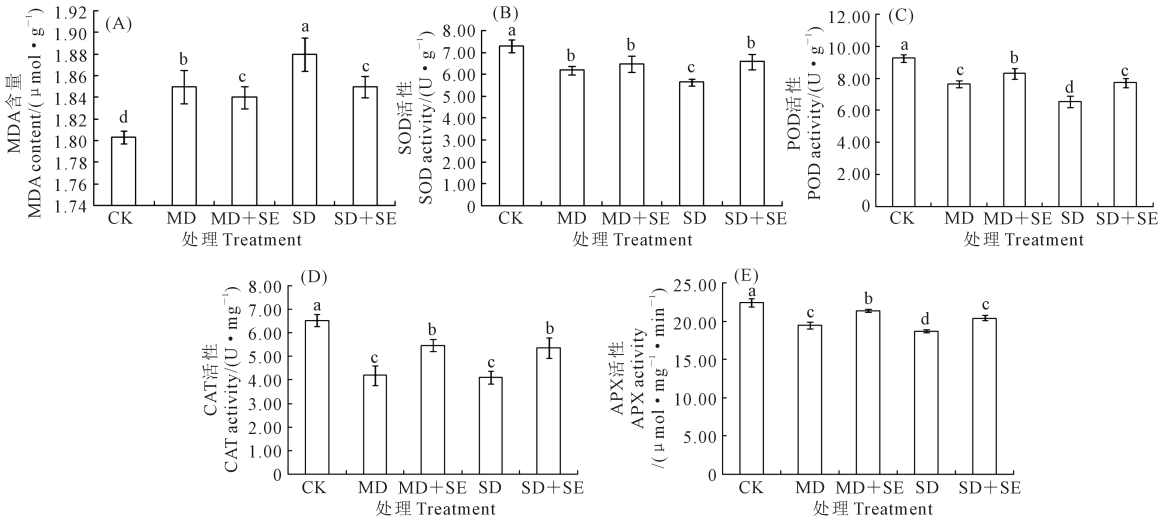


图 2 各处理苹果砧木幼苗叶片的 MDA 含量和抗氧化酶活性
Fig.2 Effects of seaweed extract on MDA content and antioxidant enzyme activity in apple leaves under different degrees of drought stress

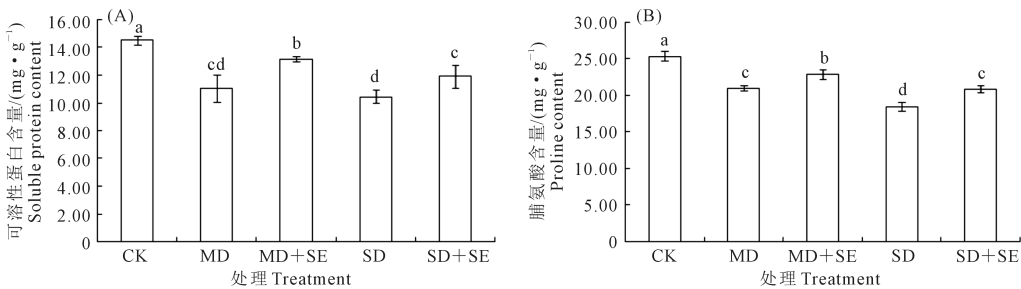


图 3 各处理苹果砧木幼苗叶片的可溶性蛋白及脯氨酸含量
Fig.3 Effects of seaweed extract on soluble protein and proline content in apple leaves under different degrees of drought stress

表 4 各处理苹果砧木幼苗不同器官及全株的养分含量/g

Table 4 Nutrient content of different organs and whole apple plant in each treatment					
元素 Element	处理 Treatment	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	植株 Whole apple plant
N	CK	7.02±0.14a	3.88±0.02a	3.90±0.14a	14.80±0.08a
	MD	5.16±0.05c	3.33±0.14b	1.48±0.07c	9.97±0.12c
	MD+SE	5.65±0.04b	3.63±0.07a	2.61±0.21b	11.89±0.25b
	SD	3.77±0.30d	2.43±0.18c	1.84±0.23c	8.04±0.36d
	SD+SE	3.91±0.35d	3.25±0.21b	2.55±0.45b	9.71±0.36c
P	CK	2.31±0.13a	1.05±0.02a	0.83±0.03a	4.19±0.16a
	MD	1.44±0.06b	0.46±0.03c	0.25±0.03d	2.15±0.07c
	MD+SE	1.54±0.11b	0.57±0.02b	0.53±0.06b	2.64±0.07b
	SD	0.83±0.08c	0.46±0.04c	0.18±0.09e	1.47±0.07e
	SD+SE	0.91±0.09c	0.56±0.04b	0.32±0.01c	1.79±0.10d
K	CK	4.73±0.37a	2.83±0.06a	3.03±0.25a	10.59±0.47a
	MD	2.04±0.11c	1.37±0.12c	1.03±0.07d	4.44±0.05d
	MD+SE	3.13±0.25b	1.77±0.17b	1.34±0.11bc	6.24±0.42b
	SD	1.68±0.17d	1.01±0.14d	1.24±0.24c	3.93±0.07e
	SD+SE	1.95±0.15d	1.47±0.01bc	2.02±0.77b	5.44±0.63c

减少水分散失^[15]。武永军等^[16]研究表明,随着干旱胁迫程度的增加,蚕豆的叶片含水量和自由水含量逐渐下降,束缚水含量逐渐增加,叶片含水量降低,可利用的水分减少,组织代谢减弱,生长缓慢。本试验研究表明,叶面喷施海藻提取物能够提高植株的根系活力,其原因可能是因为植物体内可以通过提高海藻糖的生成量来增强其抗非生物胁迫的能力。水分胁迫下根系的生长发育受到抑制,为了增强抗旱能力,植物能够通过调节根系自身形态和生理生化特征以适应干旱逆境^[17]。在干旱胁迫条件下,氮素对作物的影响非常复杂,同时受环境和作物内部两方面因素的共同影响^[18]。赵鲁^[19]研究发现施用海藻提取物可显著促进生菜旺盛生长期对氮、磷、钾的吸收及其由地下部向地上部的转移,与本试验研究结果一致。其原因可能是因为海藻提取物中含有丰富的矿物质,能够提高植株对养分的吸收能力,但是其机理还需进一步研究。

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素,干旱胁迫会造成叶绿素含量下降,从而导致光合能力降低^[20]。同时本研究也发现,当苹果幼苗遭受不同程度干旱胁迫时,叶片气孔关闭,分解速度加快,叶绿素含量迅速下降,导致苹果叶片的叶绿素及类胡萝卜素含量呈下降趋势^[21],但叶面喷施海藻提取物能够提高叶绿素含量,其原因可能与海藻提取物不仅含有丰富的矿物质、多糖类、植物生长调节物质(细胞分裂素、赤霉素、生长素和脱落酸等),还含有氨基酸、大量元素(氮、磷、钾)及微量元素(铁、硼、钼、碘)等成分有关系,具体原因还应进一步分析。光合作用是植物生长的基础,当植物遭受干旱胁迫时叶片气孔关闭、蒸腾速率下降,导致细胞固化和同化CO₂能力下降^[22]。Harb等^[23]研究发现,气孔限制是造成叶片光合速率下降的主要原因。本研究

结果发现,叶面喷施海藻提取物能够提高 P_n ,而王贵芳等^[24]发现海藻糖处理番茄后净光合速率下降,这与本研究结果不一致。但玉米上的研究表明海藻提取物在干旱胁迫下会减轻气体交换对植株造成的不利影响^[25]。本试验研究发现,随着干旱胁迫时间的加长和胁迫程度的增加,光合的非气孔限制因素大于气孔限制因素,海藻提取物能够缓解这一现象,其原因是海藻提取物中含有丰富的营养物质能够起到保护光合机构的作用,其机理需进行深入研究。叶绿素荧光特性可较为准确地反映植株的生长情况。一般植物 F_v/F_m 值处于0.75~0.85之间时为植株正常环境条件生长时的状态^[26]。当苹果幼苗遭受重度干旱胁迫时,下降趋势更加明显。本试验发现,叶面喷施海藻提取物能够缓解不同程度干旱胁迫所造成的 F_v/F_m 和 $PSII$ 的降低,其原因可能是海藻提取物中含有的海藻糖能够对类囊体膜起到保护作用,但是其机理仍需进一步研究。

在干旱胁迫下,植物体因脱水而产生活性氧等有害物质,植物体内活性氧失衡,SOD、POD、CAT相互协同作用防御活性氧自由基对细胞膜的伤害,抑制膜脂过氧化,从而减轻逆境胁迫对植物细胞的损伤作用^[27]。本试验结果表明,SOD、POD、CAT、APX活性随着干旱胁迫程度的加剧酶活性有不同程度的降低,在不同程度干旱胁迫条件下,叶面喷施海藻提取物可提高苹果幼苗的细胞抗氧化酶活性,清除活性氧对膜脂的损伤,维持细胞膜的稳定性,这与焦志丽等^[28]在马铃薯上的研究一致。同时本试验也表明,海藻提取物之所以对干旱胁迫效果显著,其原因可能是海藻提取物中的细胞分裂素通过清除或阻止活性氧的形成及抑制黄嘌呤氧化等方式来抵抗逆境;也可能是因为海藻提取物在干旱胁迫下能够提高抗氧化酶对活性氧的清除能力,从而

增强植株对逆境的抵抗能力^[29]; 还可能通过植株体内超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶活性的增加来抵抗逆境胁迫, 其机理还需进一步研究。植物的渗透调节是适应逆境胁迫的重要生理机制之一^[30], 可溶性蛋白和脯氨酸含量是衡量植物体内渗透调节水平的重要指标, 当植物遭受干旱胁迫时含量增加, 以降低植物细胞水势来增强其抗旱能力^[31], 缓解渗透胁迫对植株造成的伤害。本试验结果表明, 叶面喷施海藻提取物能够提高苹果叶片的渗透调节物质含量, 增强植株对干旱胁迫的适应能力, 提高植株的抗旱性。干旱处理下随着干旱胁迫程度的增强, 渗透调节物质含量上升, 这与前人的研究结果一致^[32]。

综上, 海藻提取物能够提高叶片光合色素含量、光合作用强度、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量和植株养分含量, 降低 MDA 含量, 从而缓解干旱胁迫对苹果植株的伤害, 促进植株生长和根系对养分的吸收。喷施海藻提取物对不同程度的干旱胁迫均有良好的缓解效果, 以中度干旱喷施效果最佳。海藻提取物中富含的营养物质在不同程度干旱条件下使植株的抗氧化酶活性、渗透调节物质含量提高, 起到保护效果, 因此我们可以将提高苹果植株的抗氧化酶活性和渗透调节物质含量作为下一步试验的研究重点, 进行深入研究。

参 考 文 献:

[1] 孙平平, 王文辉. 2017/2018 年世界苹果、梨、葡萄、桃及樱桃产量、市场与贸易情况[J]. 中国果树, 2018, (2): 99-108.

[2] 张林森, 胥生荣, 张永旺, 等. 干旱胁迫下不同中间砧嫁接苹果苗的导水特性[J]. 园艺学报, 2013, 40(11): 2137-2143.

[3] Ma X L, Xin Z Y, Wang Z Q, et al. Identification and comparative analysis of differentially expressed miRNAs in leaves of two wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes during dehydration stress[J]. BMC Plant Biology, 2015, 15(1): 1-15.

[4] 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.

[5] 崔维香, 刘正一, 王明鹏, 等. 海藻提取液对黄芩·番茄种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(15): 28-33, 53.

[6] 李园园, 姜怀飞. 海藻生物有机肥对苹果连作土壤环境及新疆野苹果幼苗生物量的影响[J]. 中国农学通报, 2014, 30(13): 230-235.

[7] Javadi T, Rohollahi D, Ghaderi N, et al. Mitigating the adverse effects of drought stress on the morpho-physiological traits and anti-oxidative enzyme activities of *Prunus avium* through β -amino butyric acid drenching[J]. Scientia Horticulturae, 2017, 218: 156-163.

[8] 陈露露, 王秀峰, 刘美, 等. 钙与脱落酸对干旱胁迫下黄瓜幼苗光合及相关酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(12): 3996-4002.

[9] 胡慧芳, 马有会. 外源海藻糖提高黄瓜抗旱性研究初探[J]. 沈阳农业大学学报, 2008, 39(1): 83-85.

[10] 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, 115-123.

[11] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导(第2版)[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2006, 68-73.

[12] 鲍士旦. 土壤化学分析[M]. 第3版. 北京: 农业出版社, 2000, 263-268.

[13] 贺少轩, 梁宗锁, 蔚丽珍, 等. 土壤干旱对2个种源野生酸枣幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1387-1393.

[14] Ali Q, Ashraf M, Anwar F, et al. Trehalose-induced changes in seed oil composition and antioxidant potential of maize grown under drought stress[J]. Journal of the American Oil Chemists Society, 2012, 89(8): 1485-1493.

[15] 司怀通, 于天齐, 关心怡, 等. 红树林植物气孔对环境因子的响应及其与水力功能的协调[J]. 植物生理学报, 2017, 53(3): 487-496.

[16] 武永军, 项甄, 曹让, 等. 干旱胁迫下蚕豆叶片抗氧化酶活性的变化[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(5): 188-190, 195.

[17] 李文尧, 张岁岐, 丁圣彦, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系[J]. 生态学报, 2010, 30(19): 5140-5150.

[18] Cabrera-Bosquet L, Molero G, Bort J. The combined effect of constant water deficit and nitrogen supply on WUE, NUE and A13C in durum wheat potted plants[J]. Annals of Applied Biology, 2007, 51(3): 277-289.

[19] 赵鲁. 海藻提取物与锰锌配合施用对生菜营养特性的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2008.

[20] An Y Y, Liang Z S, Han R L, et al. Effect of soil drought on seedling growth and water metabolism of three tree species in Loess Plateau[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica. 2007, 27(1): 91-97.

[21] Jannin L, Arkoun M, Etienne P, et al. *Brassica napus* growth is promoted by *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. seaweed extract: microarray analysis and physiological characterization of N, C, and S metabolisms[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2013, 32(1): 31-52.

[22] 刘璐, 李强, 丁梦娇, 等. 干旱胁迫下不同氮素形态及硝铵比对烤烟苗期生理指标的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2019, 40(5): 117-122.

[23] Harb A, Krishnan A, Madana M R. Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth[J]. Plant Physiology, 2010, 154(3): 1254-1271.

[24] 王贵芳, 彭福田, 张亚飞, 等. 平邑甜茶 MhSnRK1 在番茄中超表达对植株碳代谢的影响[J]. 园艺学报, 2014, 41(11): 2188-2195.

[25] 陈迪文, 周文灵, 敖俊华, 等. 海藻提取物对甜玉米产量、品质及氮素利用的影响[J]. 作物杂志, 2020, (2): 134-139.

[26] 周媛, 董艳芳, 童俊, 等. 干旱胁迫下杜鹃叶片生理与 PSII 活性变化[J]. 湖北农业科学, 2016, 55(18): 4730-4734.

[27] 陈彪, 李继伟, 王小东, 等. 外源硒对干旱胁迫下烤烟生长和生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 2018, (1): 165-172.

[28] 焦志丽, 李勇, 吕典秋, 等. 不同程度干旱胁迫对马铃薯幼苗生长和生理特性的影响[J]. 中国马铃薯, 2011, 25(6): 329-333.

[29] 何玮, 蒋安, 王琳, 等. PEG 干旱胁迫对红三叶抗性生理生化指标的影响研究[J]. 中国农学通报, 2013, 29(5): 5-10.

[30] 陈彩霞, 王瑞辉, 吴际友, 等. 持续干旱条件下红椿无性系幼苗的生理响应[J]. 中南林业科技大学学报, 2013, 33(9): 46-49.

[31] Ghaderi N, Siosemandeh A. Response to drought stress of two strawberry cultivars (cv. Kurdistan and Selva) [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2011, 52(1): 6-12.

[32] 马玉玲, 李爽, 王文佳, 等. 不同干旱胁迫程度对大豆叶片抗氧化特性的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2018, 49(4): 447-452.