

水分胁迫及复水对黄芩生理特性的影响

陈雨森¹, 王浩¹, 孙祎洋¹, 郭军玲^{1,2,3}, 张强^{1,2,3}, 杨治平^{1,2,3}

(1.山西农业大学资源环境学院,山西太原030031; 2.山西农业大学生态环境产业技术研究院/
土壤环境与养分资源山西省重点实验室,山西太原030031; 3.山西农业大学农业农村部盐碱地改良
与利用(干旱与半干旱盐碱地)重点实验室,山西太原030031)

摘要:以正品黄芩为研究对象,设置盆栽土壤含水量为田间持水量的100%、80%、60%、40%,分别代表过量水分供给、适度水分供给、轻度水分亏缺、重度水分亏缺,并以适度水分供给(80%FC,FC为田间持水量)为对照,研究不同梯度水分胁迫及复水处理后黄芩的生理响应。结果表明:水分胁迫30 d时,受胁迫处理(100%FC、60%FC、40%FC)的黄芩总叶绿素含量较对照处理分别降低7.1%、5.6%、5.9%,类胡萝卜素含量较对照处理分别降低6.5%、10.1%、9.3%,电解质相对外渗率较对照处理分别提升46.5%、19.7%、54.9%,丙二醛含量较对照处理分别提升39.7%、109.7%、360.0%,超氧化物歧化酶活性较对照处理分别提升2.3%、3.8%、7.5%,谷胱甘肽还原酶活性较对照处理分别提升97.4%、105.5%、172.5%。此外,在水分胁迫期间,水分亏缺处理(60%FC、40%FC)导致黄芩可溶性糖含量上升,在胁迫30 d时分别达 $49.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $57.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,过量水分供给处理(100%FC)导致黄芩过氧化物酶活性提升,在胁迫30 d时达 $3.99 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 。复水能有效降低水分胁迫带来的生理损伤,复水及收获期间,受胁迫处理(100%FC、60%FC、40%FC)黄芩叶绿素超量恢复,总叶绿素含量在复水5 d时较对照处理分别提升5.5%、9.1%、18.2%,受胁迫处理脯氨酸含量与对照处理均降至 $52.2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 附近。重度水分亏缺造成的生理损伤通过复水无法恢复,在收获时40%FC处理中可溶性糖含量达 $28.6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、丙二醛含量达 $9.2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 、超氧化物歧化酶活性达 $919.9 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 、过氧化物酶活性达 $2.0 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$,均为处理间较高水平。水分胁迫及复水有利于黄芩产量和质量提升,收获时60%FC处理黄芩昔收获量最高,达 $629.14 \text{ mg} \cdot \text{株}^{-1}$ 。

关键词:黄芩;水分胁迫;复水;生理特性

中图分类号:S567.23 **文献标志码:**A

Effects of water stress and rehydration on physiological characteristics of *Scutellaria baicalensis* Georgi

CHEN Yusen¹, WANG Hao¹, SUN Yiyang¹, GUO Junling^{1,2,3}, ZHANG Qiang^{1,2,3}, YANG Zhiping^{1,2,3}

(1. College of Resources and Environment, Shanxi Agriculture University, Taiyuan, Shanxi 030031, China;
2. Institute of Eco-Environment and Industrial Technology/Shanxi Province Key Laboratory of Soil Environment and Nutrient Resources, Taiyuan, Shanxi 030031, China; 3. Key Experiment on the Improvement and Utilization of Saline Alkali Land (Arid and Semiarid Saline Alkali Land) in the Agriculture and Rural Department, Shanxi Agricultural University, Taiyuan, Shanxi 030031, China)

Abstract: The physiological response of *Scutellaria baicalensis* Georgi (SBG) to varying water stress and rehydration treatments was investigated using authentic SBG. Potting soil moisture was set at 100%, 80%, 60%, and 40% of the field water-holding capacity to represent four conditions: excessive water supply, moderate water supply, mild water deficit, and severe water deficit, respectively, with 80%FC (moderate water supply) as the con-

收稿日期:2024-04-15

修回日期:2024-07-25

基金项目:山西省回国留学人员科研资助项目(2020-160);山西省农业科学院应用基础研究计划优秀青年基金项目(YCX2020YQ15);山西省现代农业产业技术体系建设专项资金(2021-11);恒山黄芪种植区土壤质量及养分管理技术(XDHZHQY2022-02)

作者简介:陈雨森(1999-),男,陕西西安人,硕士研究生,研究方向为农业资源利用。E-mail: chenyusen073@163.com

通信作者:张强(1965-),男,山西浑源人,研究员,主要从事土壤养分资源与管理研究。E-mail: Zhangqiang0351@163.com

郭军玲(1984-),女,河南辉县人,副研究员,主要从事土壤养分资源管理及土壤改良利用研究。E-mail: guojunling6178@126.com

tol. The results showed that, at 30 days of water stress, the total chlorophyll content of SBG subjected to the stress treatments (100%FC, 60%FC, and 40%FC treatments) reduced by 7.1%, 5.6%, and 5.9%, and the carotenoid content reduced by 6.5%, 10.1%, and 9.3%, and the relative exocytosis rate of electrolytes elevated by 46.5%, 19.7% and 54.9%, respectively, in the stress treatment compared with the control treatment. Malondialdehyde content of SBG elevated by 39.7%, 109.7%, and 360.0%, superoxide dismutase activity elevated by 2.3%, 3.8%, and 7.5%, and glutathione reductase activity elevated by 97.4%, 105.5%, and 172.5%, respectively, compared with the control treatment. In addition, during water stress, water deficit treatments (60%FC and 40%FC treatments) led to an increase in the soluble sugar content of SBG, which amounted to $49.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ and $57.8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ at 30 days of stress, respectively. The excess water supply treatment (100%FC treatment) led to an increase in the peroxidase activity of SBG, which amounted to $3.99 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ at 30 days of stress. Rehydration was effective in reducing physiological damage caused by water stress. During rehydration and harvest, chlorophyll in SBG from the stress treatments (100%FC, 60%FC, and 40%FC treatments) was restored in excess, and the total chlorophyll content elevated by 5.5%, 9.1%, and 18.2%, respectively, compared with that of the control treatment at 5 days of rehydration. The proline content of the stressed treatments decreased to around $52.2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ with the control treatment. Physiological damage caused by heavy water deficit could not be recovered by rehydration, and soluble sugar content reached $28.6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, malondialdehyde $9.2 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, superoxide dismutase activity $919.9 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, and peroxidase activity $2.0 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ in the 40%FC treatment at harvest, all of which were at higher levels among treatments. Water stress and rehydration favored the yield quality of SBG roots, and at harvest, the 60%FC treatment had the highest harvest of baicalin at 629.14 mg per plant.

Keywords: *Scutellaria baicalensis* Georgi; water stress; rehydration; physiological characteristics

黄芩(*Scutellaria baicalensis* Georgi, SBG), 别名山茶根、黄金茶, 唇形科黄芩属多年生草本植物。中药黄芩以黄芩干燥根为炮制原料, 为传统大宗中药材之一, 具有多种药用价值。现代药理学研究表明, 黄芩具有抗氧化、抗炎、抗菌、抗肿瘤、抗衰老、降血糖、保护肝脏/神经/心血管和增强免疫等作用^[1-3]。临床与药理研究对黄芩的需求量逐年上升, 导致其野生资源遭到严重破坏。为了解决黄芩药材供不应求的问题, 黄芩供给逐渐从野生采集转向人工栽培, 形成了山西、山东、陕西、甘肃四大人工栽培黄芩产区^[4]。山西产区的黄芩药材产量大、质量优, 年供给量已超全国的50%^[5]。

山西产区地处黄土高原东翼、华北平原以西, 气候干燥, 降雨时空分布不均, 农业生产受季节性集中降雨与区域性干旱影响较为明显^[6-7]。目前, 山西产区人工栽培黄芩一般始于4月或5月, 6月初黄芩进入展叶期, 7月中旬进入花果期。6—7月间, 山西降雨量随机性较大, 旱涝灾害频率较高, 栽培黄芩在展叶期内容易遭受水分胁迫影响, 导致黄芩植株生长发育缓慢, 甚至出现植株生理失衡、枯萎死亡的现象。8—9月间, 山西降雨量充沛且稳定, 黄芩生长有所恢复, 但仍然限制着黄芩栽培生产的规模与质量。因此, 明确水分胁迫及复水下黄芩的生理特性、实施合理的水分调控, 是黄芩优质

高产栽培发展亟需解决的问题。

有关黄芩在水分胁迫下的生理特性目前已有部分研究, 如刘金花等^[8]通过研究水分胁迫下黄芩生理生化特性发现, 随着水分胁迫的加剧, 黄芩根中的黄芩苷含量不断上升, 黄芩叶绿素含量不断降低, 脯氨酸和可溶性糖含量不断升高。程林^[9]对水分胁迫下黄芩生理响应研究发现, 随着胁迫时间延长黄芩中丙二醛开始大量积累, 黄芩细胞膜受损, 抗氧化酶活性增强, 渗透调节物含量增加, 在重度胁迫下黄芩丙二醛含量持续升高, 但抗氧化酶活性明显受到抑制。这些研究主要集中在水分胁迫下的黄芩生理响应, 有关胁迫后复水处理下黄芩的生理特性研究却鲜有报道。复水处理是药用植物栽培生产中的重要水分调节措施, 植物在遭受水分胁迫后, 通过复水可以有效恢复生理平衡。谢丰璞等^[10]对干旱后复水的药用大黄研究发现, 复水能增强药用大黄的抗旱性及生理恢复能力。Chen等^[11]研究干旱及复水下沙棘和狗尾草的生理响应发现, 干旱后复水能促进沙棘和狗尾草的生理恢复, 但严重的胁迫会导致生理功能发生不可逆损伤。目前有关水分胁迫后复水对黄芩生理影响的研究不足, 难以为黄芩栽培生产中的水分调控提供有效参考。

综上, 对黄芩开展水分胁迫及复水试验, 有利于明确黄芩对水分胁迫及复水的生理响应特征, 对

黄芩水分调控及优质高产栽培具有重要指导意义。本研究以正品黄芩为对象,通过研究不同水分胁迫下及复水后黄芩的光合色素含量、细胞膜透性、渗透物质量、抗氧化酶活性、黄芩苷收获量等指标,探究黄芩在水分胁迫及复水下的生理特性,旨在阐明黄芩应对水分胁迫的生理机制,为黄芩水分调控及优质高产栽培提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

盆栽试验于 2022 年 4 月在山西农业大学东阳试验示范基地(112°67'E,37°55'N)旱作农业节水大棚内开展。试验所用正品黄芩种苗购置于山西省陵川县,为 2021 年春季所育,苗龄 12 个月,平均根长 18.4 cm,平均根粗 5.07 mm,平均鲜质量 $1.34 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ 。

黄芩盆栽于 2022 年 5 月 1 日完成填装与布设。黄芩种苗均匀定植在口径 32.5 cm、深度 31 cm 的聚乙烯塑料桶内,每桶 4 株。盆装土土壤质地为砂壤土,取自节水大棚内耕层土壤,容重 $1.43 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,田间持水量(FC)为 20.6%,土壤全氮含量 $0.99 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,pH 值 8.04,有效磷含量 $5.67 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾含量 $192.41 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,有机质含量 $16.93 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。塑料桶底部布设石子作为储水层,约 1.5 cm 厚,纱网隔开。紧挨桶内壁一侧放置一支 PVC 管(口径 20 mm,长 42 cm)用以灌水。待土壤装填完毕后通过田间持水率计算盆内湿土的土壤含水率占 FC 的比例(%),根据土壤含水率差值统一调整至 $80\% \pm 5\% \text{FC}$,直至胁迫开始。试验盆栽放置在移动式节水大棚下,无降雨时大棚开放,雨天遮蔽雨水。

1.2 试验设计

水分胁迫及复水试验于 2022 年 6 月 14 日(黄芩展叶期)开始控水,基于 GB/T 32136-2015^[12] 中农业干旱等级的划分标准与多数作物适宜生长的土壤水分状况^[13],以田间持水量 $100\% \pm 5\%$ 、 $80\% \pm 5\%$ 、 $60\% \pm 5\%$ 、 $40\% \pm 5\%$ 设 4 个水分胁迫及复水处理,分别代表过量水分供给、适度水分供给、轻度水分亏缺、重度水分亏缺(分别记作 100%FC、80%FC、60%FC、40%FC),以适度水分供给为对照处理。水分胁迫开始前(6 月 12 日)控制各处理灌水量,待各处理达到相应水分梯度后(6 月 14 日)开始水分胁迫。水分胁迫 30 d 后进行复水,所有处理保持 $80\% \pm 5\% \text{FC}$ 的土壤水分状况直至 2022 年 10 月 13 日收获。试验期间每日称重灌水调整,调整各处理土壤水分状况为对应水分梯度。处理后的黄芩分别在胁迫 10、20、30 d、复水 5、15、30 d,以及收获时进行

取样测定,共 7 次,每次各处理取样 5 盆,全生育期共取样 140 盆。取样时,将黄芩植株完整取出,包液氮后储存在 -80°C 冰箱,用于测定生理指标。

1.3 测定项目

光合色素测定采用丙酮-乙醇提取法^[14]、细胞膜透性测定采用电导率法^[15]、丙二醛含量测定采用巴比妥酸法^[16]、超氧化物酶活性测定采用氮蓝四唑还原法^[16]、过氧化物酶活性测定采用愈创木酚法^[16-17],以上测定指标均为 3 次生物学重复。

过氧化氢酶、谷胱甘肽还原酶活性及可溶性糖、脯氨酸含量使用生物生化试剂盒,参照 Solarbio 公司测定说明,均为 3 次生物学重复。

黄芩苷测定方法及条件参考陈雨森等^[18]方法,3 次生物学重复。黄芩苷收获量($\text{mg} \cdot \text{株}^{-1}$) = 黄芩苷含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) × 单株产量(g)。

1.4 数据处理分析

利用 Microsoft Excel 2019 进行数据整理;利用 IBM SPSS Statistics 27 进行方差分析(Duncan 法);采用 Origin 2021 绘图,图中所示数据均为带标准差的平均值。

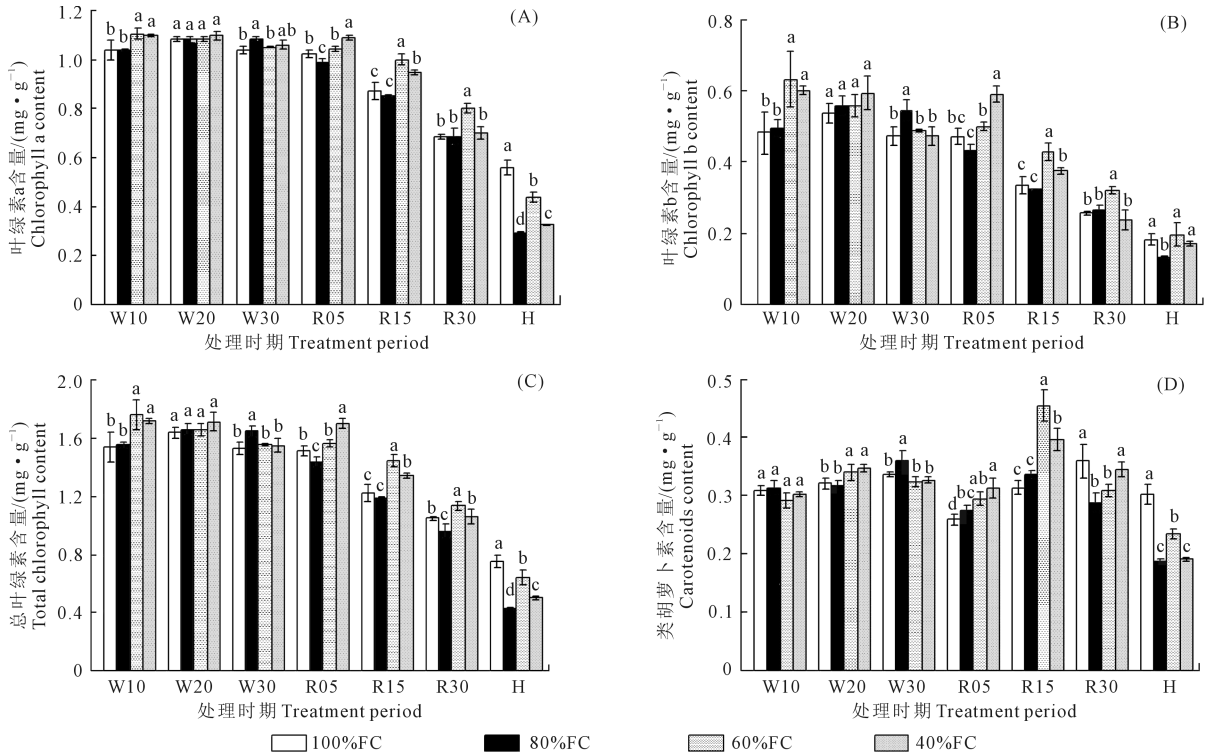
2 结果与分析

2.1 水分胁迫及复水对黄芩光合色素含量的影响

水分胁迫及复水对黄芩叶片中光合色素含量的影响如图 1 所示。从图 1A 可见,在水分胁迫初期(W10),水分亏缺促进了叶绿素 a(Chla)含量提升,60%FC 和 40%FC 处理下黄芩 Chla 含量保持较高水平,随着胁迫时间的增长,水分胁迫会抑制 Chla 合成,胁迫 30 d 时,100%FC、60%FC、40%FC 处理中 Chla 含量均低于 80%FC 处理。胁迫处理下(100%FC、60%FC、40%FC 处理)的黄芩在复水后 Chla 合成速率较快,复水后 100%FC、60%FC 和 40%FC 处理中 Chla 含量均高于 80%FC 处理,并持续至收获。从图 1B 可见,水分胁迫对叶绿素 b(Chlb)含量的影响与 Chla 含量较为相似,Chlb 含量的总体变化幅度较大,同时期各处理差异更大。在收获时 Chlb 含量的变化趋势与 Chla 含量变化有所不同,100%FC、60%FC 和 40%FC 处理的 Chlb 含量均显著高于对照,且处于同一水平。从图 1C 可见,黄芩中总叶绿素(Tchl)含量主要取决于 Chla 含量变化,Tchl 含量在全生育期变化趋势与 Chla 含量变化趋势基本一致。图 1D 为水分胁迫下黄芩中类胡萝卜素(Car)含量变化。胁迫进行至 20 d 时,水分亏缺下 Car 含量提升,60%FC 和 40%FC 处理下 Car 含量显著高于 80%FC 处理。胁迫 30 d 时,100%FC、60%FC

和40%FC处理的Car含量都低于80%FC处理。复水5 d时,Car含量与水分供给量呈反向增加趋势,表现为40%FC处理>60%FC处理>80%FC处理>100%FC处理。在复水15 d时,受水分亏缺影响,60%FC

和40%FC处理Car含量较高,以40%FC处理Car含量最高($0.455 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。收获时,40%FC处理Car含量降低,并与80%FC处理为同一水平,此时100%FC处理Car含量为较高水平。



注:W10:胁迫10天;W20:胁迫20天;W30:胁迫30天;R05:复水5天;R15:复水15天;R30:复水30天;H:收获阶段。不同小写字母表示同时期内不同处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: W10: Water stress for 10 days; W20: Water stress for 20 days; W30: Water stress for 30 days; R05: Rehydration for 5 days; R15: Rehydration for 5 days; R30: Rehydration for 5 days; H: Harvesting stage. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$). The same below.

图1 水分胁迫对黄芩叶片中色素含量的影响

Fig.1 Effects of water stress on pigment content of leaves of SBG

2.2 水分胁迫及复水对黄芩细胞膜透性的影响

水分胁迫及复水对黄芩细胞膜透性的影响如图2所示。细胞电解质外渗率是评估细胞膜完整性与稳定性的重要指标,从图2A可见水分胁迫及复水对黄芩细胞电解质相对外渗率(EL)的影响。胁迫期间,重度水分亏缺下黄芩细胞膜渗透性增大导致EL提升,40%FC处理在胁迫期间EL处于较高水平。复水使受胁迫处理的黄芩EL降低,100%FC、60%FC和40%FC处理EL在复水后均有所降低,但复水后的40%FC处理EL仍为处理间较高水平,且持续整个复水至收获期。丙二醛是反映细胞膜受损程度的重要标志物,从图2B可见水分胁迫及复水对黄芩丙二醛(MDA)含量的影响。胁迫期间,水分胁迫导致黄芩细胞膜结构受损,过氧化程度加剧,100%FC、60%FC和40%FC处理在胁迫期间MDA含量较高,40%FC处理受影响最为明显,MDA

含量处于处理间较高水平。复水无法修复水分亏缺造成的过氧化损伤,复水期间,60%FC和40%FC处理MDA含量仍然处于处理间较高水平,直至收获。复水可使过量水分供给下的黄芩细胞膜结构恢复,100%FC处理在复水后MDA含量始终处于处理间较低水平。

2.3 水分胁迫及复水对黄芩渗透调节物质的影响

水分胁迫及复水对黄芩渗透调节物质的影响如图3所示。脯氨酸、可溶性糖等渗透物质在调节植物细胞渗透平衡中十分重要。从图3A可见水分胁迫及复水对黄芩脯氨酸(Pro)含量的影响。胁迫期间,Pro含量随着FC降低而升高,表现为40%FC处理>60%FC处理>80%FC处理>100%FC处理,胁迫30 d时,40%FC处理Pro含量达生育期高点,为 $110.12 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。复水后,各处理Pro含量均有所下降,复水30 d时,受水分亏缺影响,60%FC和40%

FC 处理 Pro 含量有所上升,在收获时各处理 Pro 含量在同一水平内无显著性差异。从图 3B 可见水分胁迫及复水对黄芩可溶性糖(SS)含量的影响。胁迫期间,水分亏缺促进了 SS 含量提升,40%FC 处理中 SS 含量在水分胁迫期间始终处于较高水平,在胁迫 20~30 d 时,60%FC 处理同样表现为较高的 SS 含量。复水能在短时间内降低受水分亏缺影响的黄芩中 SS 含量,60%FC 和 40%FC 处理在复水 5 d 时,SS 含量有所降低,显著低于 80%FC 处理。受严重水分亏缺影响,40%FC 处理在复水 15 d 至收获时的 SS 含量均保持在较高水平。

2.4 水分胁迫及复水对黄芩抗氧化酶活性的影响

水分胁迫及复水对黄芩抗氧化酶活性的影响如图 4 所示。水分胁迫对黄芩中超氧化物歧化酶活性(SOD)的影响如图 4A 所示,SOD 活性能在一定程度反映水分胁迫下黄芩抗氧化酶系统清除过氧化物与超氧根离子的能力。可以看出,各处理 SOD 活性在胁迫 30 d 时与收获阶段整体较高。长时间的水分胁迫会导致 SOD 活性上升,在胁迫 30 d 时,

各处理 SOD 活性表现为 40%FC 处理>60%FC 处理>100%FC 处理>80%FC 处理。复水能在短时间内有效降低 SOD 活性,但水分胁迫仍然促进了复水后黄芩中 SOD 活性提升。复水 5 d 时,100%FC、60%FC 和 40%FC 处理 SOD 活性均有所下降,此时 80%FC 处理 SOD 活性为处理间较高水平,复水 30 d 时,各处理 SOD 活性表现为 40%FC 处理>60%FC 处理>100%FC 处理>80%FC 处理。水分胁迫对黄芩中过氧化物酶(POD)活性的影响如图 4B 所示,POD 活性反映了水分胁迫下黄芩清除体内一氧化氮、过氧化氢、超氧根离子及其他有毒物质的能力。胁迫期间各处理 POD 活性整体呈持续上升趋势。胁迫 10 d 时,POD 活性与胁迫程度呈相反趋势变化,此时 100%FC 处理为处理间较低水平。长时间的水分胁迫导致黄芩 POD 活性上升,胁迫 30 d 时,100%FC 和 40%FC 处理 POD 活性均显著高于 80%FC 处理,分别为 3.99、4.01 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 。复水可显著降低 POD 活性,复水 5 d 时,各处理 POD 活性较胁迫 30 d 时明显下降。重度水分亏缺促进了黄芩 POD 活

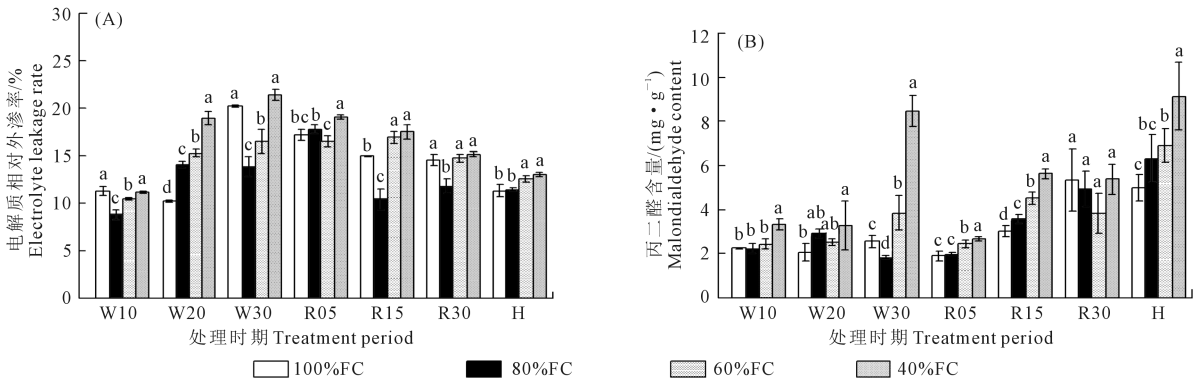


图 2 水分胁迫及复水对黄芩细胞膜透性的影响

Fig.2 Effects of water stress on membrane permeability of SBG

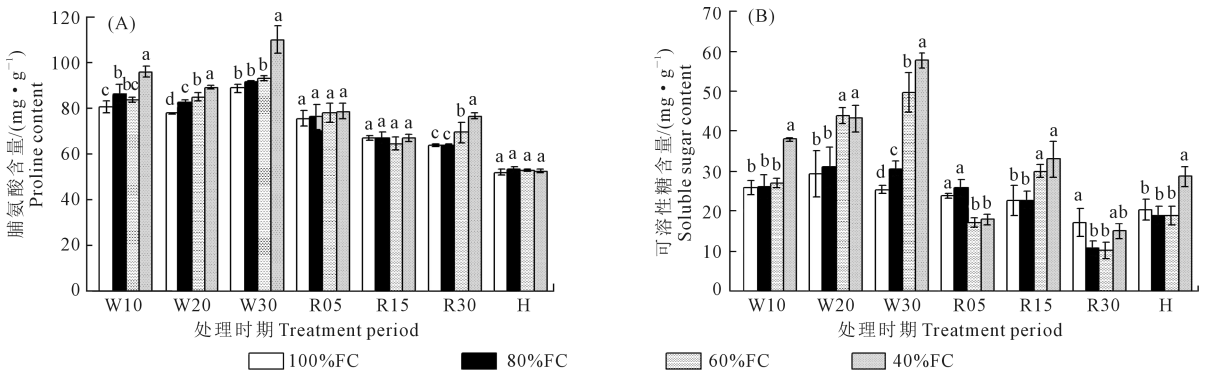


图 3 水分胁迫及复水对黄芩渗透调节物质的影响

Fig.3 Effects of water stress on osmolytes of SBG

性提升,在复水 15 d 至收获时,40%FC 处理 POD 活性持续上升,始终为处理间较高水平,100%FC、80%FC 和 60%FC 处理在收获时 POD 活性有所上升,但仍显著低于 40%FC 处理。水分胁迫对黄芩中过氧化氢酶(CAT)活性的影响如图 4C 所示,CAT 活性反映了黄芩清除体内过氧化氢的能力。过量水分供给对黄芩中 CAT 活性的促进作用较强,胁迫 10~20 d 时,40%FC 和 60%FC 处理 CAT 活性有所上升,但仍低于 100%FC 处理。胁迫 30 d 时,除 100%FC 处理,其他三个处理 CAT 活性均有上升,此时 60%FC 处理 CAT 活性较强 ($960.85 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)。复水 5 d 时,100%FC 处理 CAT 活性上升,复水 15 d 时,四个处理 CAT 活性均有上升,此时 80%FC 处理 CAT 活性较强 ($1116.93 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)。水分胁迫对黄芩中谷胱甘肽还原酶 (GR) 活性的影响如图 4D 所示,GR 活性反映了黄芩中谷胱甘肽-抗坏血酸循环在应对水分胁迫中的表现。水分胁迫对 GR 的促进作用较强,胁迫期间,各处理黄芩 GR 活性均不断提升,60%FC 和 40%FC 处理

GR 活性上升较快,胁迫 30 d 时,40%FC 处理为组间较高水平。复水抑制了 GR 活性,但水分胁迫造成的 GR 活性差异仍然存在,复水 5~15 d 时,100%FC、60%FC 和 40%FC 处理 GR 活性均大于 80%FC 处理。长期复水后受胁迫处理的黄芩 GR 活性不断降低,复水 30 d 时,各处理 GR 活性降至同一水平,收获时,GR 活性以 80%FC 处理最高,100%FC、60%FC、40%FC 处理均呈降低趋势。

2.5 水分胁迫及复水对黄芩中黄芩苷收获量的影响

水分胁迫及复水对黄芩中黄芩苷收获量的影响如图 5 所示。黄芩苷是决定黄芩质量的关键活性成分,其含量能反映其质量水平,黄芩苷收获量是收获期单株黄芩根部所含黄芩苷量,可以同时反映黄芩产量质量特征。60%FC 处理呈现出较高的黄芩苷收获量,略高于 80%FC、100%FC 处理,达 $629.14 \text{ mg} \cdot \text{株}^{-1}$ 。40%FC 处理黄芩苷收获量显著低于 60%FC 处理,为处理间较低水平。各处理黄芩苷收获量表现为 60%FC 处理 > 100%FC 处理 > 80%FC 处理 > 40%FC 处理。

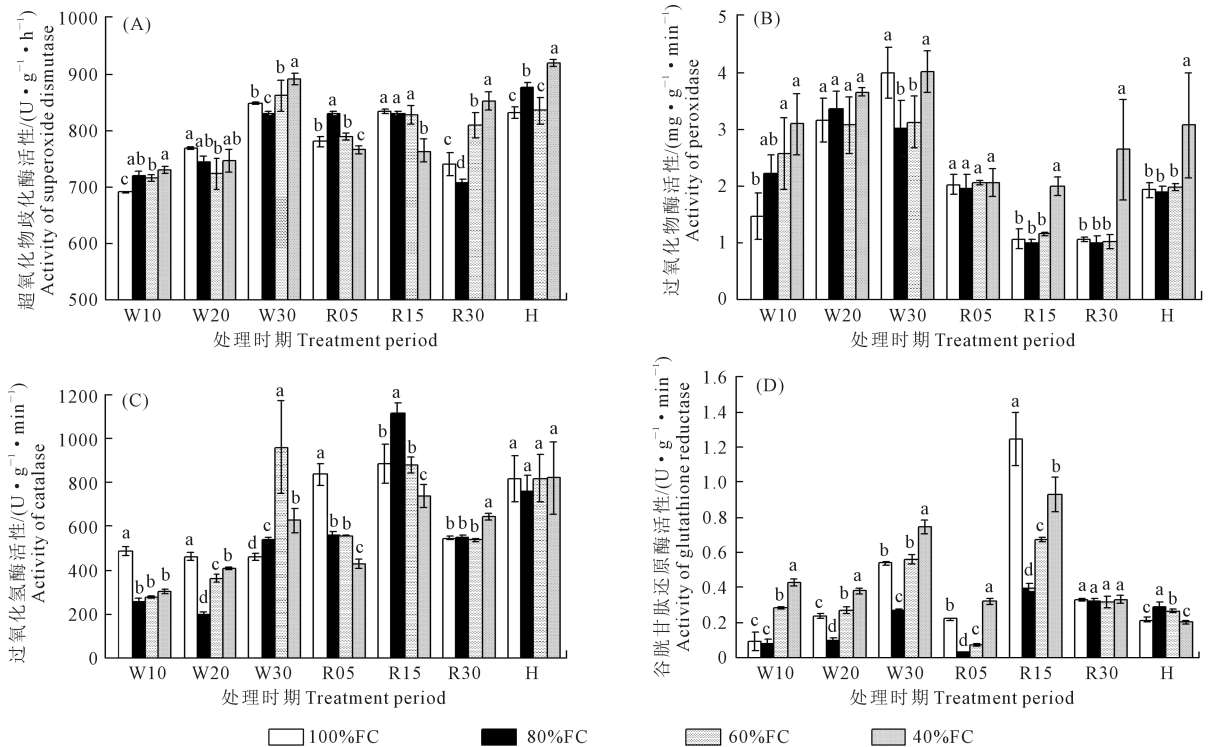


图 4 水分胁迫及复水对黄芩抗氧化酶活性的影响

Fig.4 Effects of different water stresses on activity of antioxidant of SBG

3 讨论

叶绿素是植物吸收光能与光能转化的基本单位,能够反映植物光合作用的能力和植物对水分胁迫的抵御能力,类胡萝卜素是植物中有效的自由基

猝灭剂,能够帮助植物对抗光氧化,并且参与光能传递,是植物光合作用中的“保护伞”,能间接反映植物光合系统的受损程度^[19]。在本研究中,水分亏缺处理(60%FC、40%FC 处理)后复水的黄芩叶绿素含量有所上升,这与张丽霞等^[20]研究相似,原因是

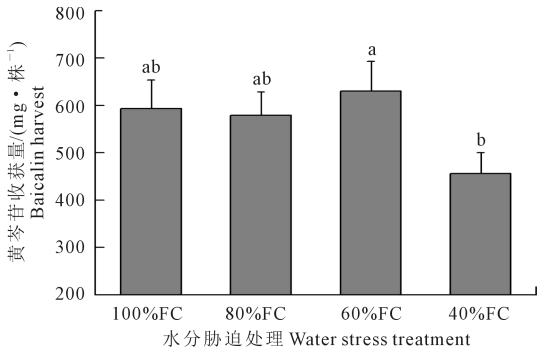


图 5 水分胁迫及复水对黄芩中黄芩苷收获量的影响

Fig.5 Effects of water stress on baicalin harvest of SBG

胁迫期水分亏缺处理使黄芩叶绿素合成受抑制,含量降低,在复水后需要通过“超量恢复”提升叶绿素含量,以更高的叶绿素含量来维持光合作用的正常进行。在胁迫中期(W20)及复水中期(R15),水分亏缺处理后复水的黄芩中类胡萝卜素含量较高,其原因可能是在胁迫中期较低的供水损伤了光合系统,黄芩植株通过提高类胡萝卜素含量来降低光氧化伤害,达到保护光合的目的,复水阶段类胡萝卜素含量提升可能是重度水分亏缺处理后使黄芩的生育期有所提前,此时类胡萝卜素发挥的主要作用可能更偏向于清除植株内氧化损伤,延缓植株组织衰老。

在水分胁迫下,植物电解质相对外渗率与丙二醛含量可以反映植物细胞膜状态。Cheng等^[21]研究发现,水分胁迫下黄芩丙二醛含量提升。刘同歌等^[22]研究也指出水分胁迫下火麻电解质相对外渗率和丙二醛含量增加。本研究中,随着胁迫程度的加剧,重度水分亏缺下黄芩EL明显上升,在复水后有所降低;随着胁迫的加剧,黄芩MDA含量明显上升,且在复水收获阶段仍然保持较高水平。这些现象与上述研究基本一致,说明重度水分亏缺胁迫对黄芩细胞膜损伤较为严重,黄芩需要通过调节膜透性、改变渗透压等方式来修复细胞膜脂过氧化的损伤,以维持正常生理状态与功能。在遭受水分胁迫后,植物细胞受到损伤,胞内溶质失衡,植物会通过脯氨酸和可溶性糖等渗透物质来平衡细胞内渗透压,保证细胞的基础生理代谢功能。Yu等^[23]发现水分胁迫下鸢尾会通过增加脯氨酸与可溶性物质使细胞渗透压增强,降低胞内水分流失,但随着胁迫的加剧,鸢尾生理功能受到严重破坏,可溶性糖含量有所降低。Li等^[24]研究显示,苦楮在经历长时间水分胁迫后脯氨酸和可溶性糖含量总体呈上升趋势。本研究中,干旱处理(60%FC、40%FC处理)

下黄芩脯氨酸、可溶性糖含量均有所提升,重度水分亏缺下黄芩渗透物质增加量较多,在复水后各处理脯氨酸含量逐渐降至同一水平,重度水分亏缺下黄芩可溶性糖含量仍较高,这与上述研究结果基本一致。黄芩遭受水分胁迫时,脯氨酸既能发挥渗透物质的作用来维持细胞膨压,还能与抗氧化酶协同作用来清除活性氧(ROS),可溶性糖主要发挥渗透平衡作用。因此,在复水后黄芩体内ROS逐渐被清除,脯氨酸含量随之降低,但细胞膜脂过氧化伤害是永久性的,可溶性糖含量仍需保持较高水平来维持细胞内渗透势。

抗氧化酶系统是植物对抗逆境损伤的重要保护系统之一,在遭受水分胁迫时,植物细胞内会积累大量ROS并产生毒害作用。为了维持ROS稳态,植物通过改变抗氧化酶活性,增强对ROS的清除以修复其带来的生理损伤。Zhang等^[25]研究发现,白术在水分胁迫早期SOD、POD、CAT、GR活性提高,当胁迫进入中后期,抗氧化酶活性有所下降,这与本研究中水分胁迫下黄芩SOD、POD、CAT、GR活性变化基本一致。本研究中,过量水分供给下黄芩CAT活性较强,且持续至复水中期,收获时CAT活性与其他处理降为同一水平,CAT在过量水分供给下发挥主要作用,这与王新英等^[26]研究中胡杨在过量水分供给初期,CAT对积累的ROS发挥主要作用的结果一致。SOD、POD则在重度水分亏缺胁迫处理下表现出较高的活性,这同样说明SOD、POD可能是黄芩应对干旱清除ROS的主要抗氧化酶。

在植物遭受逆境胁迫后会大量分泌次生代谢产物,黄芩苷是黄芩次生代谢产物中的重要组成,同时也是国家药典规定的黄芩指标活性成分,在黄芩的质量评价中尤为重要。活性成分收获量是评价黄芩产量质量的综合指标,能够更为准确、直观地反映黄芩在经历水分胁迫后复水收获过程中的产量和质量的变化规律。研究表明^[9,27-29],在水分胁迫下,黄芩根部黄芩苷含量会显著提升,以应对胁迫带来的生理损伤。在本研究中,轻度水分亏缺下黄芩苷收获量较高,重度水分亏缺下黄芩苷收获量呈较低水平,这与程林^[9]的研究基本一致,即轻度水分亏缺有利于黄芩苷提升,重度水分亏缺会导致黄芩苷下降。因此,轻度水分亏缺以较低的供水量实现了黄芩产量和质量同步提升。

4 结 论

1)水分胁迫导致黄芩生理发生变化。水分胁迫期间,受胁迫处理的黄芩光合色素合成受抑制,

Chl 含量、Car 含量降低;细胞内电解质失衡,EL 逐渐上升;重度水分亏缺还会导致细胞内渗透物质增加,Pro、SS 含量提升,胁迫 30 d 时可达 110.12、57.84 mg · g⁻¹;受胁迫处理的黄芩抗氧化酶系统激活,超氧化物歧化酶、谷胱甘肽还原酶活性均有所上升,其中重度水分亏缺下黄芩 SOD、POD、GR 活性表现为较高水平,分别达 891.12 U · g⁻¹ · h⁻¹、4.01 mg · g⁻¹ · min⁻¹、0.744 U · g⁻¹ · min⁻¹。

2) 复水能有效降低水分胁迫带来的生理损伤。复水及收获过程中,受胁迫处理的黄芩光合色素含量有所提升,EL 逐渐降低,Pro 含量逐渐一致,细胞生理功能逐渐恢复正常,但重度水分亏缺造成的部分生理损伤无法恢复,40%FC 处理中 MDA 含量、SS 含量、SOD 活性、POD 活性在收获时高于对照。

3) 水分胁迫及复水有利于提高黄芩产量和质量。收获时,在轻度水分亏缺下的黄芩昔收获量较高,达 629.14 mg · 株⁻¹。因此,轻度水分亏缺的处理方式可作为黄芩栽培中水分调控措施,为黄芩生产水分管理提供科学参考。

参考文献:

- [1] WEN Y Q, WANG Y Z, ZHAO C X, et al. The pharmacological efficacy of baicalin in inflammatory diseases[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(11): 9317.
- [2] BAO M L, MA Y F, LIANG M, et al. Research progress on pharmacological effects and new dosage forms of baicalin[J]. Veterinary Medicine and Science, 2022, 8(6): 2773-2784.
- [3] CHLEDZIK S, STRAWA J, MATUSZEK K, et al. Pharmacological effects of scutellarin, an active component of genus *scutellaria* and *erigeron*; a systematic review[J]. The American Journal of Chinese Medicine, 2018, 46(2): 319-337.
- [4] 王晓英,张胜珍,段英姿,等.黄芩中国主产区栽培技术差异性调查分析[J].林业与生态科学,2024,39(1):34-40.
WANG X Y, ZHANG S Z, DUAN Y Z, et al. Investigation and analysis on difference of cultivation technique situation of *Scutellaria baicalensis* in the main production areas of China[J]. Forestry and Ecological Sciences, 2024, 39(1): 34-40.
- [5] 王斌.干旱、H₂O₂及Na₂S₂O₄对黄芩悬浮细胞代谢的影响[D].哈尔滨:黑龙江中医药大学,2020.
WANG B. The effects of drought, H₂O₂ and Na₂S₂O₄ stress on cell metabolism in *Scutellaria baicalensis* georgi suspension cells[D]. Harbin: Heilongjiang University of Chinese Medicine, 2020.
- [6] 李兆奇,赵桂香,赵彩萍.山西近40年极端降水特征分析[J].海洋气象学报,2022,42(3):88-98.
LI Z Q, ZHAO G X, ZHAO C P. Analysis of extreme precipitation characteristics in Shanxi from 1979 to 2018[J]. Journal of Shandong Meteorology, 2022, 42(3): 88-98.
- [7] 周学文,李婧婧,庞雪琪,等.近50年山西降水季节变化特征分析[C]//第34届中国气象学会年会.郑州:中国气象学会,2017:9.
ZHOU X W, LI J J, PANG X Q, et al. Analysis of seasonal variation

characteristics of precipitation in Shanxi province in the past 50 years [C]//The 34th Annual Meeting of the Chinese Meteorological Society, Zhengzhou: Chinese Meteorological Society, 2017: 9.

- [8] 刘金花,张永清,李佳,等.水分胁迫对黄芩植株生理生化指标的影响[J].农业科技与技术,2010,11(6):22-25.
LIU J H, ZHANG Y Q, LI J, et al. Influence of water stress on the physiological and biochemical characteristics of *Scutellaria baicalensis* georgi[J]. Agricultural Science & Technology, 2010, 11(6): 22-25.
- [9] 程林.干旱胁迫黄芩生理生态变化及其黄芩昔生物合成的分子生态机制[D].长春:吉林农业大学,2018.
CHENG L. Physiological and ecological changes of *Scutellaria baicalensis* georgi under drought stress and molecular ecological mechanism of baicalin biosynthesis[D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2018.
- [10] 谢丰璞,王楠,高静,等.干旱及复水循环对苗期药用大黄叶片光合碳同化功能和光化学活性的影响[J].西北植物学报,2023,43(11):1872-1887.
XIE F P, WANG N, GAO J, et al. Effects of drought and re-watering cycle on photosynthetic carbon assimilation function and photochemical activity of rheum of ficinale baill. leaves at seedling stage[J]. Acta botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2023, 43(11): 1872-1887.
- [11] CHEN J L, ZHAO X Y, LI Y Q, et al. Physiological responses of *Agriophyllum squarrosum* and *Setaria viridis* to drought and re-watering[J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 18663.
- [12] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局,中国国家标准化管理委员会.农业干旱等级:GB/T 32136-2015[S].北京:中国标准出版社,2015.
General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. Grade of agricultural drought: GB/T 32136-2015 [S]. Beijing: Standards Press of China, 2015.
- [13] 王宝英,张学.农作物高产的适宜土壤水分指标研究[J].灌溉排水,1996,15(3):35-39.
WANG B Y, ZHANG X. Studies on optimum moisture index for high yield of crops[J]. Irrigation and Drainage, 1996, 15(3): 35-39.
- [14] 昌梦雨,魏晓楠,王秋悦,等.植物叶绿素含量不同提取方法的比较研究[J].中国农学通报,2016,32(27):177-180.
CHANG M Y, WEI X N, WANG Q Y, et al. A comparative study on different extraction methods for plant chlorophyll[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2016, 32(27): 177-180.
- [15] 中国科学院上海植物生理研究所,上海市植物生理学会.现代植物生理学实验指南[M].北京:科学出版社,2004.
Institute of Plant Physiology & Ecology Shanghai institutes for Biological Science, Shanghai Society of Plant Physiologists. A guide to modern plant physiology experiments[M]. Beijing: Science Press, 2004.
- [16] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.
GAO J F. Experimental guidance for plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [17] 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.
LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical

- experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [18] 陈雨森, 孙祎洋, 郭军玲, 等. 渐进性干旱胁迫下黄芩生理特性及活性成分响应[J]. 灌溉排水学报, 2024, 43(6): 52-60.
CHEN Y S, SUN Y Y, GUO J L, et al. The effect of progressive drought on physiological traits of *Scutellaria baicalensis georgi* [J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2024, 43(6): 52-60.
- [19] FELEMBAN A, BRAGUY J, ZURBRIGGEN M D, et al. Apocarotenoids involved in plant development and stress response[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1168.
- [20] 张丽霞, 郭晓彦, 史鹏飞, 等. 旺长期水分胁迫对红麻叶片中叶绿素和胡萝卜素含量的影响[J]. 中国麻业科学, 2021, 43(2): 80-87.
ZHANG L X, GUO X Y, SHI P F, et al. Effect of water stress on the chlorophyll content and carotenoid content of kenaf leaves during vigorous growing stage[J]. Plant Fiber Sciences in China, 2021, 43(2): 80-87.
- [21] CHENG L, HAN M, YANG L M, et al. Changes in the physiological characteristics and baicalin biosynthesis metabolism of *Scutellaria baicalensis georgi* under drought stress[J]. Industrial Crops and Products, 2018, 122: 473-482.
- [22] 刘同歌, 苑海鹏, 叶云舒, 等. 干旱胁迫和复水对火麻生理及次生代谢产物含量的影响[J]. 节水灌溉, 2023, (12): 41-50.
LIU T G, YUAN H P, YE Y S, et al. Effects of drought stress and rewating on physiology and contents of secondary metabolites of *canabis sativa L*[J]. Water Saving Irrigation, 2023, (12): 41-50.
- [23] YU X F, LIU Y J, CAO P P, et al. Morphological structure and physiological and biochemical responses to drought stress of *Iris japonica*[J]. Plants, 2023, 12(21): 3729.
- [24] LI C N, CHEN S X, WANG Y. Physiological and proteomic changes of *Castanopsis fissa* in response to drought stress[J]. Scientific Re-
- ports, 2023, 13(1): 12567.
- [25] ZHANG A, LIU M X, GU W, et al. Effect of drought on photosynthesis, total antioxidant capacity, bioactive component accumulation, and the transcriptome of *Atractylodes lancea*[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 293.
- [26] 王新英, 史军辉, 刘茂秀, 等. 洪水漫溢对塔里木河中游天然胡杨树叶渗透调节物质及抗氧化酶活性的影响[J]. 干旱区研究, 2020, 37(6): 1544-1551.
WANG X Y, SHI J H, LIU M X, et al. Effects of flood overtopping on leaf osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activities of natural populus *euphratica* forest in the middle reaches of the Tarim river[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(6): 1544-1551.
- [27] 邵玺文. 黄芩高产栽培及质量调控生理生态机制研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2008.
SHAO X W. Eco-physiological mechanism of high yield cultivation and quality control of *Scutellaria baicalensis* [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2008.
- [28] 秦双双, 陈顺钦, 黄璐琦, 等. 水分胁迫对黄芩内源激素与有效成分相关性的影响[J]. 中国实验方剂学杂志, 2010, 16(7): 99-101.
QIN S S, CHEN S Q, HUANG L Q, et al. Effect of water stress on the correlation between endogenous hormones and active ingredients in *Scutellaria baicalensis*[J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae, 2010, 16(7): 99-101.
- [29] 张永刚, 韩梅, 姜雪, 等. 黄芩对于干旱复水的生理生态响应[J]. 中国中药杂志, 2013, 38(22): 3845-3850.
ZHANG Y G, HAN M, JIANG X, et al. Physiological ecology responses of *Scutellaria baicalensis* to drought and rewating[J]. China journal of Chinese Materia Medica, 2013, 38(22): 3845-3850.

(上接第 26 页)

- [24] LYU W S, XIAO F L, ZHANG S W, et al. Effects of sowing and fertilizing methods on yield and fertilizer use efficiency in red-soil dryland rapeseed (*Brassica napus L.*) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(11): 1790-1800.
- [25] 张志刚, 李斌, 史开奇, 等. 伊犁地区 5 个引种白蜡对干旱胁迫的响应[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(2): 9-16.
ZHANG Z G, LI B, SHI K Q, et al. Response of five introduced *Fraxinus chinensis* species to drought stress in Yili area[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2022, 40(2): 9-16.
- [26] HUO Q, YANG H, CHEN Z Y, et al. Candidate genes screening for plant height and the first branch height based on QTL mapping and genome-wide association study in rapeseed (*Brassica napus L.*) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(2): 214-227.
- [27] 李敏, 叶舒娅, 刘枫, 等. 硅钙镁磷钾肥用量对油菜产量及磷钾吸收利用的影响[J]. 中国农学通报, 2015, 31(30): 114-118.
LI M, YE S Y, LIU F, et al. Effects of silicon, calcium, magnesium, phosphorus and potassium fertilizer rates on rape yield and utilization of phosphorus and potassium[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(30): 114-118.
- [28] KUAI J, ZUO Q S, CHEN A W, et al. Effects of different cultivation modes on canola yield and lodging related indices [J]. Acta Agronomica Sinica, 2017, 43(6): 875-884.
- [29] ZHANG J, GAO W B, YAN L, et al. Identification and evaluation of salt-alkali tolerance and screening of salt-alkali tolerant germplasm of oat (*Avena sativa L.*) [J]. Acta Agronomica Sinica, 2023, 49(6): 1551-1561.
- [30] 李小勇, 周敏, 王涛, 等. 种植密度对油菜机械收获关键性状的影响[J]. 作物学报, 2018, 44(2): 278-287.
LI X Y, ZHOU M, WANG T, et al. Effects of planting density on the mechanical harvesting characteristics of semi-winter rapeseed [J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(2): 278-287.
- [31] 韩永亮, 李世云, 路正营, 等. 62 份陆地棉种质资源苗期抗旱性综合评价及耐旱种质筛选[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 28-38.
HAN Y L, LI S Y, LU Z Y, et al. Comprehensive identification and selection of drought resistance of 62 cotton varieties (lines) at cotton seedling stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(6): 28-38.