

施用外源物质对园艺作物 抗逆性影响研究进展

谷端银¹, 王秀峰^{1,2,3}, 杨凤娟^{1,2}, 魏珉^{1,2}, 史庆华^{1,2}

(1. 山东农业大学 园艺科学与工程学院, 山东 泰安 271018; 2. 作物生物学国家重点实验室, 山东 泰安 271018;
3. 农业部黄淮海设施农业工程科学观测实验站, 山东 泰安 271018)

摘要:外源物质即通过外部施用某些物质而能对植物体发生作用,在一定时期使用可以提高作物的抗盐、抗旱、抗寒性等抗逆特性。现综述了近年来在园艺作物抗逆性方面所采用的主要外源物质种类、作用、使用方法及效果等方面的研究进展,并对外源物质未来在园艺作物抗逆性研究和应用进行了展望。

关键词:外源类物质;园艺作物;抗逆性;研究进展

中图分类号:S 603.4 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)03-0195-04

随着气候的不断变化,园艺作物在生长发育过程中越来越受到环境温度、光强、水分、盐害等逆境胁迫的影响。近年来的研究表明,植物通过形态结构适应、生理适应、交叉适应机制来适应逆境^[1],以求生存。通过应用外源物质,可有效缓解或减轻植物逆境伤害,近年来通过施用各种外源物质提高作物抗逆性已成为植物抗逆研究中的热点。

在实际园艺作物生产中,通过合理选择一些外源物质对栽培作物进行浸种、叶面喷施、根际施用等,使其参与渗透调节,调节植物体生理生化代谢过程,可有效缓解或减轻逆境对园艺作物造成的胁迫,提高植株耐性,促进产量及品质形成。

该文综述了近年来在园艺作物抗逆性方面所采用的主要外源物质种类、作用、使用方法及效果等方面的研究进展,并对研究方向进行了展望,以期对外源物质在园艺作物抗逆栽培中的科学合理应用起到促进作用。

1 提高园艺作物抗逆性的主要外源物质种类及其作用

现已报道的可提高植物抗逆性的外源物质主要有

第一作者简介:谷端银(1979-),女,博士研究生,农艺师,研究方向为设施蔬菜与无土栽培。E-mail:guduanyin@163.com.

责任作者:王秀峰(1957-),男,博士,教授,研究方向为设施蔬菜与无土栽培。E-mail:xfwang@sda.edu.cn.

基金项目:国家现代农业产业技术体系大宗蔬菜专项建设资助项目(CARS-25)。

收稿日期:2015-09-24

植物生长调节类物质、渗透调节(相容性)物质和非酶促抗氧化物质等三大类。

1.1 植物生长调节类物质

植物激素(plant hormones 或 phytohormones)是指在植物体内合成的,可以移动的,对生长发育产生显著作用的微量(1 $\mu\text{mol/L}$ 以下)有机物质,主要包括生长素类、赤霉素类、细胞分裂素类、脱落酸类、乙烯和油菜素甾醇类。此外,多胺类、茉莉酸类、水杨酸类、多肽类和独脚金内酯等天然生理活性物质,也被列为植物激素类物质^[1-2],这些物质都对植物的生长发育发挥着多方面的调节作用。

由于植物内源的激素含量非常低,很难以大量提取以用于生产,人们采用化学方法合成多种结构类似于激素、且有激素功能的植物生长调节剂,主要种类有 GA、NAA、IBA、BR、6-BA、CCC、PP₃₃₃ 等。外源施入这些物质,可以调节植物调控植物体内的各种代谢过程,以适应外界环境的变化。

1.2 渗透调节(相容性)物质

渗透调节物质(也称作相容性物质)是指在逆境胁迫下,植物为维持较高的渗透压,通过在细胞质中积累的多种无机盐离子以及一些小分子有机物,诸如脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等。这些物质多是小分子物质,并易溶于水,生理 pH 范围内不携带净电荷,不易透过细胞膜,对膜结构变化作用最小,在逆境条件下生成迅速以发挥抗逆作用等^[3]。

通过外源施入这些相容性物质,可在不干扰细胞内正常的生化反应的同时提高作物的抗逆性能。逆境下细胞内常常累积无机离子来降低渗透势,因高浓度的无

机离子易引起细胞代谢紊乱,所以无机离子作为外源施用的研究和应用相对较少。

1.3 非酶促抗氧化物质

在园艺作物体内,非酶促抗氧化剂主要包括抗坏血酸、谷胱甘肽、褪黑素等。此类物质通过外源施用提高作物抗逆性的研究也越来越多,但因成本和推广等因素生产应用相对较少。

2 外源物质提高园艺作物抗逆性的研究和应用现状

2.1 外源生长调节物质

2.1.1 脱落酸(ABA) ABA是一种以异戊二烯为基本单位的倍半萜酸,可通过直接和间接2条途径合成,以游离ABA和结合ABA2种形式存在。ABA被称为“胁迫激素”,在各种逆境下,脱落酸会显著提高。叶片干旱时,ABA迅速增加,引起气孔关闭,减少水分散失,抗旱能力增强^[3]。外源ABA可代替低温锻炼,提高植物的抗寒性^[4-5]。ABA处理能促进硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗生长,并提高抗氧化酶活力^[6]。

2.1.2 茉莉酸甲酯(JA) 茉莉酸类化合物是存在于所有高等植物体内的内源生长调节物质,可调节植物生长发育^[7]、诱导块茎形成、促进叶片衰老、抑制花粉粒萌发、提高抗病性以及促进气孔关闭^[8-9]等。

2.1.3 油菜素内酯(BR) BR对提高园艺作物抗逆性方面也有着显著的作用^[10]。BR与CaCl₂复配处理使黄瓜幼苗的盐害指数显著降低^[11]。BR可以有效减缓干旱胁迫后的花椰菜幼苗叶片可溶性蛋白质含量下降趋势^[12]。0.01 mg/L的油菜素内酯能显著降低200 mmol/L NaCl胁迫条件下黄瓜幼苗的盐害指数和死苗率^[13]。

2.1.4 5-氨基乙酰丙酸(ALA) ALA是所有卟啉化合物(如叶绿素、细胞色素等)共同的生物合成中间体^[14]。作为一种新型的植物生长调节物质,研究证实可以提高作物产量并改善品质,提高植物的抗逆性^[15-16]。

2.1.5 多胺(PAs) 高等植物体内的PAs包括腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm),被认为在生物体内信号传递过程中起“第二信使”的作用。多胺是具有强烈生理活性的低分子量脂肪族含氮碱,其带电荷的氨基和亚氨基通过非共价键形式与核酸、蛋白质及带电荷的脂类等相互作用,调节生理活性和功能,控制代谢影响植物的生长发育、形态建成等。多胺调节逆境胁迫下植物活性氧(ROS)作为抗氧化剂直接清除活性氧,同时也可以调节植物体内抗氧化酶活性物质间接清除活性氧^[17-18]。

2.2 外源有机物质

2.2.1 氨基酸 氨基酸是蛋白质的基本组成部分,通过补充植物必需的氨基酸,增强植物的代谢功能,提高光

合作用,可刺激和调节植物快速生长,促使植物生长健壮并促进对营养物质的吸收。脯氨酸(proline)作为渗透调节物质可调节细胞质中的渗透压,对逆境胁迫下的细胞起防御作用。颜志明等^[19]研究发现外源脯氨酸提高了盐胁迫和正常营养液培养下非酶促抗氧化物质抗坏血酸和谷胱甘肽的含量,增强了抗氧化酶活性清除活性氧,保护膜完整性,缓解盐胁迫伤害。

2.2.2 甜菜碱 甜菜碱是某些植物的主要渗透调节物质,其中甘氨酸甜菜碱、丙氨酸甜菜碱、脯氨酸甜菜碱比较重要。植株体内的甜菜碱醛脱氢酶活性逆境下升高,甜菜碱在细胞质中积累,植物对逆境胁迫的适应性增强^[2]。

2.2.3 维生素 维生素虽然在植物体内含量少,却影响着物质代谢过程及植物的生长发育,这是因为它们是植物体内重要的酶促反应的辅酶或辅酶的组成成分。通过浸种、拌种和叶面喷施等方式使用维生素,可促进种子萌发和作物生长发育,调节生理代谢,显著提高产量和品质。

2.3 外源矿质营养

外源钙可通过提高光合色素含量、调节气孔开张、调节代谢相关酶活性以减少碳水化合物积累对光合作用的负反馈抑制,从而缓解胁迫对光合作用的伤害,提高植株耐盐性^[20]。盐胁迫下施入钙肥,使马铃薯对盐胁迫有明显缓解作用^[21]。

2.4 外源糖及糖醇类物质

逆境下,可溶性糖含量的增加可能是由于淀粉等糖类的分解,以及光合产物形成过程中直接转向低相对分子质量的物质如蔗糖等。蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖等均是渗透调节类物质。近年来,随着海洋生物研究的深入和进一步推广,海藻糖、壳聚糖等研究和应用也越来越多,对其在植物非生物胁迫方面的研究也越来越多。

糖醇是多羟基化合物,是光合作用的初产物,可从植株韧皮部提取,主要包括甘露醇、山梨醇、卫矛醇等。在干旱、盐害等多种逆境胁迫下,糖醇通过调节细胞渗透性,提高植株抗逆境胁迫能力。

2.4.1 蔗糖 蔗糖既是植物的能量和结构物质,同时还可以作为信号分子来调控种子萌发过程和幼苗生长发育。蔗糖作为外源调节物质,还可以对盐胁迫下植物生长和耐盐性产生影响。叶面喷施蔗糖可增加蓝莓果实的可溶性糖含量,其中0.5%的蔗糖浓度对果实中的糖度提高最多^[22]。叶面喷施蔗糖能够显著增强黄瓜幼苗清除ROS的能力,使膜脂过氧化程度降低,对硝酸盐胁迫的抗性增强,黄瓜幼苗生长势增加^[23]。

2.4.2 海藻糖 海藻糖多是在环境胁迫条件下产生的一种应激产物,其含量因外界环境差别而变化。海藻糖

可缓解低温胁迫对黄瓜幼苗的伤害^[24]。0.5%海藻糖溶液处理缓解番茄 0.4%NaCl 胁迫伤害的效果最好,提高番茄植株生长,减轻了盐胁迫诱导的膜脂过氧化损伤^[25]。

2.4.3 壳聚糖 甲壳素在自然界的合成量仅次于纤维素,是地球上第二大可再生资源,是一种非常经济的化学物质。壳聚糖是甲壳素的脱乙酰化产物,其化学名称为聚 β -(1,4)-2-氨基-2-脱氧-D-葡萄糖。壳聚糖在农业生产中主要作用是能增加农作物产量、提高植物的抗逆性等^[26]。叶面喷施壳聚糖提高菜心产量,并改善其品质^[27]。在低温胁迫下,应用 50 mg/L 的壳聚糖降低了低温对黄瓜幼苗膜的伤害^[28]。

2.4.4 糖醇 甘露醇是一种廉价无毒的自由基清除剂,也是一种重要的渗透调节物质。山梨糖是由葡萄糖还原制得,因可螯合金属离子,在肥料制备中广泛使用。糖醇本身具有营养功能,可以提高作物的抗逆境胁迫的能力。一定浓度的甘露醇和山梨醇可促进盐胁迫下荞麦种子的萌发特性,并促进幼苗生长^[29]。适宜浓度的甘露醇可有效提高仙客来对高温胁迫的抗逆性^[30]。

2.5 外源一氧化氮(NO)

一氧化氮(nitric oxide, NO)是一种活性氮(active nitrogen species),是重要的氧化还原信号分子。外源 NO 可通过植物叶中抗氧化酶系统、渗透调节、气孔开闭等生理调控机制提高其抗旱性。NO 与植物抗逆性关系的研究已成为近年来的研究热点。

一般外源 NO 都是通过硝普钠(SNP)提供。作为信号分子或效应分子,NO 参与植物的多种生理过程而发挥重要作用。焦娟等^[31]证明 0.1 mmol/L 外源 NO 供体 SNP 促进了 140 mmol/L 硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗的生长,增强了黄瓜幼苗对活性氧的清除能力,降低了膜脂过氧化程度。樊怀福等^[32]研究发现,100 μ mol/L 外源 NO 供体 SNP 缓解 50 mmol/L NaCl 胁迫对黄瓜植株伤害效果最好。

2.6 外源腐植酸

腐植酸是动植物遗骸(主要是植物残骸),经过微生物分解和转化以及地球化学过程形成的一类有机物,主要包括富里酸、胡敏酸、胡敏素。腐植酸作为抗旱剂使用已经有多年的历史了。同时喷施腐植酸也可提高小麦抗盐性^[33]、缓解玉米砷胁迫^[34]等。

在园艺作物方面,腐植酸的研究与应用也越来越多。使用腐植酸可提高黄瓜幼苗体内 NO、IAA 及乙烯的含量^[35-36]。腐植酸可增强黄瓜幼苗在苯丙烯酸胁迫下的抗性^[37]。腐植酸与农药“克露”复配可显著降低黄瓜霜霉病的发生^[38]。腐植酸可提高鸡冠花对干旱的抗性^[39]。

2.7 外源稀土

镧(lanthanum, La)作为稀土元素之一,在有机体内含量很少、但对有机体的生命活动具有重要的调节作用。高青海等^[40]研究发现氯化镧可缓解硝酸盐对黄瓜种子萌发及幼苗生长的胁迫。

2.8 非酶促抗氧化物质

外源抗坏血酸对缓解离体苹果叶片衰老有促进作用^[41]。外源谷胱甘肽可一定程度上缓解辣椒幼苗的自毒作用^[42]。研究表明外源褪黑素可缓解黄瓜高温胁迫^[43]及水分胁迫^[44]等。

3 外源物质提高抗逆性的机理

外源添加的各类物质提高园艺作物抗逆性的机理,主要是通过以下 2 方面:一是直接作用,即通过稳定细胞壁、细胞膜结构和提高保护酶活性以增强植物的抗逆能力;二是间接作用,即通过传递逆境信息诱导抗逆基因的表达以提高植物的抗逆能力。

越来越多的外源物质进入研究者的视野,通过先进的植物科学研究手段,外源物质发挥作用的机理逐渐明晰,也推动了各类外源物质进一步成为园艺作物抗逆应用的新措施。

4 研究展望

近年来,由于气候的变化,园艺作物栽培经常遭遇各种逆境,为获得高产,人们不断开发和利用外源物质来稳产、增产。随着科技的发展和对农产品安全需求的增加,未来人们将更多的采用天然生物刺激素类物质(诸如氨基酸、壳聚糖、腐植酸、海藻提取物等)来提高园艺作物的抗逆性。这类物质的提取技术研究和应用技术研究将更多的呈现在研究领域。

参考文献

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 3 版. 北京:高等教育出版社,2012.
- [2] 潘瑞识. 植物生理学[M]. 4 版. 北京:高等教育出版社,2001.
- [3] 武维华. 植物生理学[M]. 北京:科学出版社,2003.
- [4] PERRAS M, SARHAN F. Synthesis of freezing tolerance proteins in leaves, crown and roots during cold acclimation of wheat[J]. Plant Physiol, 1989, 89:577-585.
- [5] GUY C L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1990, 41:187-223.
- [6] 王敏, 王秀峰, 夏燕飞, 等. 硝酸盐胁迫下外源脱落酸对黄瓜生长及抗氧化酶活力的影响[J]. 山东农业科学, 2012, 44(3):21-24, 28.
- [7] 邹清成, 朱开元, 刘慧春, 等. 外源茉莉酸甲酯对非生物胁迫下蝴蝶兰幼苗叶绿素荧光和抗氧化指标的影响[J]. 植物生理学报, 2011(9):913-917.
- [8] 王俊斌, 李明, 丁博, 等. 茉莉酸甲酯诱导保卫细胞气孔关闭的信号转导机制[J]. 中国细胞生物学学报, 2013(2):224-228.
- [9] 李冬美. 5-氨基乙酰丙酸和阿魏酸缓解干旱胁迫以及茉莉酸甲酯缓解低温胁迫时黄瓜基因组 DNA 甲基化变化[D]. 泰安:山东农业大学, 2013.

- [10] 谷端银,王秀峰,张慎好,等. 油菜素内酯在瓜类作物上的研究及应用进展[J]. 中国瓜菜,2006(2):24-26.
- [11] 张志刚,尚庆茂,董涛. 油菜素内酯与 CaCl_2 复配对复合逆境下黄瓜幼苗的诱抗作用[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版),2007(3):118-124.
- [12] 吴晓丽,罗立津,黄丽岚,等. 水杨酸和油菜素内酯对花椰菜幼苗生长及抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究,2011(2):168-172.
- [13] 宋士清. 化学物质对温室黄瓜幼苗盐胁迫、灰霉病逆境的诱抗作用及其机理研究[D]. 南京:南京农业大学,2006.
- [14] ZHANG Y B. The progression of 5-aminolevulinic acid(ALA) and its development[J]. World Pestic,2006,28(4):14-17.
- [15] YANG R,ZOU Z R,QI X L,et al. The effects of ALA and CaCl_2 on cucumbers during initial bloom and fruit bearing (*Cucumis sativus*) under salt stress[J]. Agric Res Arid Areas,2008,26(4):136-140.
- [16] GUPTA K,DEY A,GUPTA B. Plant polyamines in abiotic stress response[J]. Acta Physiology Plant,2013,35:2015-2036.
- [17] 段九菊,郭世荣,康云艳. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜幼苗活性氧水平和抗氧化酶活性的影响[J]. 园艺学报,2006,33(3):639-641.
- [18] TIAN J,WANG L P,YAN Y J,et al. Exogenous spermidine alleviates the oxidative damage in cucumber seedlings subjected to high temperatures[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science,2012,137(1):11-19.
- [19] 颜志明,孙锦,郭世荣. 外源脯氨酸对盐胁迫下甜瓜幼苗硝酸还原的影响[J]. 植物科学学报,2011,29(1):122-127.
- [20] 严蓓,孙锦,束胜,等. 外源钙对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗叶片光合特性及碳水化合物代谢的影响[J]. 南京农业大学学报,2014,37(1):31-36.
- [21] 王朝霞. 钙、钾营养对 NaCl 胁迫下马铃薯生长和生理特性的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2012.
- [22] 刘淑慧,侯智霞. 喷施蔗糖对蓝莓叶片和果实中可溶性糖含量变化的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),2013,44(1):25-29.
- [23] 李小刚,宋云鹏,王静,等. 外源蔗糖对 NO_3^- 胁迫下黄瓜幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 山东农业科学,2011(7):30-34.
- [24] 胡慧芳. 外源海藻糖对黄瓜幼苗抗冷性的影响[J]. 北方园艺,2008(2):11-13.
- [25] 杨瑾,廉华,王彦红,等. 外源海藻糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生理指标的影响[J]. 河南农业科学,2009(12):97-100.
- [26] 廖春燕,马国瑞,洪文英. 壳聚糖诱导番茄对早疫病的抗性及其生理机制[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2003(3):46-52.
- [27] 张运红,吴礼树,耿明建,等. 几种寡糖类物质及其用量对菜心产量品质的影响[J]. 华中农业大学学报,2009,28(2):164-168.
- [28] 薛国希,高辉远,李鹏民,等. 低温下壳聚糖处理对黄瓜幼苗生理生化特性的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报,2004,30(4):441-448.
- [29] 杨洪兵. 外源多元醇对盐胁迫下荞麦种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 华北农学报,2013,28(4):98-104.
- [30] 曲复宁,尤翠荣,康黎芳,等. 高温胁迫下甜菜碱和甘露醇对仙客来的保护效应[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2002(5):60-62.
- [31] 焦娟,王秀峰,杨凤娟,等. 外源一氧化氮对硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 应用生态学报,2009,20(12):3009-3014.
- [32] 樊怀福,郭世荣,焦彦生,等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗生长、活性氧代谢和光合特性的影响[J]. 生态学报,2007,27(2):546-553.
- [33] 郭伟,于立河. 腐植酸浸种对不同耐盐性小麦品种幼苗碳氮代谢的影响[J]. 麦类作物学报,2013,33(2):344-349.
- [34] 郭凌,卜玉山,张曼,等. 煤基腐植酸对外源砷胁迫下玉米生长及生理性状的影响[J]. 环境工程学报,2014,8(2):758-766.
- [35] MORA V,BAIGORRI R,BACAICOA E,et al. The humic acid induced changes in the root concentration of nitric oxide, IAA and ethylene do not explain the changes in root architecture caused by humic acid in cucumber[J]. Environ Exp Bot,2012,76:24-32.
- [36] MORA V,BACAICOA E,BAIGORRI R,et al. NO and IAA key regulators in the shoot growth promoting action of humic acid in *Cucumis sativus* L. [J]. J Plant Growth Regul,2014,33:430-439.
- [37] 卢艺彬,张丽娜,李延. 胡敏素对苯丙烯酸胁迫下黄瓜种子萌发特性的影响[J]. 热带作物学报,2012,33(2):274-278.
- [38] 金平,刘山莉,杨百艳,等. 腐植酸复配克露防治黄瓜霜霉病的生理机制初探[J]. 黑龙江大学自然科学学报,1998(1):124-126,67.
- [39] 王娟,何平,张春平,等. 外源 NO 供体硝普钠、甜菜碱、腐植酸对干旱胁迫下鸡冠花幼苗生理指标的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版),2014,36(4):14-21.
- [40] 高青海,王秀峰,史庆华,等. 铜对硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗生长及叶片抗氧化酶活性的影响[J]. 应用生态学报,2008,19(5):976-980.
- [41] 马春花,马锋旺,李明军,等. 外源抗坏血酸对离体苹果叶片衰老的影响[J]. 园艺学报,2006,33(6):1179-1184.
- [42] 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,2013,54:15-23.
- [43] 马彦霞,张国斌,颜建明,等. 外源谷胱甘肽对自毒作用下辣椒幼苗叶片活性氧清除系统的影响[J]. 西北植物学报,2009,29(7):1380-1386.
- [44] 赵娜,孙艳. 王德玉,等. 外源褪黑素对高温胁迫条件下黄瓜幼苗氮代谢的影响[J]. 植物生理学报,2012,48(6):557-564.

Research Progress of Exogenous Substances on Horticultural Crops Resistance

GU Duanyin¹, WANG Xiufeng^{1,2,3}, YANG Fengjuan^{1,2}, WEI Min^{1,2}, SHI Qinghua^{1,2}

(1. College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018; 2. State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018; 3. Scientific Observing and Experimental Station of Environment Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture, Tai'an, Shandong 271018)

Abstract: The exogenous substances are used by spraying or seed soaking to enhance crops resistance to salt, drought, cold and other stress. This review summarized the research progress of kinds, function, utility methods and effects of exogenous substances. The future research areas of exogenous substances were suggested in the end.

Keywords: exogenous substances; horticultural crops; resistance; research progress