

# Effects of Drought and Rehydration on Physiological Characteristics and Secondary Metabolism of *Gleditsia sinensis* Leaves

Rui Kang<sup>1</sup>, Jia Liu<sup>2\*</sup>, Zhonghua Tang<sup>1</sup>

<sup>1</sup>College of Chemistry, Chemical Engineering and Resource Utilization, Northeast Forestry University, Harbin Heilongjiang

<sup>2</sup>Material Science and Engineering College, Northeast Forestry University, Harbin Heilongjiang  
Email: \*klp14lj@nefu.edu.cn

Received: Dec. 25<sup>th</sup>, 2019; accepted: Jan. 10<sup>th</sup>, 2020; published: Jan. 17<sup>th</sup>, 2020

---

## Abstract

To study the physiological response of *Gleditsia sinensis* leaves to drought stress and rehydration, the changes of chlorophyll content, malondialdehyde content, peroxidase activity and phenols metabolism in leaves under different drought stress and rehydration were analyzed. The results showed that with the increase of drought, the content of chlorophyll decreased, the content of malondialdehyde and the activity of peroxidase increased, and all the indexes recovered to the approximate level of the control group after rehydrating, but there was a certain gap between the two groups. In addition, phenolic metabolites changed in different degrees in drought and rehydration. The content of L-phenylalanine increased in drought stress and decreased after rehydration; the content of flavonoids in C6C3C6 carbon skeleton decreased after drought stress and recovered slightly after rehydration. The results showed that the leaves of *Gleditsia sinensis* initiated the self defense mechanism, the antioxidant enzymes and phenols cooperated to reduce the damage of reactive oxygen species to cells. In addition, the damage of *Gleditsia sinensis* to drought stress has a certain range; high-intensity stress will cause irreversible damage to *Gleditsia sinensis* leaves.

## Keywords

*Gleditsia*, Drought, Rehydration, Physiology, Secondary Metabolism

---

# 干旱及复水对皂角叶片生理特性及次生代谢的影响

康 瑞<sup>1</sup>, 刘 佳<sup>2\*</sup>, 唐中华<sup>1</sup>

\*通讯作者。

<sup>1</sup>东北林业大学化学化工与资源利用学院, 黑龙江 哈尔滨

<sup>2</sup>东北林业大学材料科学与工程学院, 黑龙江 哈尔滨

Email: klp14lj@nefu.edu.cn

收稿日期: 2019年12月25日; 录用日期: 2020年1月10日; 发布日期: 2020年1月17日

## 摘要

为探讨皂角叶片对干旱胁迫及复水的生理响应。测定分析不同干旱胁迫程度及复水处理下, 叶片的叶绿素含量、丙二醛含量、过氧化物酶活性等生理生化表征指标及酚类代谢的动态变化。结果显示, 随干旱加剧, 叶绿素含量降低; 丙二醛含量、过氧化物酶活性升高; 复水后各项指标均恢复到近似对照组水平, 但与对照组有一定差距。此外, 酚类代谢物在干旱及复水中产生了不同程度的变化。其中L-苯丙氨酸在干旱胁迫中含量升高, 复水后含量降低; C6C3C6碳骨架的黄酮类化合物在干旱胁迫后含量降低, 复水后略有恢复。证明在干旱中, 皂角叶片启动了自身防御机制, 抗氧化酶和酚类化合物协同作用, 减少活性氧对细胞的伤害。此外, 皂角对于干旱胁迫的伤害具有一定的承受范围, 高强度的胁迫会对皂角叶片造成不可逆的伤害。

## 关键词

皂角, 干旱, 复水, 生理, 次生代谢

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

干旱作为植物生长的一个逆性环境, 在作物培育和种植中是长期存在的, 这与全球淡水资源有限是直接相关的, 也是一直以来种植业中的全球性问题。通过提高植物自身的水分利用或者选择抗旱性强的品种来减少产量的损失是较为可行的一种手段。实际生产中的野生植物其实是处于干旱-复水-干旱-复水这样的一个循环过程[1], 但是干旱和复水对植物的影响是一个复杂的过程, 二者均可以引起植物生长代谢和生理过程的变化, 以试图平衡通过蒸腾作用和根系吸水所损失的水, 同时仍保持相对高产, 呈现出较强的抗旱性和恢复能力[2] [3]。

水分胁迫带给植物最严重的影响就是破坏植物代谢平衡[4] [5], 尤其是会导致过量的活性氧自由基, 包括过氧化氢、氢氧根离子和羟基自由基等, 这些物质会损伤细胞膜。造成叶绿素含量的降低。活性氧的大量产生, 会阻碍植物的正常生长发育, 植物通过形成完整的防御机制来应对活性氧的损伤, 其中抗氧化酶保护机制是植物缓解干旱胁迫的至关重要的生理机制[6]。SOD、POD、CAT、APX 等的共同作用下, 可以及时的清除活性氧能, 使得植物受到的损害降低。此外, 在次生代谢产物中, 酚类是植物组织中普遍存在的多功能次生代谢产物, 在清除活性氧的过程中起到重要作用[7]。酚类化合物对非生物胁迫具有显著的降低 ROS 和避免细胞损伤的潜力[8]。复水后植物的快速恢复能力, 一方面可以迅速减轻旱胁迫带来的损伤, 同时以不同程度的补偿效应来减少干旱对植物产量造成的影响, 对植物生产具有重要的意义, 所以对于干旱后植物的恢复能力的机制的研究相当重要。

皂角树又称皂荚树，是中国特有的豆科苏木亚科皂荚属树种之一。其木质坚硬，纹理漂亮，耐腐蚀，为制作家具的上等良材。其根系发达，冠大荫浓，耐旱节水，耐热耐寒，抗污染性强，宜作庭荫树及绿化种，是不可多得的多功能生态树种。最为人关注的是皂角树的药用价值。皂荚果和种子化学成分丰富，是医药食品的天然原料；皂角种子也是植物胶的原料之一，具有很高的经济价值。本文首次报道了利用液相色谱-质谱联用技术对 PEG-6000 模拟干旱胁迫以及复水后皂角幼苗的次级代谢进行研究。研究在不同干旱程度及复水条件下仍能保持恒定和产生差异的化合物，并研究它们之间代谢产物的变化以及综合抗旱能力。为皂角的种植，我们可以开始重新定义豆科落叶乔木这一物种的干旱胁迫模型。

## 2. 实验方法

### 2.1. 植物原料

皂角种子采摘于东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室植物园，用 2%次氯酸钠消毒 0.5 h 后用蒸馏水洗净。将种子置于 80℃温水中浸泡 24 h，播种于蛭石中，置于温室中，每日喷洒蒸馏水，一周后，待幼苗长至 7~9 cm 时，选择株高、长势一致的健康幼苗移栽到盒子中，用 Hoagland's 营养液培养两周，随后进行 PEG-6000 干旱胁迫实验。以上实验均在温室中进行，温室条件为相对空气湿度 50%，26℃/18h~20℃/6h。参考浦婵[9]的研究方法，按轻度干旱到重度干旱胁迫设置 12%和 18%质量分数的 PEG-6000 进行胁迫。干旱胁迫培养 14 d 后，对处理幼苗进行拍照取样，进行测定。将质量分数 18% PEG-6000 处理的幼苗进行复水，14 d 后，取样测定。

### 2.2. 叶绿素含量测定

光合色素的含量参考 Jiang 等方法测定[10]，稍作修改：精确称取 0.2 g 新鲜杜仲叶片，加入 80%预冷的丙酮，研磨成匀浆于 6000 rpm 下离心 15 min，抽取上清液测定其在 665、649 和 480 nm 波长下的吸光值，实验全过程保持在黑暗环境。

计算公式为：

$$Ca = 12.21D663 - 2.81D645 \text{ 叶绿素a浓度}$$

$$Cb = 20.13D645 - 5.03D663 \text{ 叶绿素b浓度}$$

$$Ct = 20.19D645 + 8.05D663 \text{ 总叶绿素浓度}$$

$$Cx * c = (1000D470 - 3.27Ca - 104Cb) / 229 \text{ 类胡萝卜素浓度}$$

$$\text{叶绿体色素含量(mg/g)} = (\text{色素的浓度} * \text{提取液体积} * \text{稀释倍数}) / \text{样品鲜重}$$

### 2.3. 丙二醛含量测定

通过测量丙二醛(MDA)的浓度水平来评估脂质过氧化程度。MDA 测定利用 TBA 比色法[11]。MDA 的测量首先将叶子在 5% (w/v)的三氯乙酸溶液中(TCA)中均化，并在沸水浴中与等体积的 0.67% (w/v)的硫代巴比妥酸(TBA)反应 30 分钟。冷却至室温后，溶液以 800 g 离心 5 分钟，上清液用于 532 nm 分光光度计测量。

### 2.4. 氧化酶活性的测定

抗氧化酶活性测定方法参照魏晓雪等方法[12]：新鲜杜仲叶片 0.5 g 加入 5 mL 缓冲液(50 mM  $\text{Na}_2\text{HPO}_4\text{-NaH}_2\text{PO}_4$  缓冲液，PH 7.8，含 1.0 mM EDTA，1% PVP，1 mM AsA)，充分研磨成匀浆，在 4℃ 下，8000 rpm，离心 30 min，上清液即为酶的粗提取液。

APX 活性测定是利用了其在有  $\text{H}_2\text{O}_2$  环境下, 使抗坏血酸含量减少的原理来测定其酶活性, 酶反应体系为: 100  $\mu\text{L}$  酶液、0.5 mM 抗坏血酸、1 mM  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 0.1 mM EDTA 充分混匀, 在 290 nm 波长下, 读取 3 min 内每 15 s 内变化的吸光度值。

CAT 活性测定通过 CAT 促进  $\text{H}_2\text{O}_2$  分解, 使反应体系于 240 nm 波长下吸光度值减小的原理测定该酶活性。酶活性测定反应体系含有 10 mM  $\text{H}_2\text{O}_2$  的 50 mM  $\text{Na}_2\text{HPO}_4\text{-NaH}_2\text{PO}_4$  的缓冲液(PH 7.2)和 50  $\mu\text{L}$  酶提取液, 单位为  $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

POD 活性测定利用 SOD 在  $\text{H}_2\text{O}_2$  下将愈创木酚氧化的原理测定该酶活性。反应体系为 50 mM  $\text{Na}_2\text{HPO}_4\text{-NaH}_2\text{PO}_4$  的磷酸缓冲液(PH 7.0), 20.1 mM 愈创木酚, 12.3 mM  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 100  $\mu\text{L}$  酶液, 总体积为 3 mL, 充分混匀。在 470 nm 波长下读取 3 min 内每 15 s 的变化的吸光度值。

SOD 活性测定利用 NBT 的光化还原法测定该酶活性。反应体系中加入反应所需试剂包括 30  $\mu\text{L}$  酶提取液和 3.0 mL 混合液(50 mM 磷酸缓冲液, PH 7.8, 0.1 mM  $\text{Na}_2\text{EDTA}$ , 13 mM 甲硫氨酸, 75  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  NBT, 16.7  $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$  核黄素)。剩余反应液试管放在荧光灯下照射 10 min, 关灯停止反应。在 560 nm 波长下检测吸光度值。

## 2.5. 次生代谢产物的测定

皂角叶片中主要次生代谢产物的提取参考 Dong 等[13]的方法, 稍作修改, 称取新鲜杜仲叶片 0.5 g 放入 20 mL 60%甲醇(色谱纯)的离心管中, 于组织研磨器(宁波新艺超声设备有限公司) 60 HZ 15 min, 超声提取 30 min 后, 8000 rpm 离心 20 min, 取上清液, 残渣重提 1 次, 合并上清液, 放在 40 $^{\circ}\text{C}$  挥干仪中进行浓缩, 最后用甲醇复溶, 并定容到 10 mL 后过 0.45  $\mu\text{m}$  滤膜, 将样品储存在-20 $^{\circ}\text{C}$  冰箱待测。

使用 UPLC/Q-TOF-MS 系统(Waters, Japan)进行分析。在 50~1000 的  $m/z$  范围内以正离子模式进行检测。在 Acquity UPLC BEH C18 柱(1.7  $\mu\text{m}$ , 2.1 mm  $\times$  50 mm)配备 VanGuard 预柱(BEHC18, 1.7  $\mu\text{m}$ , 2.1  $\times$  5 mm; Waters)上进行分离并保持柱温在 30 $^{\circ}\text{C}$ 。进样的体积是 2  $\mu\text{L}$ 。使用 0.05%乙酸 - 水(A), 0.05%乙酸 - 乙腈(B)的溶剂系统, 以 0.25  $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$  的流速进行梯度洗脱: 0~23 分钟内 5%B~95%B; 23~25 分钟内 95%B~5%B; 和 25~31 分钟的 5%B。

## 2.6. 数据处理

利用 SPSS 25 进行 One-way ANVOA 方差分析, 并进行 Duncan 多重比较, 利用 GraphPad Prism8 作图。

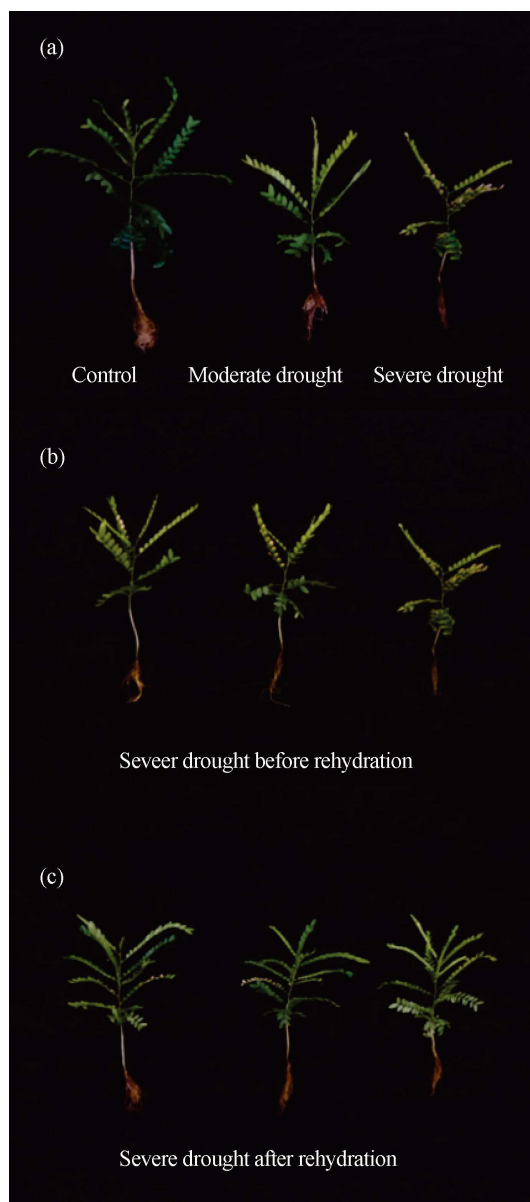
## 3. 结果

### 3.1. 生长情况

植物的外在形态变化是其遭受干旱胁迫的最直观的表现, 同时也是判断其能否在该环境中生存的最基本标准。观察结果表明(图 1), 皂角经历不同程度干旱胁迫后(图 1(a)), 产生了明显的形态差异。对照组的皂角叶片舒展, 呈绿色; 中度干旱胁迫的皂角叶片逐渐变黄、轻度卷曲变形; 在重度干旱胁迫条件下, 叶片萎蔫速度较快且更为严重, 同时叶片边缘枯黄卷曲、萎蔫并大量脱落。复水后(图 1(c)), 叶片颜色恢复至绿色并呈舒展状态, 叶片数量增加, 但叶片边缘枯黄的部分无法恢复。

### 3.2. 干旱胁迫诱导对皂角生理特性的影响

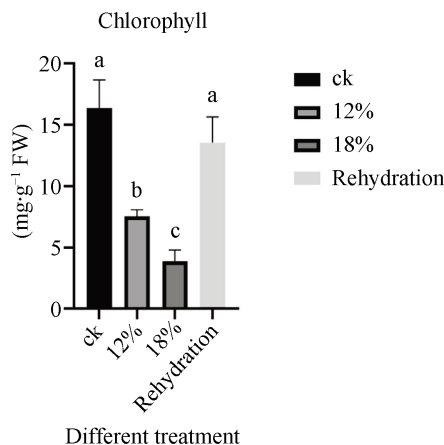
如图 2 所示, 随着干旱程度的增加, 皂角叶片叶绿素含量逐渐降低。复水处理使得叶片叶绿素含量恢复到近似对照组水平。



**Figure 1.** Picture of saponin drought stress and rehydration treatment. (a) From left to right with control group, mild drought, moderate drought; (b) saponin before severe drought rehydration; (c) saponin after severe drought rehydration

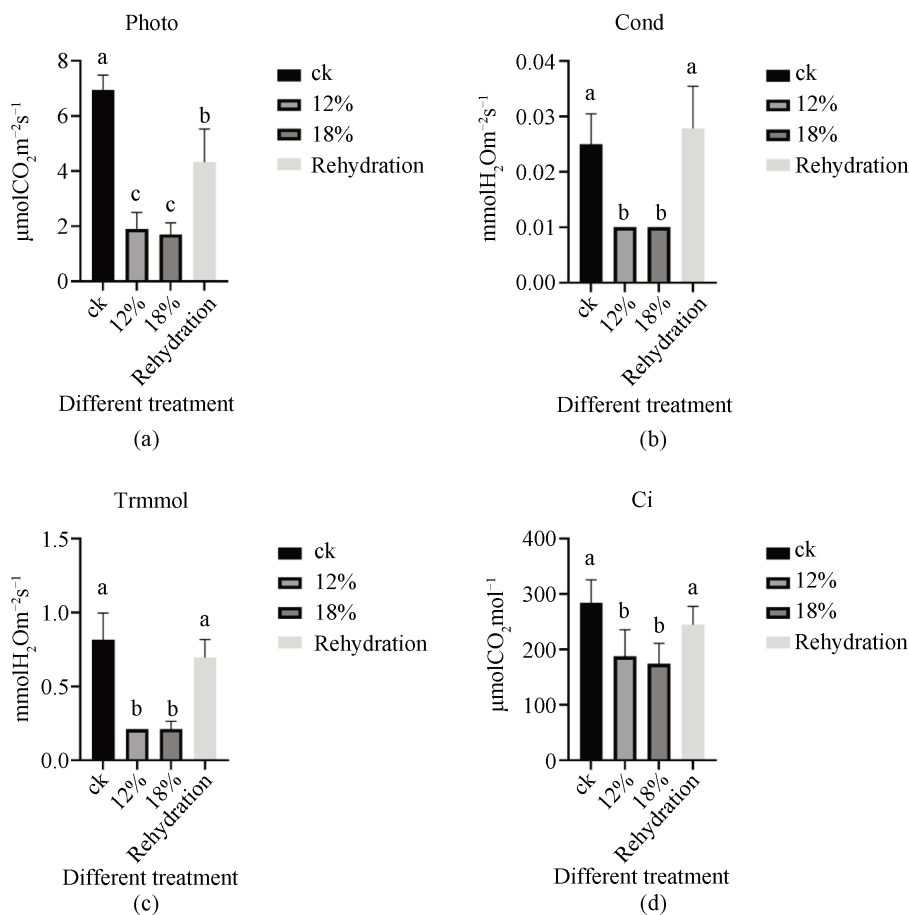
**图 1.** 皂角干旱胁迫及复水处理图片。(a) 从左到右以对照组, 轻度干旱, 中度干旱; (b) 重度干旱复水前的皂角; (c) 重度干旱复水后的皂角

由于干旱胁迫首先会降低气孔导度(Cond), 造成细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度( $\text{Ci}$ )的降低, 抑制皂角的光合作用和蒸腾速率( $\text{Tr}$ ) [14]。在本研究中, 如图 3, 干旱胁迫同样造成皂角的净光合速率(Photo), Cond,  $\text{Ci}$  和  $\text{Tr}$  显著降低, 复水后, 均显著性的恢复, 但光合荧光参数并未完全恢复到对照组水平。干旱处理使皂角叶片生理功能受到限制, 复水后叶片形态、叶绿素含量未完全恢复, 对光合皂角的光合参数造成了一定影响。



注：a、b、c 不同字母代表显著性差异， $p < 0.05$ 。

**Figure 2.** Changes in chlorophyll content under drought stress and rehydration treatment  
**图 2.** 皂角干旱胁迫及复水处理下叶绿素含量的变化



注：a、b、c 不同字母代表显著性差异， $p < 0.05$ 。

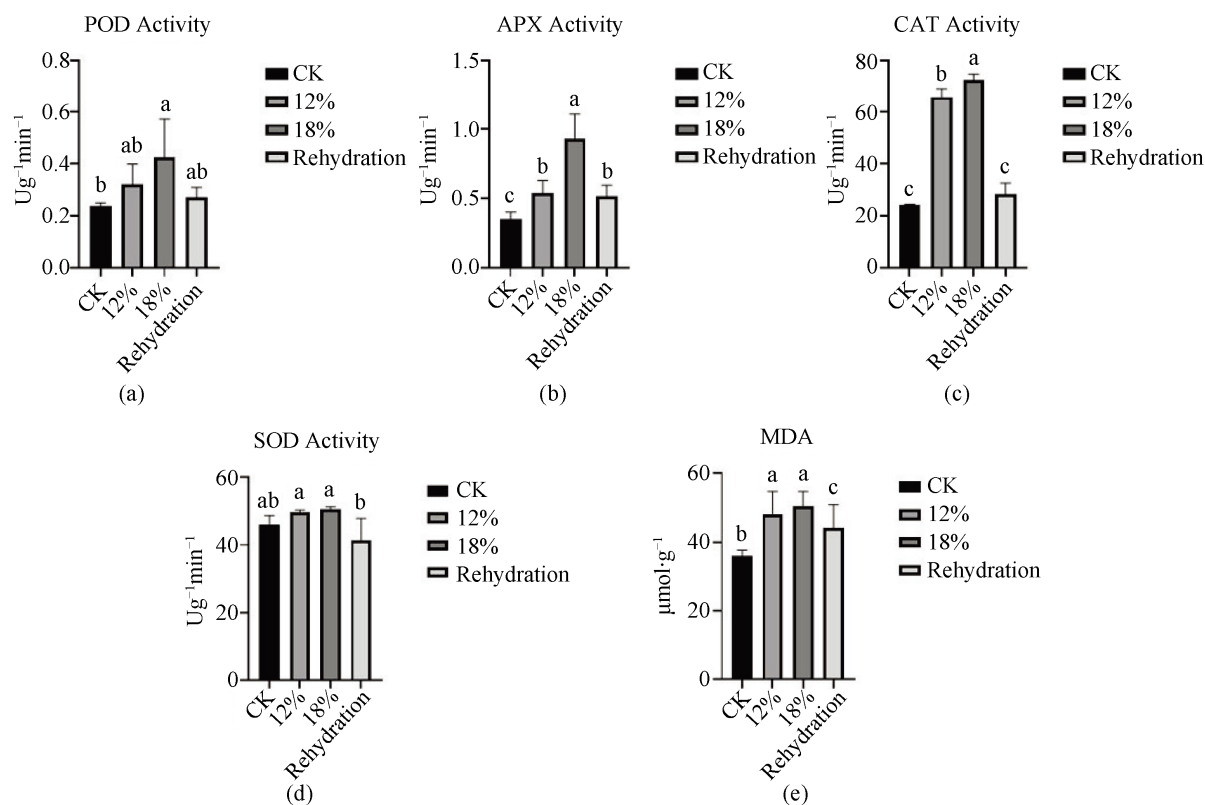
**Figure 3.** Effect of gas exchange parameters on saponin drought stress and rehydration treatment. (a) Photosynthetic rate; (b) Stomatal conductance; (c) Transpiration rate; (d) Cell interstitial CO<sub>2</sub> concentration

**图 3.** 皂角干旱胁迫及复水处理下气体交换参数的影响。(a) Photo 净光合速率；(b) Cond 气孔导度；(c) Tr 蒸腾速率；(d) Ci 细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度



此外,随着干旱程度的增加,皂角叶片中的过氧化物酶 POD、超氧化物歧化酶 SOD、抗坏血酸过氧化物酶 APX 和过氧化氢酶 CAT 的活性均有所增加(图 4);复水后,四种抗氧化酶活性与胁迫处理相比均有一定程度的下降,但 POD、CAT 和 APX 的酶活性均高于对照组。说明皂角中的 POD、SOD、APX、CAT 在干旱胁迫防御细胞膜脂过氧化过程中起到重要作用,但是干旱对皂角的细胞膜造成了不可逆的伤害,导致复水后酶活性无法完全恢复。

细胞膜损伤通过丙二醛(MDA)含量变化进行评估。在干旱胁迫下,皂角叶片中 MDA 含量随着胁迫强度的增加呈上升趋势(图 4(e)),说明干旱胁迫下产生的活性氧引发了细胞膜脂质过氧化作用[15]。复水后,叶片中的 MDA 含量显著降低,但未恢复至对照水平。说明干旱处理使皂角膜透性遭到破坏,复水后细胞膜透性仍未完全恢复,干旱对皂角产生了不可逆的伤害。



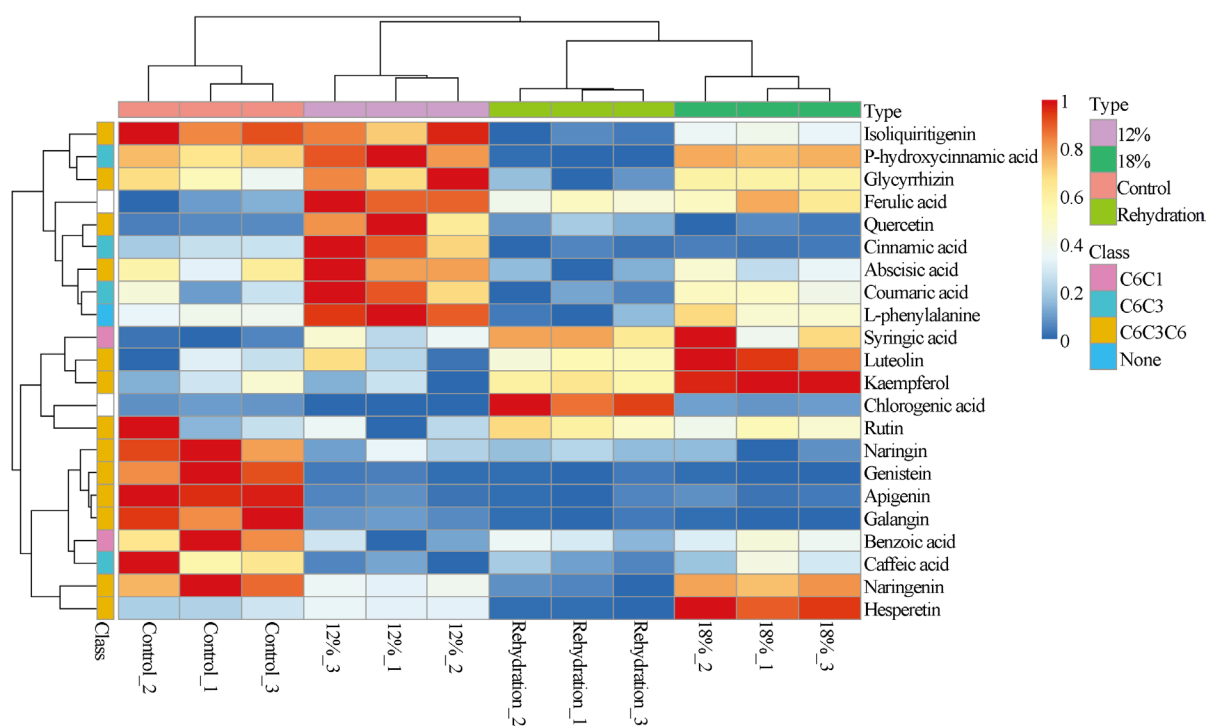
注: a、b、c 不同字母代表显著性差异,  $p < 0.05$ 。

**Figure 4.** Effect of antioxidant enzyme activity and malondialdehyde content on leaves under drought stress and rehydration treatment. (a) Peroxidase; (b) Ascorbate peroxidase; (c) Catalase; (d) Superoxide dismutase; (e) Malondialdehyde content  
**图 4.** 皂角干旱胁迫及复水处理下叶片的抗氧化酶活性影响及丙二醛含量的变化。(a) 过氧化物酶 POD; (b) 抗坏血酸过氧化物酶 APX; (c) 过氧化氢酶 CAT; (d) 超氧化物歧化酶; (e) 丙二醛含量 MDA

### 3.3. 皂角不同组织中酚类代谢物对干旱胁迫响应的分析

酚类化合物是植物中分布非常广泛的次生代谢产物的种类之一,具有多种生物学功能。将通过 UPLC-MS 技术得到的靶向代谢组学数据归一化处理后,进行聚类分析,得到干旱胁迫及复水后皂角不同组织中酚类化合物分布的热图(图 5)。本文对 22 种酚类化合物进行靶向代谢组学分析,将其分为酚类化合物合成前体, C6C1 型酚类化合物, C6C3 型酚类化合物, 黄酮类(C6C3C6 型)酚类化合物 4 类,进一步完善对干旱影响皂角代谢的研究。

L-苯丙氨酸是合成酚类化合物的前体物质。由图 5, 受到干旱胁迫后皂角叶片中 L-苯丙氨酸的含量增加, 在重度干旱下有所降低, 但始终高于对照组, 复水后 L-苯丙氨酸的含量降低至对照组以下。通过聚类结果, 对皂角叶片中主要的 C6C1 型化合物进行进一步的分析。在渐进式干旱胁迫中, 丁香酸的含量呈上升趋势, 复水后丁香酸的含量仍持续上升。而大多数 C6C3 碳骨架的酚类化合物在中度干旱条件下积累, 在重度干旱下略有降低, 复水后恢复至近似对照组的水平。如对羟基肉桂酸、肉桂酸、香豆酸和阿魏酸。C6C3C6 碳骨架的酚类化合物的变化趋势比较多样。大部分在中度干旱下显著降低, 随着干旱程度的增加呈下降趋势, 复水后有较低程度的恢复, 与对照组差异较大。如染料木黄酮、芹菜素、柚皮苷、高良姜黄素和异甘草素。呈相反趋势的是木犀草素, 木犀草素的含量随着渐进式干旱呈上升趋势, 复水后恢复至近似对照组水平。此外, 柚皮素和山奈酚在中度干旱胁迫时含量降低, 在重度干旱胁迫时上升, 但复水后山奈酚含量降低至近似对照组水平, 而柚皮素含量只有小幅度的降低。



**Figure 5.** Effect of drought stress and rehydration on the distribution of phenolic compounds in the leaves of *Gleditsia chinensis*. Three biological replicates per group, blue indicates low accumulation of compounds, and red indicates high accumulation of compounds

**图 5.** 干旱胁迫及复水对皂角叶片中酚类化合物分布的影响。每组 3 个生物学重复, 蓝色表示化合物积累量低, 红色表示化合物积累量高

## 4. 讨论

### 4.1. 皂角在干旱胁迫及复水条件下的生理响应分析

干旱会导致植物的氧化损伤, 其中一个明显的表现就是脂质过氧化的程度, 产生大量的 MDA, 最终导致膜系统的破坏[16] [17]。叶绿素含量的降低被认为是一个典型的氧化应急指标, 这可能是由于活性氧增加了类囊体膜损伤[18]。在本研究中, 渐进性的干旱胁迫使 MDA 的积累量呈上升趋势。植物体内存在的抗氧化防御系统可以在一定程度上减缓 ROS 带来的伤害[19]。在本实验中, 在渐进式干旱胁迫下, 皂角叶片的抗氧化酶活性(POD, SOD, CAT 和 APX)均可以保持较好的上升趋势。说明在干旱和复水条件



下, 抗氧化系统积极发挥作用, 清除 ROS, 使得皂角在干旱条件下也能保持细胞膜的稳定性和较低的 MDA 含量。复水后, MDA 的含量和四种抗氧化酶的活性降低, 但未达到对照组的水平, 说明皂角虽有一定的抗旱性, 但重度干旱会使植物组织受到不可逆伤害。

## 4.2. 次生代谢对干旱胁迫响应的分析

渗透调节物质的积累与抗氧化能力的提高, 是植物在逆境中得以生存的两种重要机制。酚类化合物对各种非生物胁迫具有抗氧化功能, 作为酶抗氧化系统的补充, 具有降低 ROS 和避免细胞损伤的巨大潜力。近年来, 关于具有抗氧化能力的非酶组分的研究集中在酚类化合物上[20][21]。酚类化合物对各种非生物胁迫具有抗氧化功能, 作为抗氧化酶系统的非酶补充剂, 具有减少 ROS 和避免细胞损伤的巨大潜力[22]。

L-苯丙氨酸是合成酚类化合物的前体物质。在不同品种和不同组织之间, 苯丙氨酸含量的差异与其下游代谢物, 即酚类物质的积累高度相关。已经有报道了通过过量积累酚类来增强植物的耐旱性[5][23]。另外, 苯丙氨酸是莽草酸途径合成酚类化合物的关键节点, 可能与干旱胁迫下大部分酚类化合物积累相关。Barnaby 等[24]发现在干旱条件下, 马铃薯叶片积累了大量的苯丙氨酸, 与本研究结果一致。重度干旱胁迫下 L-苯丙氨酸含量的降低, 可能与其在分类代谢途径上的位置有关, 下游酚类化合物的大量合成, 造成前体物质 L-苯丙氨酸含量的降低。

多数研究表明, 干旱胁迫会引起植物组织中酚类物质的增加。Kang 等[25]对两种不同耐旱型的苜蓿进行比较后发现, 耐旱性较强的品种会积累更多的黄酮和异黄酮物质, 尤其是在地上部分, 这些物质可能对保护光系统及延缓叶片衰老有重要作用。Lassouane 等[26]对刺槐的研究表明, 干旱胁迫能够导致其花青素含量增加。类似的研究均表明, 干旱胁迫对于酚类物质的代谢有促进作用。在本研究中, 对皂角施加不同程度的干旱胁迫, 并对重度干旱胁迫的皂角进行复水, 对其酚类化合物进行分析表明。在渐进式的干旱胁迫中, 部分酚类化合物可以随着干旱进程显著积累, 如 C6C1 碳骨架的酚类化合物丁香酸, C6C3C6 碳骨架的黄酮类化合物木犀草素, 且木犀草素的含量在复水后降低至近似对照组水平, 表现出代谢物对干旱调控的敏感性。C6C3 碳骨架的酚类化合物如对羟基肉桂酸、肉桂酸、香豆酸和阿魏酸, 在中度干旱条件下积累, 在重度干旱下略有降低, 复水后恢复至近似对照组的水平。

但是, 另外一些研究则发现, 干旱胁迫对于酚类物质的促进作用具有局限性。Bettaieb 等[27]指出, 干旱胁迫可以增加酚类物质的水平, 但这种增加在中度胁迫下才更明显。重度的干旱胁迫会导致酚类合成途径中酶活性的下降。类似的, Zhang 等[28]在对活血丹进行不同程度的干旱处理后发现, 在高度干旱胁迫下, 活血丹的总黄酮含量是降低的。在本研究中, C6C3 碳骨架的酚类化合物如对羟基肉桂酸、肉桂酸、香豆酸和阿魏酸呈类似的趋势, 与中度干旱相比重度干旱下其含量有下降的趋势, 复水后降低至近似对照组的水平。此外, 如染料木黄酮、芹菜素、柚皮苷、高良姜黄素和异甘草素等 C6C3C6 碳骨架的黄酮类化合物的含量在干旱胁迫后呈下降趋势, 复水后有较低程度的恢复。这可能是由于黄酮类化合物合成途径中酶活性受到了干旱影响, 进而导致黄酮类化合物合成受到抑制, 无法达到大量合成进而调节干旱胁迫的目的。

所以本研究结果说明, 在干旱胁迫的初期, 活性氧的大量产生会促使作为植物抗氧化机制的酚类物质合成增加。干旱对于酚类化合物的促进作用是显著的, 但随着胁迫程度的加重, 光合能力及其他代谢的降低, 造成没有足够的能量和媒介来进行次生代谢物质的合成, 进而造成酚类物质的含量降低。此外, 高强度的干旱胁迫造成植物体不可逆的损伤, 即使复水也无法让植物恢复至未处理状态。

## 5. 结论

皂角叶片对于干旱胁迫及复水的响应是由多种生理生化反应共同调节的。随着干旱胁迫程度的增加,

造成 ROS 的积累导致 MDA 含量的增加、细胞膜质过氧化,皂角通过提高抗氧化酶活性减缓 ROS 对植物造成的伤害;同时,ROS 的大量积累造成叶绿素含量的降低。在次生代谢中,大部分酚类化合物随着干旱胁迫程度的增加而增加,一部分黄酮类化合物由于合成酶的活性受限,导致含量的降低,体现出了干旱胁迫对次生代谢产物促进的局限性。复水后,皂角叶片表现出较强的恢复能力,但是干旱胁迫过强对皂角产生了不可逆的伤害,使各项指标无法恢复到对照组水平,因此皂角对于干旱胁迫具有一定的承受能力,程度过强会对植物体本身造成不可逆的伤害。

## 基金项目

感谢东北林业大学博士后(60201104)项目,黑龙江省博士后(415560)和国家博士后面(415638)的资助。

## 参考文献

- [1] 黄保, 王延召. 玉米自交系生理指标与抗旱性及复水恢复能力的关系研究[J]. 中国农学通报, 2019, 35(29): 32-40.
- [2] Zhuang, L. and Chen, Y.N. (2006) Physiological Responses of Three Contrasting Plant Species to Groundwater Level Changes in an Arid Environment. *Journal of Integrative Plant Biology*, **48**, 520-526. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00238.x>
- [3] Yamada, M., et al. (2005) Effects of Free Proline Accumulation in Petunias under Drought Stress. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 1975-1981. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri195>
- [4] Gagne-Bourque, F., Bertrand, A., Claessens, A., Aliferis, K.A. and Jabaji, S. (2016) Alleviation of Drought Stress and Metabolic Changes in Timothy (Phleum Pratense L.) Colonized with Bacillus Subtilis B26. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 584. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00584>
- [5] Goufo, P., et al. (2017) Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) Metabolomics: Osmoprotection as a Physiological Strategy for Drought Stress Resistance and Improved Yield. *Frontiers in Plant Science*, **8**, 586. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00586>
- [6] Xu, Q.Z. and Huang, B.R. (2004) Antioxidant Metabolism Associated with Summer Leaf Senescence and Turf Quality Decline for Creeping Bentgrass. *Crop Science*, **44**, 553-560. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.5530>
- [7] Ferdinando, M.D., Brunetti, C., Agati, G. and Tattini, M. (2014) Multiple Functions of Polyphenols in Plants Inhabiting Unfavorable Mediterranean Areas. *Environmental & Experimental Botany*, **103**, 107-116. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.012>
- [8] Krishnaiah, D., Sarbatly, R. and Nithyanandam, R. (2011) A Review of the Antioxidant Potential of Medicinal Plant Species. *Food & Bioproducts Processing*, **89**, 217-233. <https://doi.org/10.1016/j.fbp.2010.04.008>
- [9] 浦婵, 等. 聚乙二醇 6000 模拟干旱胁迫及复水对黄竹幼苗抗性生理特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 46(8): 33-39.
- [10] Jiang, M. and Zhang, J. (2001) Effect of Abscisic Acid on Active Oxygen Species, Antioxidative Defence System and Oxidative Damage in Leaves of Maize Seedlings. *Plant & Cell Physiology*, **42**, 1265-1273. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce162>
- [11] 高俊凤, 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [12] 魏晓雪, 等. UV-B 辐射增强对红松幼苗针叶脂质过氧化及抗氧化系统的影响[J]. 林业科学, 2011, 47(5): 54-59.
- [13] Dong, J., Ma, X., Wei, Q., Peng, S.B. and Zhang, S.C. (2011) Effects of Growing Location on the Contents of Secondary Metabolites in the Leaves of Four Selected Superior Clones of *Eucommia ulmoides*. *Industrial Crops & Products*, **34**, 1607-1614. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.06.007>
- [14] Liang, G., et al. (2019) Effects of Drought Stress on the Photosynthetic Physiological Parameters of Populus 3 Euramericana "Neva". *Journal of Forestry Research*, **30**, 409-416. <https://doi.org/10.1007/s11676-018-0667-9>
- [15] Ozkur, O., Ozdemir, F., Bor, M. and Turkan, I. (2009) Physiochemical and Antioxidant Responses of the Perennial Xerophyte *Capparis Ovata* Desf. to Drought. *Environmental & Experimental Botany*, **66**, 487-492. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.04.003>
- [16] Apel, K. and Hirt, H. (2004) Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 373-99. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>

- [17] Li, H., *et al.* (2013) Effects of Drought Stress on the Seed Germination and Early Seedling Growth of the Endemic Desert Plant *Eremosparton songoricum* (Fabaceae). *EXCLI Journal*, **12**, 89-101.
- [18] Chen, J., *et al.* (2015) Global Transcriptome Analysis Profiles Metabolic Pathways in Traditional Herb *Astragalus membranaceus* Bge. var. *mongolicus* (Bge.) Hsiao. *BMC Genomics*, **16**, S15. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-16-S7-S15>
- [19] Huo, Y.J., Wang, M.P., Wei, Y.Y. and Xia, Z.L. (2016) Overexpression of the Maize psbA Gene Enhances Drought Tolerance through Regulating Antioxidant System, Photosynthetic Capability, and Stress Defense Gene Expression in Tobacco. *Frontiers in Plant Science*, **6**, 1223. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01223>
- [20] Serreli, G., Jerković, I., Marijanović, Z., Angelika Gil, K. and Giovanni Tuberoso, C.I. (2017) Evaluation of Natural Occurring Bioactive Compounds and Antioxidant Activity in Nuragus White Wines. *Food Research International*, **99**, 571-576. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2017.06.038>
- [21] Varela, M.C., Arslan, I., Reginato, M.A., Cenzano, A.M. and Luna, M.V. (2016) Phenolic Compounds as Indicators of Drought Resistance in Shrubs from Patagonian Shrublands (Argentina). *Plant Physiology and Biochemistry*, **104**, 81-91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.03.014>
- [22] Karabourniotis, G., *et al.* (2014) “Carbon Gain vs. Water Saving, Growth vs. Defence”: Two Dilemmas with Soluble Phenolics as a Joker. *Plant Science*, **227**, 21-27. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.06.014>
- [23] Nakabayashi, R., *et al.* (2014) Enhancement of Oxidative and Drought Tolerance in Arabidopsis by Overaccumulation of Antioxidant Flavonoids. *Plant Journal*, **77**, 367-379. <https://doi.org/10.1111/tbj.12388>
- [24] Barnaby, J.Y., Fleisher, D.H., Singh, S.K., Sicher, R.C. and Reddy, V.R. (2019) Combined Effects of Drought and CO<sub>2</sub> Enrichment on Foliar Metabolites of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Cultivars. *Journal of Plant Interactions*, **14**, 110-118. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1562110>
- [25] Kang, Y., *et al.* (2011) System Responses to Long-Term Drought and Re-Watering of Two Contrasting Alfalfa Varieties. *Plant Journal*, **68**, 871-889. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04738.x>
- [26] Lassouane, N., Aid, F. and Lutts, S. (2013) Water Stress Impact on Young Seedling Growth of *Acacia arabica*. *Acta Physiologiae Plantarum*, **35**, 2157-2169. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1252-7>
- [27] Bettaieb, I., Hamrouni-Sellami I., Bourgou, S., Limam, F. and Marzouk, B. (2011) Drought Effects on Polyphenol Composition and Antioxidant Activities in Aerial Parts of *Salvia officinalis* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, **33**, 1103-1111. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0638-z>
- [28] Zhang, L., *et al.* (2012) Growth, Physiological Characteristics and Total Flavonoid Content of *Glechoma longituba* in Response to Water Stress. *Journal of Medicinal Plants Research*, **6**, 1015-1024.