

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.01.030

引用格式:郑智龙, 胡敏, 牛奎举, 等. 叶面喷施新型渗透剂 TMAO 提高百脉根耐旱性[J]. 草地学报, 2026, 34(1):323–330
ZHENG Zhi-long, HU Min, NIU Kui-ju, et al. Foliar Spraying of the New Osmolyte TMAO Improves the Drought Tolerance of *Lotus japonicus*[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(1):323–330

叶面喷施新型渗透剂 TMAO 提高百脉根耐旱性

郑智龙¹, 胡敏¹, 牛奎举², 杨志民¹, 庄黎丽^{1*}

(1. 南京农业大学草业学院, 江苏 南京 210095; 2. 甘肃农业大学草业学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要:为确定新型渗透剂氧化三甲胺(Trimethylamine N-oxide, TMAO)是否能提高百脉根(*Lotus japonicus*)对于干旱胁迫的耐受性,并初步揭示相应的生理机制,本研究以百脉根生态型‘Miyakojima’MG-20为供试材料,基于植株表型从不同浓度 TMAO(ddH₂O, 0.1 mmol·L⁻¹, 0.5 mmol·L⁻¹, 1 mmol·L⁻¹, 5 mmol·L⁻¹和 10 mmol·L⁻¹)中筛选出提高百脉根耐旱性的最佳浓度。以最佳浓度 5 mmol·L⁻¹的 TMAO 喷施百脉根,并进行干旱处理,结果表明:处理 28 天时,干旱喷施 TMAO(D-T)的植株的株高、叶片相对含水量、叶绿素含量和光化学效率显著高于干旱喷施 ddH₂O(D-W)的植株,同时,D-T 组的叶片电解质渗漏率和超氧阴离子积累显著低于 D-W 组的植株。复水 7 天后, D-T 组叶绿素含量仍显著高于 D-W 组,但其余指标在两者间无显著差异。这些结果表明了叶面喷施 TMAO 可以缓解干旱胁迫对百脉根的伤害,为百脉根干旱栽培提供了有效的调控手段。

关键词:百脉根;TMAO;干旱胁迫;生理指标

中图分类号:S541.6

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)01-0323-08

Foliar Spraying of the New Osmolyte TMAO Improves the Drought Tolerance of *Lotus japonicus*

ZHENG Zhi-long¹, HU Min¹, NIU Kui-ju², YANG Zhi-min¹, ZHUANG Li-li^{1*}

(1. College of Agro-Grassland Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu Province 210095, China;

2. College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu Province 730070, China)

Abstract: The objective of this study was to determine whether the novel osmolyte trimethylamine N-oxide (TMAO) enhances drought tolerance of *Lotus japonicus* and to preliminarily reveal the corresponding physiological mechanisms. *L. japonicus* ecotype ‘Miyakojima’ MG-20 was used in the study. Five concentrations of TMAO (0.1 mmol·L⁻¹, 0.5 mmol·L⁻¹, 1 mmol·L⁻¹, 5 mmol·L⁻¹, and 10 mmol·L⁻¹) and ddH₂O were sprayed on MG20 leaves daily for 7 d, plants were then immediately subjected to drought treatment for 28 d, followed by rewatering for 7 d. Based on plant phenotype, 5 mmol·L⁻¹ TMAO was selected as the best concentration to improve the drought tolerance of *L. japonicus*. To further investigate the underlying physiological mechanism, 5 mmol·L⁻¹ TMAO was sprayed on leaves for 7 d followed by drought tolerance evaluation. After 28 days of drought, plant height, leaf relative water content (LRWC), chlorophyll content (Chl), and photochemical efficiency (F_v/F_m) were significantly lower in both drought-stressed plants sprayed with ddH₂O (D-W) or TMAO (D-T) compared to well-watered controls sprayed with ddH₂O (W-W) or TMAO (W-T). However, these parameters were significantly higher in the D-T group than in the D-W group. Concurrently, leaf relative electrolyte leakage (EL) and superoxide anion (O²⁻) accumulation in leaves were significantly higher in the D-W and D-T groups compared to the W-W and W-T groups, but significantly lower in the D-T group than in the D-W group. Following 7 days of rewatering, chlorophyll content remained significantly higher in the D-T group compared to the D-W group, while no significant differences were observed in the

收稿日期:2025-06-16;修回日期:2025-07-31

基金项目:甘肃农业大学草业生态系统教育部重点实验室开放课题(编号:KLGE202211);甘肃省自然科学基金项目(编号:23JRRA1416);国家自然科学基金面上项目(编号:32171689)资助

作者简介:郑智龙(1999-),男,汉族,江西赣州人,硕士,主要从事豆科牧草生物技术研究,E-mail: zhilongzheng@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: nauzll@njau.edu.cn

other measured parameters between these two groups. These results indicate that foliar application of TMAO can alleviate drought-induced damage in *L. japonicus*, providing an effective approach for improving cultivation under drought conditions.

Key words: *Lotus japonicus*; TMAO; Drought stress; Physiological index

干旱作为威胁全球生态平衡最大的自然灾害之一,具有发生频率高、持续时间长及影响范围广等特点,对农业生产、生态环境和社会经济发展产生深远的影响^[1]。渗透调节物质的积累是植物在非生物胁迫条件下适应和生存的重要反映^[2-4],其可通过调节细胞渗透性、稳定细胞内大分子蛋白与生物膜的结构和功能、清除活性氧等方式保护植物细胞免受伤害^[4-5]。目前已报道的渗透调节物质有甜菜碱、糖类、多胺和脯氨酸等^[4-7]。大量研究表明,外源施加这些渗透调节物质可以提高植物的抗性^[8-10]。新型渗透物质的开发及其应用一直是研究的热点。

氧化三甲胺(Trimethylamine N-oxide, TMAO)是一种在动物体内自然存在的维持蛋白质稳定性的关键渗透调节剂,因其可能导致心血管疾病、肾病以及人类糖尿病而受到广泛关注^[11-13]。TMAO由三甲胺(Trimethylamine, TMA)在黄素单加氧酶(Flavin-containing monooxygenase, FMOs)的N-加氧作用下生成,可作为分子伴侣,帮助蛋白质保持正确的折叠状态^[14-16]。2021年, Catalá 等^[17]的研究表明,过量表达 FMO 基因的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)植株在冷害、脱水及高盐胁迫下,呈现更高的存活率、更多的叶片数目以及更大的鲜重,且积累较高水平的 TMAO;此外,当野生型拟南芥遭遇低温、缺水或高盐环境时,其 TMAO 含量显著升高,说明植物含有内源 TMAO^[17]。随后检测双子叶植物番茄(*Solanum lycopersicum*)和烟草(*Nicotiana tabacum*)及单子叶植物大麦(*Hordeum vulgare*)和玉米(*Zea mays*)中 TMAO 含量,发现 TMAO 广泛存在于植物中,表明其功能具有保守性。外源喷施 TMAO 能提高番茄和拟南芥对于低温、缺水和高盐的耐受性^[17]。最新的研究表明,外源喷施 TMAO 可使木本植物巨尾桉(*Eucalyptus grandis* × *urophylla*)保持较低的丙二醛含量及电解质渗透率,从而维持其细胞膜稳定性;同时还能稳定光合电子传递链并调控气孔开度^[18]。转录组测序结果表明,外源添加 TMAO 激活了苯丙烷类物质生物合成、光合作用及碳代谢等生物过程^[18]。因此, TMAO 作为一种新型的渗透调节物质,能够提高植物对非生物胁迫的耐受性。然而, TMAO 在其他物种中的有效

性还有待研究。

百脉根(*Lotus japonicus*)是豆科百脉根属的多年生草本植物,其叶色翠绿、花朵鲜艳、茎叶柔嫩、营养丰富、适口性好,同时,百脉根根系发达,具有良好的水土保持功能。因此,百脉根是优良的牧草、生态草和地被植物^[19-21]。百脉根多着生在潮湿山坡、草地、田野或者河滩地^[18],干旱胁迫显著影响百脉根的生长及地理分布^[22-23]。本研究拟通过干旱胁迫前叶面喷施的方法,探讨喷施不同浓度的 TMAO 对于干旱胁迫下百脉根生长状况的影响,筛选出能提高百脉根抗旱能力的最佳 TMAO 浓度。进一步探究喷施最佳浓度的 TMAO 对于干旱胁迫下百脉根生理指标的影响,以期在百脉根生产中使用 TMAO 化学调控手段提高耐旱性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料与生长条件

供试材料是百脉根生态型‘Miyakojima’ MG-20,种子收集于2021年4月。本试验于2022年10—12月在南京农业大学草业学院智能人工气候室内进行,智能人工气候室设置的昼夜条件为16 h/8 h,昼夜温度为25°C/20°C,湿度为60%。

将营养土、蛭石和珍珠岩按照9:3:1的比例进行混匀,再放入60°C烘箱烘干。将烘干的土装入形状和体积一致的花盆中,再称量花盆和干土的重量(G_1)。将花盆放置在装满水的周转箱中,让土充分吸收水分,称量花盆和湿土的重量(G_2)。选择饱满、大小均匀的种子,使用砂纸打磨破除硬实,将种子播种在土壤表面,再轻轻覆盖一层土。每日喷水保证种子萌发成苗,每周浇灌定量的营养液。

1.2 试验设计及取样

TMAO购自南京沃博生物科技有限公司(品牌为GLP BIO,货号为GC40928),相对分子质量为75.1,纯度>95%。

对于浓度筛选试验,为保证所有植株都处于同样的水分条件,同一个花盆(长宽高为:40 cm×30 cm×20 cm)中播种6个小区,每个小区播种30

粒种子。待萌发后进行间苗,每个小区保留 20 株幼苗,待苗龄一个月时开展喷施试验。每盆植株的 6 个小区植株叶面分别喷施 ddH₂O 和 5 个浓度(0.1 mmol·L⁻¹, 0.5 mmol·L⁻¹, 1 mmol·L⁻¹, 5 mmol·L⁻¹ 和 10 mmol·L⁻¹)的 TMAO。每天上午 9:00 进行 1 次喷施,每盆每个处理(小区)喷施 5 mL,连续喷施 7 天。喷施时用不透水挡板进行隔离,防止不同处理间互相影响。喷施结束后,立即进行干旱处理 28 天,随后恢复浇水 7 天。试验分为对照组(整个实验周期 35 天都保持充足水分)和干旱组,各 4 盆,即 4 个重复。

喷施最佳浓度 5 mmol·L⁻¹ TMAO 的试验,材料准备参考浓度筛选试验,每 30 粒播种成一个小区,每个花盆共 2 个小区。试验分为对照组和干旱组,各 4 盆,按如上方法进行喷施。在干旱处理 7 天、14 天、21 天、28 天及复水 7 天进行取样并进行生理指标的测定。

1.3 测定指标和方法

1.3.1 土壤相对含水量(Soil relative water content, SRWC)的测定 参照 Wang 等^[24]的方法,采用称重法测定土壤相对含水量。用电子秤称取实验开始前花盆和干土重量(G_1)、花盆和吸饱水分的土重量(G_2)及喷施或取样前实际花盆重量(G_3),利用公式计算 SRWC。

$$\text{SRWC}(\%) = (G_3 - G_1) / (G_2 - G_1) \times 100$$

1.3.2 株高的测定 每个重复随机选取 10 株植株,用直尺测定从土壤表面往上到枝条顶端的绝对高度,取其平均值。

1.3.3 叶片相对含水量(Leaf relative water content, LRWC)的测定 参照 Ding 等^[25]的方法测定叶片相对含水量。取 0.1 g 左右完全展开的叶片称量鲜重(Fresh weight, FW),用吸水纸包裹放入装有 35 mL 超纯水的离心管中置于 4℃ 冰箱保存 24 h。待叶片充分吸收水分,用吸水纸擦净叶片表面的水珠称量饱和重(Turgid weight, TW);随后放入烘箱烘干称干重(Dry weight, DW)。将测定的数据代入以下公式进行计算:叶片相对含水量 LRWC(%) = $(FW - DW) / (TW - DW) \times 100$ 。

1.3.4 相对电解质渗漏率(Relative electrolyte leakage, EL)的测定 参照 Jespersen 等^[26]的方法,

取 0.1 g 左右完全展开的叶片并用吸水纸包裹放入装有 35 mL 超纯水的离心管,室温摇床振荡 24 h 后测定初始电解质渗漏率 C_0 ;随后将样品在 121℃ 高温灭菌 20 min,冷却到室温后再次测定最终电解质渗漏率 C_1 。将测定的数据代入以下公式进行计算:相对电解质渗漏率 EL(%) = $C_0 / C_1 \times 100$ 。

1.3.5 总叶绿素(Chlorophyll content, Chl)的测定 参照 Tait 等^[27]的方法,取 0.1 g 左右完全展开的叶片放入装有 8 mL 二甲基亚砜的 10 mL 离心管中抽提叶绿素。使用紫外分光光度计(GE Healthcare Life Sciences, UK)于 663 nm 与 645 nm 波长下测定吸光度。测定结束将叶片放入烘箱中烘干测定干重。将测定的数据代入以下公式进行计算:

$$\text{总叶绿素含量}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DW}) = [(13.95 \times A_{663} - 6.88 \times A_{645} + 13.95 \times A_{645} - 7.23 \times A_{663}) \times 0.01] / \text{DW}$$

1.3.6 光化学效率(F_v/F_m)的测定 采用叶绿素荧光仪(OPTI-Sciences, USA)测定 F_v/F_m ,每次测定在同一时间选取不同植株的同一位置的叶片。

1.3.7 超氧阴离子 $O_2^{\cdot-}$ 染色 参照 Xu 等^[28]的方法,配制 25 mmol·L⁻¹ HEPES 缓冲液和 0.5 mg·L⁻¹ NBT 溶液,混合配成 $O_2^{\cdot-}$ 染色液于锥形瓶中避光保存。取完全展开的叶片放入 30 mL 混合液,染色 18 h,取出样片进行脱色处理并拍照记录。

1.4 数据分析

采用 SPSS 26.0 软件对数据进行单因素 ANOVA 分析,用 Duncan 法多重比较进行差异显著性检验($P < 0.05$),用 Sigmaplot 14.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 提高百脉根耐旱性的最适 TMAO 浓度筛选

采用称重法控制土壤含水量,如图 1 所示,在第 0 天,干旱组和浇水对照组所有处理的土壤相对含水量在 96.93%~97.58% 之间。在开始干旱处理后的 35 天中,对照组四个重复的土壤含水量维持在 90.00%~97.86% 之间(图 1)。干旱组的土壤相对含水量随着干旱胁迫程度的增加,呈现下降的趋势。在干旱第 7 天干旱组的 SRWC 降至 71.03%,在干旱 28 天降至 7.17%。复水 7 天后,土壤 SRWC 恢复至对照水平(图 1)。

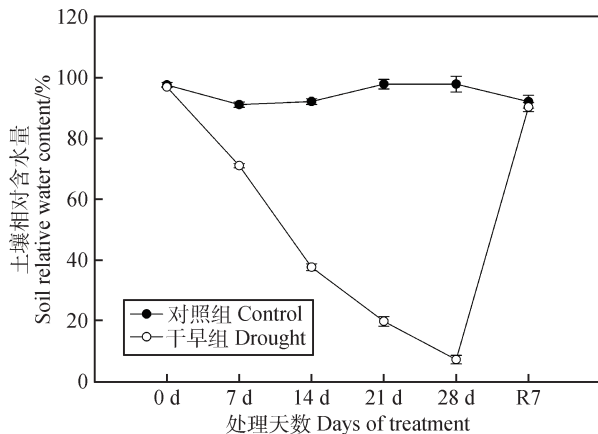


图1 最适TMAO浓度筛选试验中土壤相对含水量的监测

Fig. 1 Soil relative water content under drought stress

在喷施7天后,即干旱第0天,所有处理的百脉根幼苗的大小基本一致(图2A和2D),浇水组植株随处理时间逐渐长大,维持高的绿叶率(图2B和2C)。在干旱第28天,喷施 ddH_2O 的植株叶片发生萎焉和枯黄现象最严重,喷施不同浓度TMAO的处理组绿叶率都要优于喷施水(图2E)。复水7天后,干旱组喷施 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO的处理植株绿叶数量最多,整体生长状态优于干旱喷 ddH_2O 组及其他浓度TMAO处理的植物(图2F)。

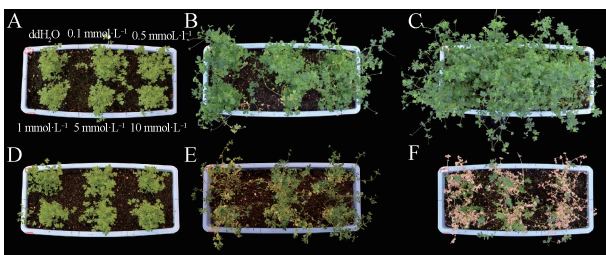


图2 提高百脉根耐旱性的最适TMAO浓度的筛选

Fig. 2 Screening of the optimal TMAO concentration for improving the drought tolerance of *Lotus japonicus*

注:A,浇水对照0天;B,浇水对照28天;C,浇水对照35天;D,干旱处理0天;E,干旱处理28天;F,干旱处理28天后复水7天

Note: A, water control at 0 d; B, water control at 28 d; C, water control at 35 d; D, drought treatment for 0 d; E, drought treatment for 28 d; F, rewater for 7 d after 28 d drought stress

2.2 干旱胁迫下喷施 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO对百脉根表型及株高的影响

如图3所示,在连续喷施7天的 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO和 ddH_2O 后,即干旱处理第0天,浇水对照组喷施 ddH_2O (W-W)、浇水对照组喷施TMAO(W-T)、干旱处理喷施 ddH_2O (D-W)及干旱处理喷施TMAO(D-T)4个处理的百脉根幼苗的大小基本一致(图3A和3C)。第28天,D-T处理的植株地上

部长势明显要好于D-W组(图3D)。株高数据表明,在干旱处理第0天、第7天和第14天,4个处理间(W-W, W-T, D-W和D-T)百脉根植株的株高无显著差异。在干旱第21天和第28天,D-W组植株的株高显著低于浇水对照组,而D-T组的植株高度未发生显著改变。但干旱28天时,D-T组植株的株高要比D-W组显著高出2.74 cm。在干旱28天结束后进行复水7天,D-T处理组株高仍比D-W组高,但不存在显著差异(图4)。

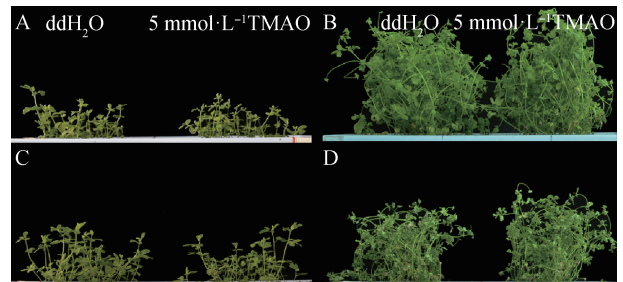


图3 干旱胁迫下喷施 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO百脉根表型的变化

Fig. 3 Phenotype of *Lotus japonicus* after spraying

$5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO under drought stress

注:A,浇水对照0天;B,浇水对照28天;C,干旱处理0天;D,干旱处理28天。所有图片中左侧植物喷施 ddH_2O ,右侧植物喷施 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO

Note: A, water control at 0 d; B, water control at 28 d; C, drought treatment at 0 d; D, drought treatment at 28 d. In all the pictures, the plants on the left were sprayed with ddH_2O , while the plants on the right were sprayed with $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO

2.3 干旱胁迫下喷施 $5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ TMAO对百脉根叶片相对含水量及相对电解质渗漏率的影响

在干旱第7天时,4个处理间百脉根植株的叶片相对含水量(LRWC)无显著差异,LRWC在84.60%~88.88%之间(图5A)。浇水对照组植株(W-W和W-T)的LRWC在35天内基本保持不变,但D-W组的植株在干旱的第14天LRWC显著低于其他3个处理。在干旱第28天时,D-T处理植株的LRWC下降至54.75%,显著低于浇水对照组,但显著高于D-W组。在干旱结束后进行复水,干旱组的两个处理的叶片相对含水量恢复至对照水平(图5A)。

对照组(W-W和W-T)植株的相对电解质渗透率(EL)在19%~23%之间。在干旱第14天,D-W和D-T两个处理植株的EL显著高于对照组,但这两个处理之间没有显著差异(图5B)。在干旱第28天时,D-W处理植株的EL分别是W-W和W-T处理组植株的1.97倍和1.88倍,且D-W处理植株的

EL比D-T处理植株显著提高1.15倍。复水7天后,D-W和D-T处理的EL仍显著高于W-W和W-T,D-T的EL低于D-W,但没有显著差异(图5B)。

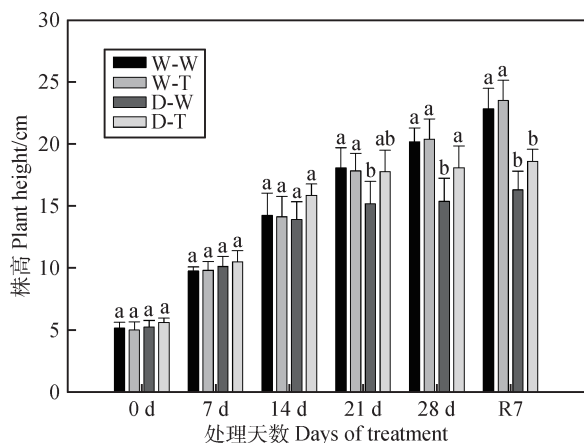


图4 5 mmol·L⁻¹ TMAO处理对干旱胁迫下百脉根株高的影响

Fig. 4 The effect of 5 mmol·L⁻¹ TMAO treatment on the plant height of *Lotus japonicus* under drought stress

注: W-W, 浇水喷施 ddH₂O; W-T, 浇水喷施 5 mmol·L⁻¹ TMAO; D-W, 干旱处理喷施 ddH₂O; D-T, 干旱处理喷施 5 mmol·L⁻¹ TMAO; R7, 干旱后复水 7 天。不同的小写字母表示在同一处理时间不同处理间差异显著 ($P < 0.05$), 柱子上的竖线表示平均值 ± 标准误差。下同
Note: W-W, water control that spraying ddH₂O; W-T, water control that spraying 5 mmol·L⁻¹ TMAO; D-W, drought stress treatment that spraying ddH₂O; D-T, drought stress treatment that spraying 5 mmol·L⁻¹ TMAO; R7, rewater for 7 d after drought stress. Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments on the same day ($P < 0.05$), and the vertical lines on the columns represent the ± standard error of the average value. The same as below

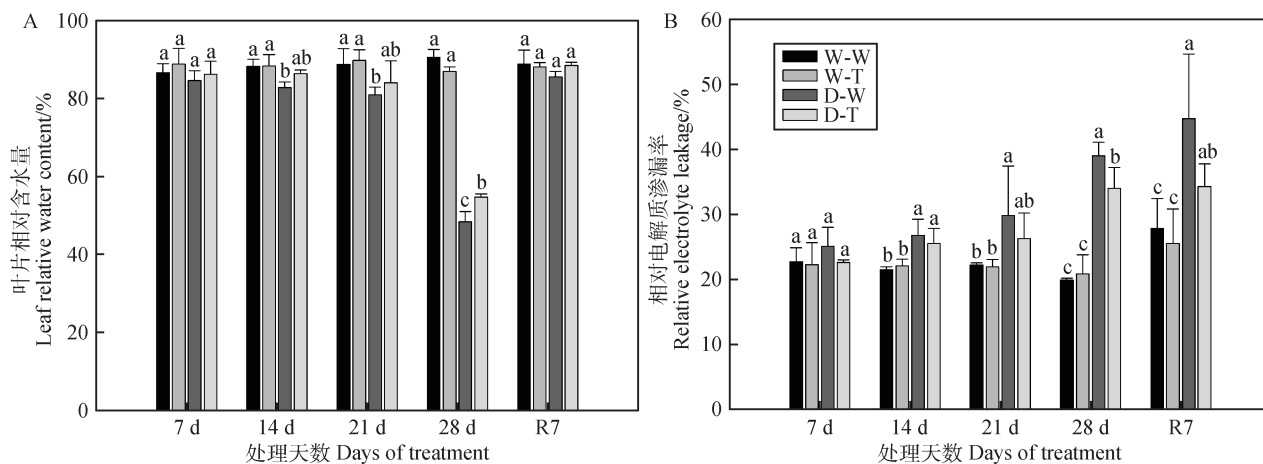


图5 5 mmol·L⁻¹ TMAO处理对干旱胁迫下百脉根叶片相对含水量(A)及电解质渗漏率(B)的影响

Fig. 5 The effect of 5 mmol·L⁻¹ TMAO treatment on the relative leaf water content (A) and relative electrolyte leakage rate (B) of *Lotus japonicus* under drought stress

2.4 干旱胁迫下喷施TMAO对叶绿素含量及光化学效率的影响

干旱第7天、第14天及第21天时,总叶绿素含量在四个处理间植株无显著差异(图6A)。在干旱第28天时,D-W和D-T两个处理植株的总叶绿素含量显著低于对照组,但D-T处理植株的叶绿素含量显著高于D-W组。复水7天后,D-T处理植株的叶绿素含量要显著高于W-W,W-T和D-W处理。

随着干旱时间的延长,D-W和D-T两个处理植株的 F_v/F_m 总体呈现逐渐下降的趋势。在干旱第14天时,D-W和D-T两个处理植株与对照组的两个处理相比光化学效率显著下降,这两个处理间植株的 F_v/F_m 没有显著差异。而在干旱第28天时,D-W处理植株的 F_v/F_m 显著低于D-T处理。复水7天时,两个干旱处理组植株的光化学效率恢复至对照水平(图6B)。

2.5 干旱胁迫下喷施TMAO对超氧阴离子的影响

通过染色可以直观看出超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)在百脉根叶片的积累情况。如图7所示,在干旱第28天时,W-W和W-T两个对照植株叶片染色较浅,而D-W和D-T两个处理植株叶片染色较深,但D-T处理植株的叶片斑点颜色较D-W处理浅,表明在干旱胁迫下外源喷施TMAO可以减少百脉根叶片中 $O_2^{\cdot-}$ 的积累。

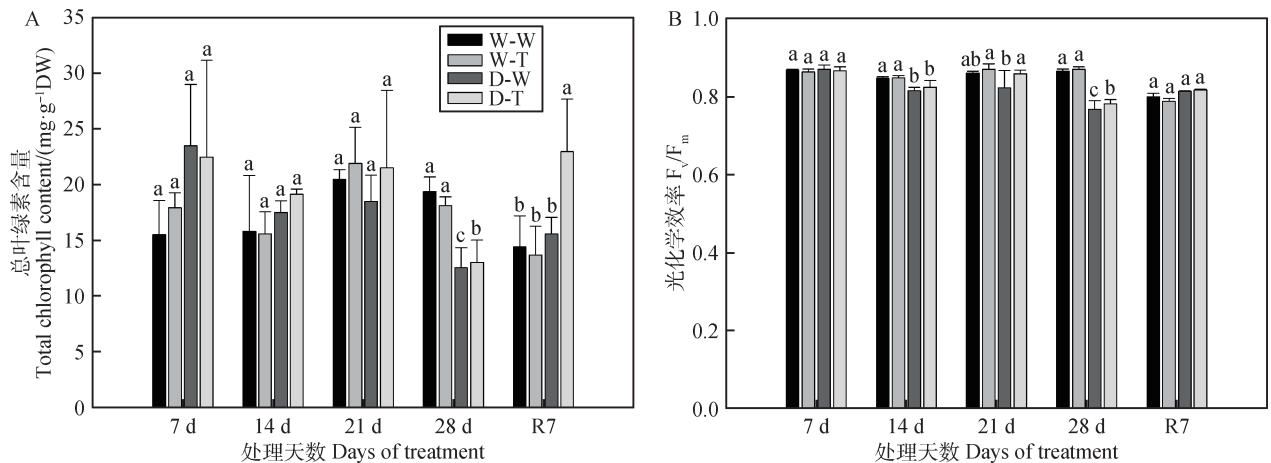


图 6 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ TMAO 处理对干旱胁迫下百脉根总叶绿素含量(A)及光化学效率(B)的影响

Fig. 6 The effect of $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ TMAO treatment on the total chlorophyll content (A) and photochemical efficiency (B) of *Lotus japonicus* under drought stress

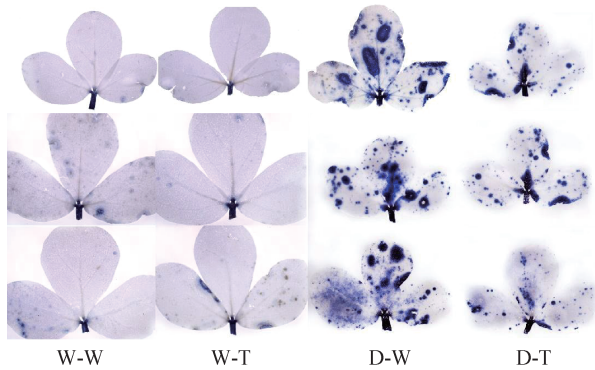


图 7 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ TMAO 处理对干旱胁迫下百脉根超氧阴离子积累的染色结果

Fig. 7 The results of superoxide anion staining in *Lotus japonicus* leaves under drought stress treated with $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ TMAO

注:样品采集于干旱 28 天,每个处理展示三片叶的染色结果

Note: The samples were collected on 28 d after drought, and the staining results of three leaves were displayed for each treatment

3 讨论

植物通过生理生化反应激活系统性响应以抵御干旱胁迫。产生并积累渗透调节物质是植物耐受逆境最常见的重要策略之一^[29]。Catalá 等研究结果表明,当拟南芥、番茄、烟草等植物受到低温、缺水、盐的非生物胁迫时,植物体内的 TMAO 水平显著增加,表明 TMAO 在植物适应非生物胁迫方面发挥作用^[17]。Li 等^[18]在巨尾桉中的研究也表明,外源喷施 TMAO 可增强巨尾桉的光合作用能力从而提高其抗旱性。在本实验中,我们通过叶面喷施不同浓度 TMAO,发现干旱处理 28 天时,各个浓度的 TMAO 均能使植物保持较高的绿叶率,这与 Catalá

等及 Li 等喷施 TMAO 提高植物在干旱条件下叶绿素含量或光合作用能力结果一致^[17-18]。本研究结果进一步表明 TMAO 的功能具有保守性,在不同物种中,外源喷施 TMAO 后植株均能表现出较好的抗胁迫能力。在生产实践中,合理选择一些外源物质(渗透调节物质、激素和抗氧化剂类等)对植物进行叶面喷施,可以减轻非生物胁迫对植物造成的伤害,进而改善品质、提高质量,甚至减少死亡^[8,30-31]。因此,TMAO 作为一种新型的渗透剂,在植物生产中具有潜在的应用前景。

长期干旱会导致植物生理代谢的显著变化,包括细胞膨压丧失、水分矿物质平衡失调以及光合作用受抑制等。同时,干旱胁迫通过引发细胞脱水并产生活性氧,直接影响植物栽培^[2-3,32]。本研究也发现,百脉根遭受干旱胁迫后,植物发生萎蔫、枯黄、株高降低的现象;同时,其叶片含水量、叶绿素含量及光化学速率降低,而叶片的电解质渗漏率升高,且叶片由于积累较多的超氧阴离子而染色变深。选择最适浓度 TMAO 连续喷施百脉根叶片 7 天,随后干旱处理 28 天后,喷施 TMAO 的百脉根植株具有较高的叶片相对含水量、叶绿素含量及光化学效率。这可能是由于 TMAO 作为渗透剂,使得植株能够保持较高的细胞膨压,从而保护植物叶肉细胞内光合系统稳定,仍维持较高的光合效率。同时,在干旱胁迫下,喷施 TMAO 的植株相较于喷施 ddH₂O 的植株表现出更低的相对电解质渗漏率和更少的活性氧积累水平(较少的 O₂^{·-}染色),这表明喷施 TMAO 的植物经受较小的细胞膜损伤,产生较少的活性氧,或者清除活性氧的水平较高。因此,

喷施 TMAO 组植株相比喷施 ddH₂O 组植株具有较高的株高和较少的枯黄率,说明外源喷施 TMAO 可以促进百脉根的抗逆性。值得注意的是,干旱后复水 7 天,喷施 TMAO 组植株仅比喷施 ddH₂O 组植株具有较高的叶绿素含量,其他指标差异均消失。TMAO 的这种抗逆能力与甜菜碱、多胺和脯氨酸等渗透调节物质相似^[8,30-31],TMAO 与其他渗透调节物质之间是否有协同调控效应? TMAO 作为分子伴侣,主要帮助哪些蛋白维持正确折叠? 百脉根中有几个 TMAO 合成关键酶 FMO 基因拷贝,其是否存在功能冗余,FMO 的表达是否受到外源 TMAO 的调控,外源喷施 TMAO 是否引起内源 TMAO 含量的升高? 这些科学问题,还有待后续研究。

4 结论

综上,本研究确定了 5 mmol·L⁻¹ TMAO 为叶片喷施提高百脉根耐旱性的最佳浓度。喷施 5 mmol·L⁻¹ TMAO 能够促进百脉根的生长、提高其叶片相对含水量、叶绿素含量及光化学效率,减缓相对电解质渗漏率的升高和超氧阴离子的积累,从而增强了干旱胁迫下百脉根的抗旱能力。研究结果为新型渗透剂 TMAO 的应用提供了理论和实践基础。

参考文献

- [1] ETESAMI H, CHEN Y L. Sustainable agriculture under drought stress[M]. New York: Academic Press, 2025: 489-498
- [2] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought[J]. Science, 2020, 368(6488): 266-269
- [3] HAGHPANAH M, HASHEMIPETROUDI S, ARZANI A, et al. Drought tolerance in plants: physiological and molecular responses[J]. Plants, 2024, 13(21): 2962
- [4] SHARMA A, SHAHZAD B, KUMAR V, et al. Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress[J]. Biomolecules, 2019, 9(7): 285
- [5] YANCEY P H. Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses[J]. Journal of Experimental Biology, 2005, 208 (Pt 15): 2819-2830
- [6] HOSSAIN M, WANI S, BHATTACHARJEE S, et al. Drought stress tolerance in plants[M]. Cham: Springer International Publishing, 2016: 105-143
- [7] OZTURK M, TURKYILMAZ UNAL B, GARCÍA-CAPARRÓS P, et al. Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants[J]. Physiologia Plantarum, 2021, 172(2): 1321-1335
- [8] FENG D, LIU W X, CHEN K, et al. Exogenous substances used to relieve plants from drought stress and their associated underlying mechanisms[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(17): 9249
- [9] 李钰辉, 刘瑞, 罗玉容, 等. 多胺调控青海草地早熟禾抗旱性[J]. 草地学报, 2024, 32(4): 1210-1216
- [10] LI Y H, LIU R, LUO Y R, et al. Polyamines regulate drought tolerance in Kentucky bluegrass cultivar 'Qinghai' [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(4): 1210-1216
- [11] 董文科, 马祥, 周学文, 等. 外源甜菜碱对低温胁迫下紫花苜蓿幼苗生理特性的影响[J]. 草地学报, 2019, 27(1): 130-140
- [12] DONG W K, MA X, ZHOU X W, et al. Effects of exogenous Glycine betaine on the physiological characteristics in *Medicago sativa* seedlings under low-temperature stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2019, 27(1): 130-140
- [13] AWWAD H M, GEISEL J, OBEID R. Determination of trimethylamine, trimethylamine N-oxide, and taurine in human plasma and urine by UHPLC - MS/MS technique[J]. Journal of Chromatography B, 2016, 1038: 12-18
- [14] FENNEMA D, PHILLIPS I R, SHEPARD E A. Trimethylamine and trimethylamine N-oxide, a flavin-containing monooxygenase 3 (FMO3) -mediated host-microbiome metabolic axis implicated in health and disease[J]. Drug Metabolism and Disposition, 2016, 44(11): 1839-1850
- [15] SHI C X, PEI M H, WANG Y, et al. Changes of flavin-containing monooxygenases and trimethylamine-N-oxide may be involved in the promotion of non-alcoholic fatty liver disease by intestinal microbiota metabolite trimethylamine[J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2022, 594: 1-7
- [16] STRAMBINI G B, GONNELLI M. Singular efficacy of trimethylamine N-oxide to counter protein destabilization in ice[J]. Biochemistry, 2008, 47(11): 3322-3331
- [17] JETHVA P N, UDGAONKAR J B. The osmolyte TMAO modulates protein folding cooperativity by altering global protein stability[J]. Biochemistry, 2018, 57(40): 5851-5863
- [18] RU G Y, LIU X L, GE Y W, et al. Trimethylamine N-oxide (TMAO) doubly locks the hydrophobic core and surfaces of protein against desiccation stress[J]. Protein Science, 2024, 33(8): e5107
- [19] CATALÁ R, LÓPEZ-COBOLLO R, ÁLVARO BERBÍS M, et al. Trimethylamine N-oxide is a new plant molecule that promotes abiotic stress tolerance[J]. Science Advances, 2021, 7(21): eabd9296
- [20] LI H, WANG H R, WEI S Y, et al. Trimethylamine-N-oxide enhances drought tolerance in *Eucalyptus* by increasing photosynthesis[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2025, 222: 109768
- [21] 杜桂娟, 马凤江, 刘晓宏, 等. 优良园林绿化地被植物百脉根[J]. 北方园艺, 2006(2): 107
- [22] DU G J, MA F J, LIU X H, et al. Excellent ground cover plant for garden landscaping: *Lotus corniculatus* [J]. Northern Horticulture, 2006(2): 107

- [20] 张本瑜, 师尚礼. 73份俄罗斯百脉根的营养价值和相对饲喂价值的评价[J]. 草原与草坪, 2017, 37(1): 67-78
ZHANG B Y, SHI S L. Evaluation of nutritive value and RFV of 73 *Lotus corniculatus* germplasms of Russia[J]. Grassland and Turf, 2017, 37(1): 67-78
- [21] BEUSELINCK P R. Trefoil: The science and technology of the Lotus [M]. Madison: CSSA Special Publications, 1999: 97-119
- [22] 陈超, 赵丽丽, 王普昶, 等. 百脉根对干旱胁迫的生长、生理生态响应及其抗旱性评价[J]. 水土保持学报, 2014, 28(3): 300-306
CHEN C, ZHAO L L, WANG P C, et al. Growth, physiological ecology responses of *Lotus corniculatus* materials to drought stress and evaluation of drought resistance[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2014, 28(3): 300-306
- [23] 李亚娇, 马培杰, 罗文举, 等. 干旱胁迫对百脉根形态和生理指标的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2023(24): 85-93
LI Y J, MA P J, LUO W J, et al. Effects of drought stress on morphological and physiological indexes of *Lotus japonicus*[J]. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2023(24): 85-93
- [24] WANG X, VIGNJEVIC M, JIANG D, et al. Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. Vinjett[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(22): 6441-6456
- [25] DING Y J, ZHANG X X, LI J L, et al. Transcriptome-based weighted gene co-expression network analysis reveals the photosynthesis pathway and hub genes involved in promoting tiller growth under repeated drought-rewatering cycles in perennial ryegrass[J]. Plants, 2024, 13(6): 854
- [26] JESPERSEN D, HUANG B R. Proteins associated with heat-induced leaf senescence in creeping bentgrass as affected by foliar application of nitrogen, cytokinins, and an ethylene inhibitor[J]. Proteomics, 2015, 15(4): 798-812
- [27] TAIT M A, HIK D S. Is dimethylsulfoxide a reliable solvent for extracting chlorophyll under field conditions?[J]. Photosynthesis Research, 2003, 78(1): 87-91
- [28] XU Y, XU Q, HUANG B R. Ascorbic acid mitigation of water stress-inhibition of root growth in *association* with oxidative defense in tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 807
- [29] SERRAJ R, SINCLAIR T R. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions?[J]. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2): 333-341
- [30] CHEN T H H, MURATA N. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2002, 5(3): 250-257
- [31] ASHRAF M, FOOLAD M R. Roles of *Glycine* betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2): 206-216
- [32] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management [J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185-212

(责任编辑 闵芝智)