

李啸云,吕春娜,王 舰,等. 干旱胁迫下马铃薯的生理响应及相关性分析[J]. 江苏农业科学,2023,51(24):50-59.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.24.007

# 干旱胁迫下马铃薯的生理响应及相关性分析

李啸云<sup>1</sup>,吕春娜<sup>1</sup>,王 舰<sup>1,2,3,4,5</sup>,王 芳<sup>1,2,3,4,5</sup>

(1. 青海大学农牧学院,青海西宁 810016; 2. 青海省农林科学院生物技术研究所,青海西宁 810016;

3. 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室,青海西宁 810016;

4. 青藏高原生物技术教育部重点实验室,青海西宁 810016; 5. 青海省马铃薯育种重点实验室,青海西宁 810016)

**摘要:**探讨了不同干旱处理对马铃薯生长发育的影响,揭示了干旱处理下不同时期马铃薯生长和生理指标的变化并为干旱地区马铃薯合理灌溉、抗旱品种选育与改良提供理论依据。以青薯 9 号和品系 12-13-40 为试验材料,通过盆栽试验法分析 2 个马铃薯品种(系)在正常处理(土壤田间持水量的 70%~75%)和 4 个干旱处理(土壤田间持水量的 55%~60%、40%~45%、25%~30%、10%~15%)下单株产量、单株结薯数、株高、茎粗、根长、叶绿素含量(SPAD 值)、生化特性过氧化物酶(POD)活性、丙二醛(MDA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、光合作用( $P_n$ 、 $G_s$ )的变化并和品种抗旱系数进行相关性分析。结果表明,2 个马铃薯品种(系)在正常处理(T<sub>0</sub>)和干旱处理(T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub>、T<sub>3</sub>、T<sub>4</sub>)下,株高、茎粗、根长、净光合速率、单株结薯数和单株产量总体表现为 T<sub>0</sub> > T<sub>1</sub> > T<sub>2</sub> > T<sub>3</sub> > T<sub>4</sub>,POD 活性、MDA 含量和 SPAD 值总体表现为 T<sub>0</sub> < T<sub>1</sub> < T<sub>2</sub> < T<sub>3</sub> < T<sub>4</sub>,SOD 活性在胁迫初期表现为 T<sub>0</sub> < T<sub>1</sub> < T<sub>2</sub> < T<sub>3</sub> < T<sub>4</sub>,随着胁迫时间的延长表现为 T<sub>0</sub> > T<sub>1</sub> > T<sub>2</sub> > T<sub>3</sub> > T<sub>4</sub>。说明不同干旱处理条件下对马铃薯生长及生理指标有不同程度的影响。不同干旱处理条件下,品种青薯 9 号各指标的变化幅度均小于品系 12-13-40,品种青薯 9 号的抗旱性强于品系 12-13-40,说明不同生理指标的变化幅度与品种耐旱性有关。单株产量、株高变化量( $\Delta$ 株高)与抗旱系数呈极显著正相关,与相对叶绿素含量变化量( $\Delta$ SPAD)、超氧化物歧化酶活性的变化量( $\Delta$ SOD)、单株结薯数量呈显著正相关。丙二醛含量的变化量( $\Delta$ MDA)与抗旱系数呈显著负相关,说明株高、SPAD 值、超氧化物歧化酶(SOD)活性、丙二醛(MDA)含量、单株结薯数量和单株产量可以作为马铃薯品种(系)抗旱性的鉴定指标。

**关键词:**马铃薯;干旱胁迫;田间持水量;抗旱性评价;生理响应;相关性分析

**中图分类号:**S532.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)24-0050-10

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是世界主要粮食作物之一,我国种植面积占 22%<sup>[1]</sup>,其主产区主

要分布在干旱与半干旱地区<sup>[2]</sup>。马铃薯属于浅根系作物,对水分亏缺十分敏感<sup>[3-4]</sup>,干旱发生时不及时供水,将会对其产量造成严重影响<sup>[5]</sup>。

收稿日期:2023-02-02

基金项目:青海省科技项目青藏高原特色种质资源鉴定、创新与优异基因挖掘项目(编号:2022-ZJ-902);青海省“昆仑英才-高端创新创业人才”计划培养人才(领军人才)项目;现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-9)。

作者简介:李啸云(1998—),男,甘肃定西人,硕士研究生,主要从事作物遗传育种研究。E-mail:1223277623@qq.com。

通信作者:王 芳,副研究员,主要从事马铃薯遗传育种、种质资源创新、脱毒种薯生产等研究,E-mail:qhwh324@163.com;王 舰,研究员,主要从事马铃薯种质资源、遗传育种研究,E-mail:jianwang2197@163.com。

干旱胁迫会引起马铃薯形态特征的变化,最直接的变化是造成植株萎蔫,抑制株高、主茎、根系的生长<sup>[6]</sup>。研究表明,作物株高、茎粗是影响产量的重要因素<sup>[7-8]</sup>,充足的水分供应能够促进马铃薯株高的形成,干旱胁迫会严重抑制马铃薯株高的生长,且干旱胁迫越严重,对马铃薯株高影响越大,因此抗旱性强的马铃薯品种株高降幅小<sup>[9]</sup>。马铃薯植株根系的生长对干旱胁迫响应程度明显于根系数量<sup>[10]</sup>。

干旱胁迫时植物会产生大量的活性氧(reactive

相关性和主成分分析[J]. 辽宁农业科学,2013(3):11-14.

[15]王慧敏,彭振英,李新国,等. 67 个花生品种主要农艺性状的变异及相关性分析[J]. 山东农业科学,2019,51(9):91-96.

[16]殷冬梅,李栓柱,崔党群. 花生主要农艺性状的相关性和聚类分析[J]. 中国油料作物学报,2010,32(2):212-216.

[17]范小玉,陈 雷,贺群领,等. 黄淮海中南片小粒花生主要农艺

性状、品质性状相关性分析及主成分分析[J]. 山东农业科学,2021,53(1):20-25.

[18]王晓军,孙东雷,王宗标,等. 江苏省花生地方品种农艺性状分析[J]. 江苏农业科学,2013,41(9):77-80.

[19]华福平,李晓亮,张 毅. 河南省夏播花生主要数量性状与产量的相关和通径分析[J]. 中国种业,2010(4):42-44.

oxygen species, ROS), 这类物质的积累会对植物的生长发育产生严重的毒害作用。研究发现, 植物通过抗氧化酶系统消除活性氧, 维持植物的正常生长<sup>[11]</sup>。超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 和过氧化物酶 (peroxidase, POD) 是抗氧化酶系统中调控植物活性氧积累的 2 种重要的酶。SOD 在植物抗氧化过程中最先作出反应, 清除细胞中多余的超氧阴离子, 减少 ROS 对细胞的损害<sup>[12-13]</sup>。POD 也是马铃薯细胞中重要的抗氧化防御酶, SOD 与 POD 的平衡对维持细胞功能至关重要。丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 是细胞膜脂过氧化的产物。干旱胁迫下, MDA 在细胞内累积, 能够降低膜系统的稳定性, 引起膜透性增强, 加重细胞膜的伤害<sup>[14]</sup>。

光合作用是影响作物生长和产量形成的关键指标<sup>[15]</sup>, 已有研究表明, 干旱胁迫严重影响植物的光合作用<sup>[16-17]</sup>, 还会引起叶片气孔关闭, 降低净光合速率<sup>[18]</sup>, 叶内发生气孔限制, 导致净光合速率降低。干旱胁迫下, 植物可以调节蒸腾作用和光合作用, 提高植物对外界环境适应性的能力<sup>[19]</sup>。叶绿体作为绿色植物光合作用的主要场所, 其含量直接反映叶片光能的利用率。研究表明, 马铃薯 SPAD (soil and plant analyzer development) 值可间接反映作物叶片叶绿素的含量<sup>[20]</sup>, 一些植物逆境胁迫相关研究表明, 一定程度的干旱会导致植物叶片中叶绿素含量 (SPAD 值) 的升高<sup>[21]</sup>。

目前, 关于马铃薯抗旱的生理研究多有报道<sup>[22-23]</sup>, 但研究多以大田试验为主<sup>[24-25]</sup>, 而不稳定降雨、滴灌不均匀出水等因素对干旱试验的影响较大<sup>[26]</sup>。本研究在严格把控土壤水分含量的条件下, 比较在不同干旱处理条件下马铃薯生长特性、SPAD 值、SOD 活性、POD 活性、MDA 含量及光合特性的差异, 结合分析干旱对马铃薯块茎产量的影响, 进一步阐明干旱胁迫对马铃薯生长发育的影响, 为干旱地区选育改良抗旱马铃薯品种和节水灌溉提供参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

以生育期相近且抗旱性不同的青海主栽晚熟马铃薯品种青薯 9 号、品系 12-13-40 (以下简称 13-40) 为参试材料, 由青海省农林科学院生物技术研究所提供。

### 1.2 试验设计

本试验于 2022 年 5 月 16 日在青海大学进行。

采用盆栽控水方式, 试验塑料盆直径 30 cm、高 25 cm。蛭石与有机肥以体积比 2:1 的比例混和, 每盆填装 5.0 kg。以尿素 270 kg/hm<sup>2</sup>、磷肥 90 kg/hm<sup>2</sup> 和钾肥 160 kg/hm<sup>2</sup> 全部作基肥。施用 时换算成每盆的肥料用量 (基肥: 尿素、过磷酸钙、氯化钾各 1.134、0.378、0.672 g), 种植前将基肥施入盆内灌水混匀、沉实。5 月 16 日种植, 将块茎切块定植后灌溉至土壤持水量 (70% ~ 75%)。使用 TDR 350 土壤水分测定仪 (美国 Spectrum) 监控土壤体积含水量 ( $\theta_v$ ) 变化, 补水方法为称质量法, 每 2 d 补水 1 次。观察到 50% 塑料盆中马铃薯出现幼苗即约播种后第 30 天时进行干旱处理, 共设置 5 组持续性干旱处理水平, 分别为田间持水量的 70% ~ 75% (T0, 为对照)、55% ~ 60% (T1)、40% ~ 45% (T2)、25% ~ 30% (T3) 和 10% ~ 15% (T4)。每个处理设 3 次重复。在试验期间定期更换盆栽位置, 减少温棚内的边际效应。控水处理后 1 周开始每 12 d 测定叶片的 SPAD 值、净光合速率 (net photosynthetic rate,  $P_n$ ) 和气孔导度 (stomatal conductance,  $G_s$ ), 每个处理随机挑选 3 株, 测定株高、茎粗和根长, 取顶叶下完全展开的第 3、第 4 张复叶, 称质量后迅速在液氮中冷冻, 置于 -80 °C 冰箱中备用, 用作 SOD、POD 活性及 MDA 含量的测定。

### 1.3 测定指标与方法

1.3.1 生长指标的测定 株高: 采用卷尺测量茎基部到生长最高点的距离。茎粗: 采用游标卡尺测量地上部第 2 茎节的直径。根长: 将整个植株连同土壤倒出, 将植株和土壤分开, 之后用水冲洗, 用卷尺测定根长。在马铃薯苗期至淀粉积累期, 每隔 12 d 取 3 株记录各株株高、茎粗、根长。

1.3.2 生理生化指标的测定 SPAD 值: 从干旱处理开始至收获, 每 12 d 使用便携式叶绿素计 (SPAD-502 型, Konica Minolta Sakai, Osaka, Japan) 对顶芽向下的第 3、4 张完全展开叶的 SPAD 值进行测量, 测定时间为 10:00; POD 活性的测定采用南京建成测试盒 (A084-3-1); SOD 活性的测定采用南京建成测试盒 (A001-1); MDA 含量测定采用南京建成测试盒 (A003-1)。

1.3.3 光合参数测定 使用便携式光合仪 (LI-6400XT 型号, LI-COR, 美国) 测定净光合速率 ( $P_n$ ) 和气孔导度 ( $G_s$ ) (参比 CO<sub>2</sub> 浓度为 400  $\mu$ L/L) 以及光合有效辐射 (photosynthetically active radiation, PAR), 测定时间为 08:00—10:00。

1.3.4 马铃薯产量 收获时,每个处理取6株,分别计块茎数、单株块茎质量(g)。

1.3.5 马铃薯抗旱性评价 抗旱系数 = 干旱胁迫处理产量/非胁迫处理产量<sup>[27]</sup>;抗旱系数的分级标准:抗旱系数 > 0.3,为高抗;0.1 ≤ 抗旱系数 ≤ 0.3,为中抗;抗旱系数 < 0.1,为低抗<sup>[27]</sup>。

#### 1.4 数据处理

用 Excel 2019 进行数据统计,用 SPSS 26.0 进行单因素方差分析,显著性分析用 Duncan's 法 ( $\alpha = 0.05$ ),相关性分析用 Spearman 相关系数法 (Spearman's rank correlation coefficient),用 Origin 2018 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同干旱处理对马铃薯生长发育的影响

#### 2.1.1 不同干旱处理对马铃薯株高的影响 由图

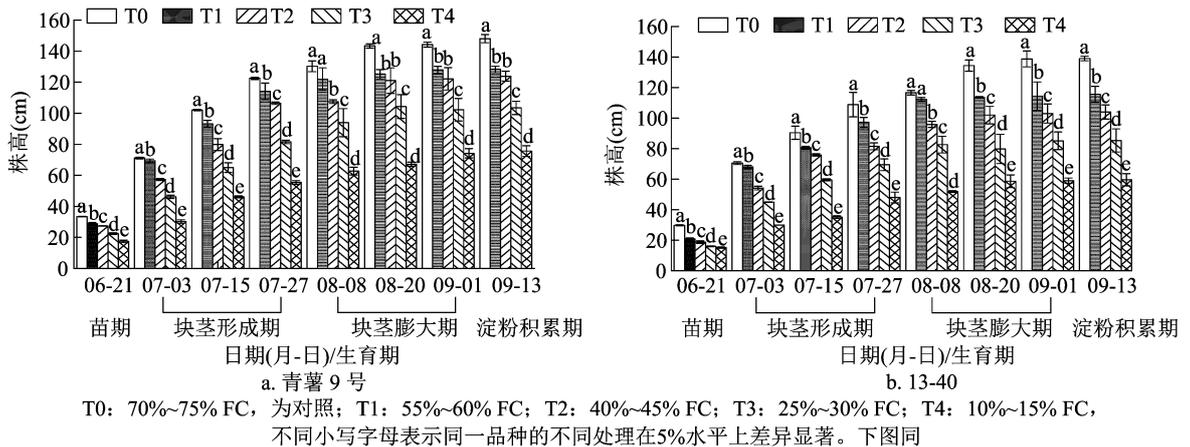


图1 不同干旱处理对马铃薯株高的影响

2.1.2 不同干旱处理对马铃薯茎粗的影响 由图2可知,不同干旱处理条件下的马铃薯品种(系)茎粗均表现为  $T0 > T1 > T2 > T3 > T4$ 。随着干旱处理时间的增长,在各干旱处理下,马铃薯茎粗显著低于对照(除8月8日品种青薯9号和品系13-40的T1处理) ( $P < 0.05$ ),其中,T1处理下茎粗降幅较小,品种青薯9号和品系13-40的全生育期平均茎粗较T0分别降低7.3%和9.4%。T2、T3和T4处理下,品种青薯9号的全生育期平均茎粗较T0分别降低15.5%、22.8%和36.7%。T2、T3和T4处理下,品系13-40的全生育期平均茎粗较T0分别降低15.5%、23.5%和41.4%。在所有干旱处理下,品系13-40平均茎粗下降幅度均 > 品种青薯9号,说明品系13-40茎粗对干旱胁迫的响应程度 > 品种青薯9号。

1可知,不同干旱处理条件下的马铃薯品种(系)株高均表现为  $T0 > T1 > T2 > T3 > T4$ 。随着干旱处理时间的延长,各干旱处理的马铃薯株高显著低于对照(除8月8日品种青薯9号的T1处理和8月8日品系13-40的T1处理) ( $P < 0.05$ ),其中,T1处理下株高降幅较小,品种青薯9号和品系13-40的全生育期平均株高较T0分别降低9.63%和12.79%。T2、T3和T4处理下,品种青薯9号的全生育期平均株高较T0分别降低16.7%、30.8%和52.1%。T2、T3和T4处理下,品系13-40的全生育期平均株高较T0分别降低23.3%、36.9%和56.9%。在所有干旱处理下,品系13-40平均株高下降幅度均大于品种青薯9号,说明品系13-40株高对干旱胁迫的响应程度大于品种青薯9号。

2.1.3 不同干旱处理对马铃薯根长的影响 由图3可知,不同干旱处理条件下的马铃薯品种(系)根长均表现为  $T0 > T1 > T2 > T3 > T4$  (除7月3日、7月15日品种青薯9号的T3、T4处理和7月3日品系13-40的T3、T4处理)。各干旱处理下根长降幅较小,品种青薯9号在各干旱处理下全生育期平均根长较T0分别降低4.76%、5.40%、5.23%和6.35%,而品系13-40的全生育期平均根长较T0分别降低5.44%、5.89%、6.42%和7.04%。生长初期,品种青薯9号和品系13-40的T3和T4处理的根长 > T0处理。在所有干旱处理下,品系13-40平均根长下降幅度均 > 品种青薯9号,说明品种青薯9号的根系吸收水分和养分性能优于品系13-40,生长初期,干旱处理对马铃薯的根系的生长有促进作用。

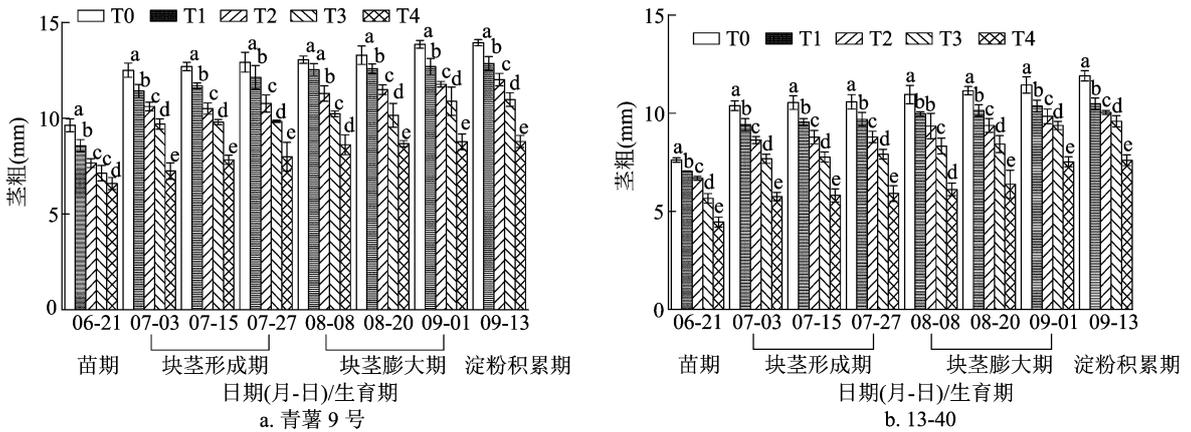


图2 不同干旱处理对马铃薯茎粗的影响

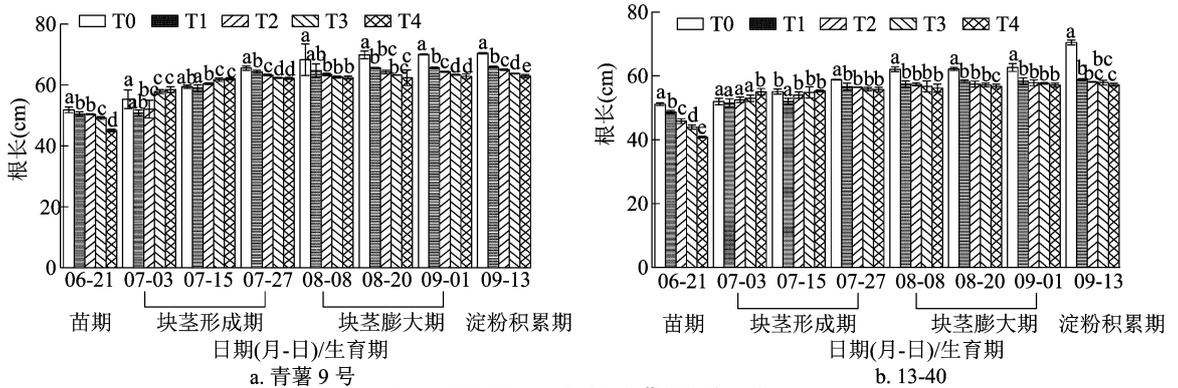


图3 不同干旱处理对马铃薯根长的影响

## 2.2 不同干旱处理对马铃薯叶片相对叶绿素含量及光合作用的影响

由图4可知,不同干旱处理条件下的马铃薯品种(系)叶片相对叶绿素含量总体上表现为  $T_0 < T_1 < T_2 < T_3 < T_4$ 。品种青薯9号在各干旱处理下全生育期平均SPAD值较 $T_0$ 分别升高3.68%、6.98%、10.25%和16.57%,而品系13-40的全生育期平均SPAD值较 $T_0$ 分别升高5.57%、9.69%、18.42%、24.14%。在所有干旱处理下,品系13-40平均SPAD值上升幅度均大于品种青薯9号,说明品系13-40对干旱的响应程度>品种青薯9号。由图5可知,各处理中净光合速率随时间的推移有下降的趋势,其净光合速率表现为  $T_0 > T_1 > T_2 > T_3 > T_4$ 。在全生育期下, $T_1$ 处理的平均净光合速率降幅较小,品种青薯9号和品系13-40的平均净光合速率较 $T_0$ 处理分别降低9.89%和17.18%, $T_2$ 、 $T_3$ 和 $T_4$ 处理下,品种青薯9号的平均净光合速率较 $T_0$ 处理分别降低17.21%、23.14%和31.68%。 $T_2$ 、 $T_3$ 和 $T_4$ 处理下,品系13-40的平均净光合速率较 $T_0$ 处理分别降低33.08%、46.20%和

55.67%。说明在所有干旱处理下,品系13-40平均净光合速率下降幅度均大于品种青薯9号。由图6可知,在各干旱处理下的不同时期,各处理的气孔导度均显著低于对照( $P < 0.05$ ),除品种青薯9号在6月21日的 $T_1$ 处理和品系13-40在7月3日的 $T_1$ 处理相比于 $T_0$ 处理差异不显著外,干旱胁迫会导致马铃薯SPAD值升高,净光合速率和气孔导度降低。说明干旱胁迫后马铃薯叶片保持绿色并不能引起光合作用增强。

## 2.3 不同干旱处理对马铃薯叶片生理特性的影响

### 2.3.1 不同干旱处理对马铃薯叶片SOD活性的影响

由图7可知,不同干旱处理条件下的马铃薯品种(系)叶片SOD活性9月1日之前均表现为  $T_0 < T_1 < T_2 < T_3 < T_4$ ,9月1日后则表现为  $T_0 > T_1 > T_2 > T_3 > T_4$ 。品种青薯9号在各干旱处理下全生育期平均SOD活性较 $T_0$ 处理分别升高4.65%、5.72%、7.90%和11.14%,而品系13-40的SOD活性较 $T_0$ 处理分别升高5.93%、6.39%、8.72%、13.00%。持续干旱胁迫至块茎膨大期会引起马铃薯氧化防御酶SOD活性的升高,持续干旱胁迫至淀

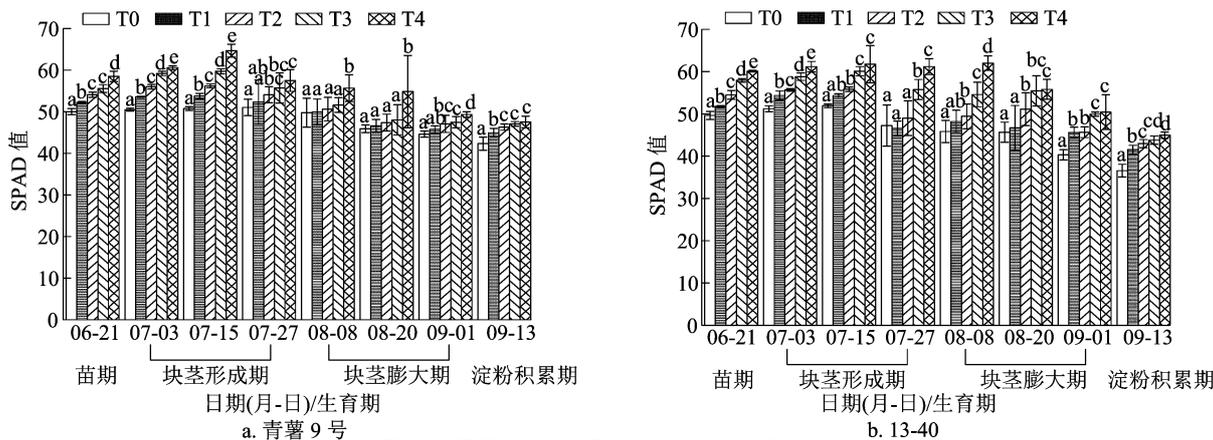


图4 不同干旱处理对马铃薯 SPAD 值的影响

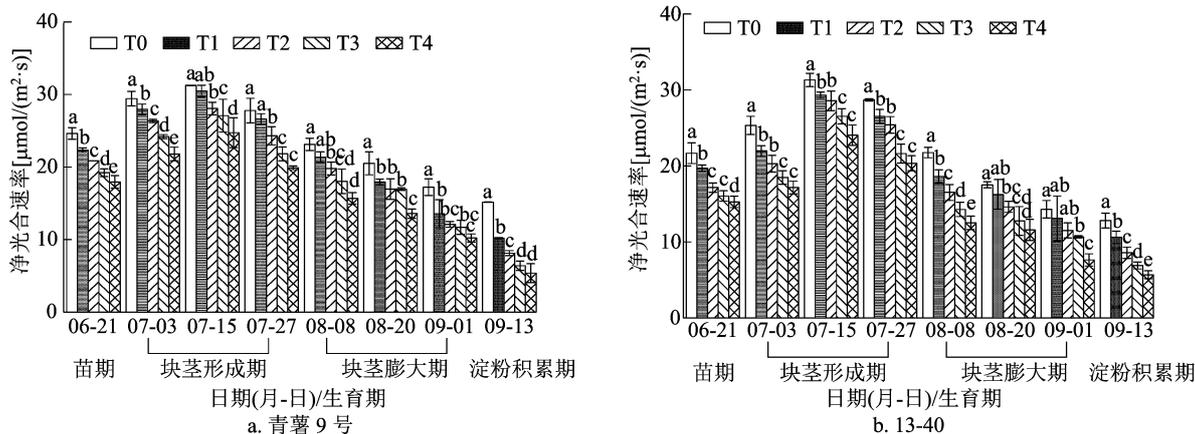


图5 不同干旱处理对马铃薯净光合速率的影响

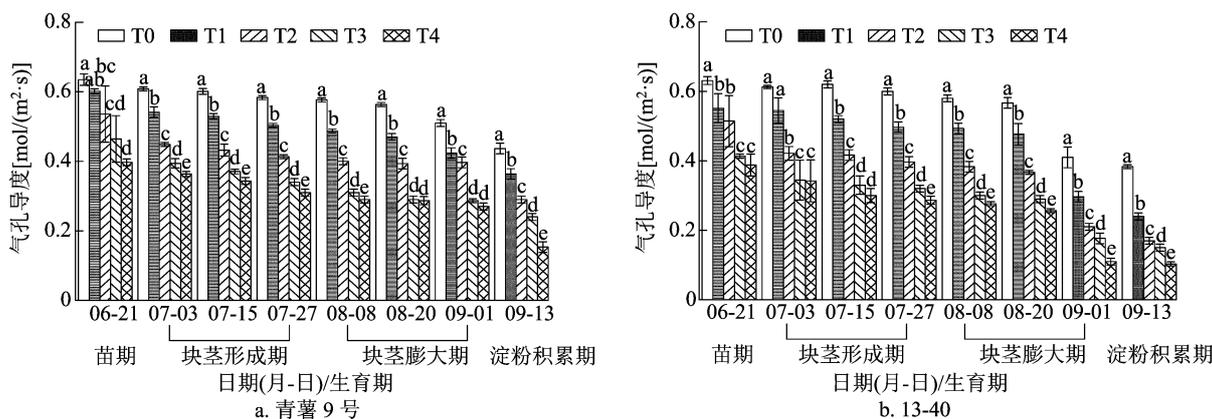


图6 不同干旱处理对马铃薯气孔导度的影响

粉积累期会引起马铃薯氧化防御酶 SOD 活性的降低。在所有干旱处理下, 品系 13-40 平均 SOD 活性上升幅度均大于品种青薯 9 号, 说明马铃薯 SOD 活性对干旱时间的长短有一定地耐受范围, 干旱时间的延长会导致马铃薯 SOD 活性的降低, 不同干旱处理条件下品系 13-40 对干旱的响应程度大于品种青薯 9 号。

2.3.2 不同干旱处理对马铃薯叶片 POD 活性的影响 由图 8 可知, 不同干旱处理条件下的马铃薯品种(系)叶片 POD 活性变化随着生育期的推移表现为先增加再减小的变化趋势, 各品种马铃薯叶片 POD 活性总体上表现为  $T0 < T1 < T2 < T3 < T4$ 。品种青薯 9 号在各干旱处理下全生育期平均 POD 活性较 T0 处理分别升高 1.28%、1.39%、3.18%

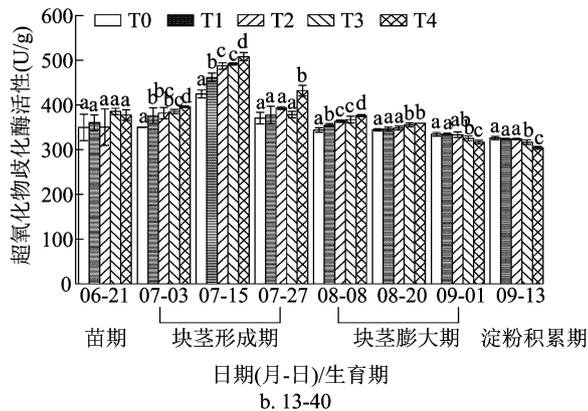
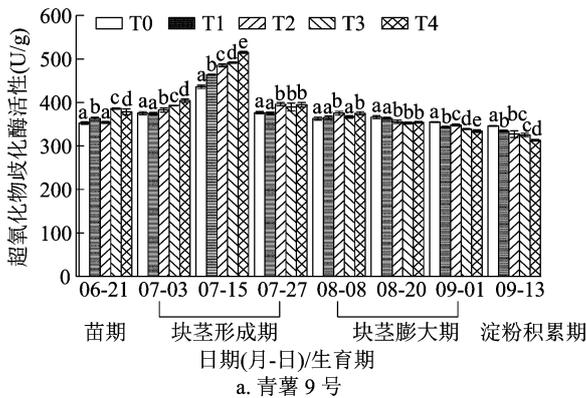


图7 不同干旱处理对马铃薯叶片 SOD 活性的影响

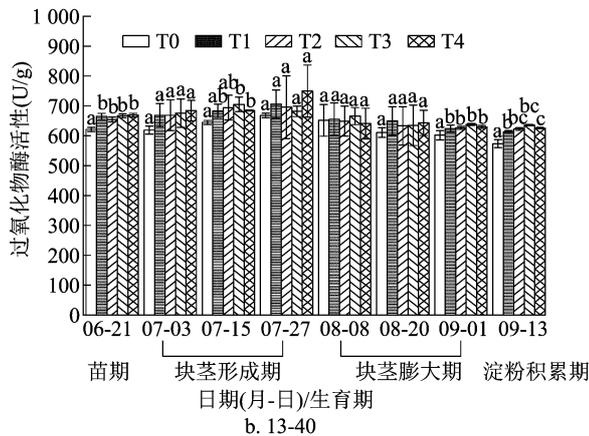
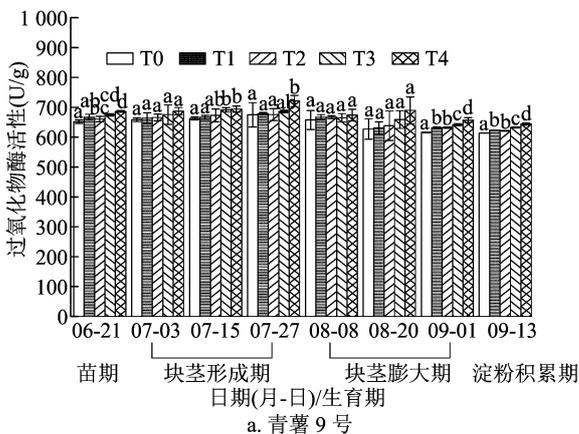


图8 不同干旱处理对马铃薯叶片 POD 活性的影响

和 5.64%，而品系 13-40 的 POD 活性较 T0 处理分别升高 5.48%、5.07%、6.27% 和 6.73%。在所有干旱处理下，品系 13-40 平均 POD 活性上升幅度均大于品种青薯 9 号，说明干旱胁迫会引起马铃薯氧化防御酶 POD 活性的升高，不同干旱处理条件下品系 13-40 对干旱的响应程度大于品种青薯 9 号。

2.3.3 不同干旱处理下对马铃薯叶片 MDA 含量的影响 由图 9 可知，不同干旱处理条件下的马铃薯品种（系）叶片 MDA 含量总体上表现为  $T0 < T1 < T2 < T3 < T4$ 。品种青薯 9 号在各干旱处理下全生育期平均 MDA 含量较 T0 处理分别升高 1.28%、1.39%、3.18% 和 5.64%，而品系 13-40 的 MDA 含量较 T0 处理分别升高 5.48%、5.07%、6.27% 和 6.73%。在所有干旱处理下，品系 13-40 平均 MDA 含量上升幅度均大于品种青薯 9 号，说明干旱胁迫会引起马铃薯 MDA 含量的升高，不同干旱处理条件下品系 13-40 对干旱的响应程度大于品种青薯 9 号。

#### 2.4 不同干旱处理对马铃薯产量的影响

由图 10 可知，各品种马铃薯单株结薯数量与单

株产量随着干旱处理地增大呈下降趋势，2 个马铃薯品种在各处理的单株结薯数量和单株产量低于 T0 处理。T1 ~ T4 处理下，品种青薯 9 号的单株产量均比 T0 处理减少 30.7% ~ 87.2%，品系 13-40 的单株产量均比 T0 处理减少 9.1% ~ 92.9%。T1 ~ T4 处理下，品种青薯 9 号的单株结薯数量均比 T0 处理减少 16.7% ~ 69.4%，品系 13-40 的单株结薯数量均比 T0 处理减少 32.2% ~ 71.0%。所有干旱处理下，品系 13-40 平均单株产量下降幅度均大于品种青薯 9 号。说明品系 13-40 单株结薯数量与单株产量比青薯 9 号对水分亏缺更为敏感。

2.5 不同干旱处理下各指标与抗旱系数的相关性分析

由表 1 可知，不同干旱处理条件下马铃薯的抗旱系数不同。根据抗旱系数分级标准，在 T1 和 T2 处理下，品种青薯 9 号和品系 13-40 抗旱性强，为高抗材料；T3 处理下，品种青薯 9 号和品系 13-40 抗旱性较强，为中抗材料；T4 处理下，品种青薯 9 号抗旱性较强，为中抗材料；品系 13-40 抗旱性较弱，为低抗材料。综合分析抗旱系数与马铃薯对干旱胁

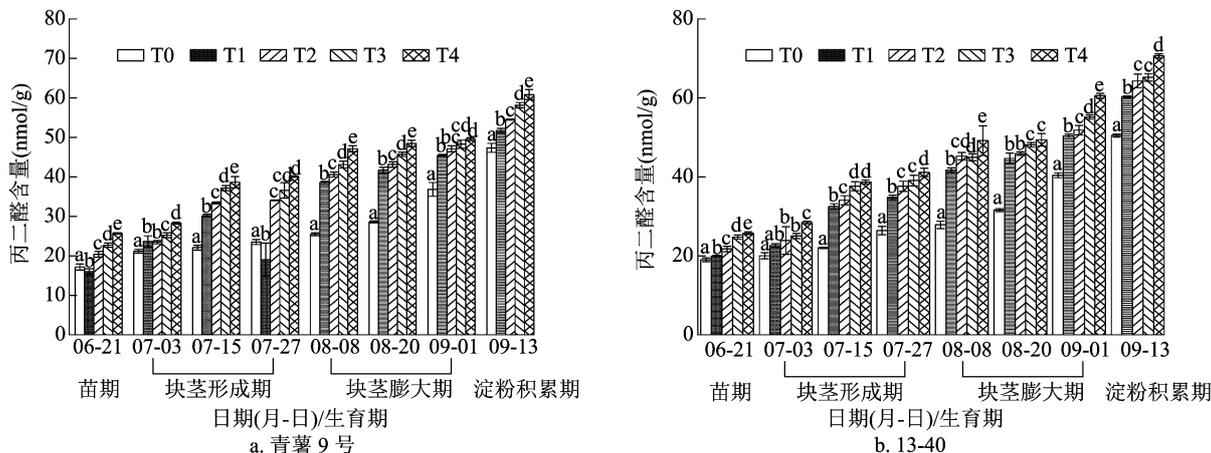


图9 不同干旱处理对马铃薯MDA含量的影响

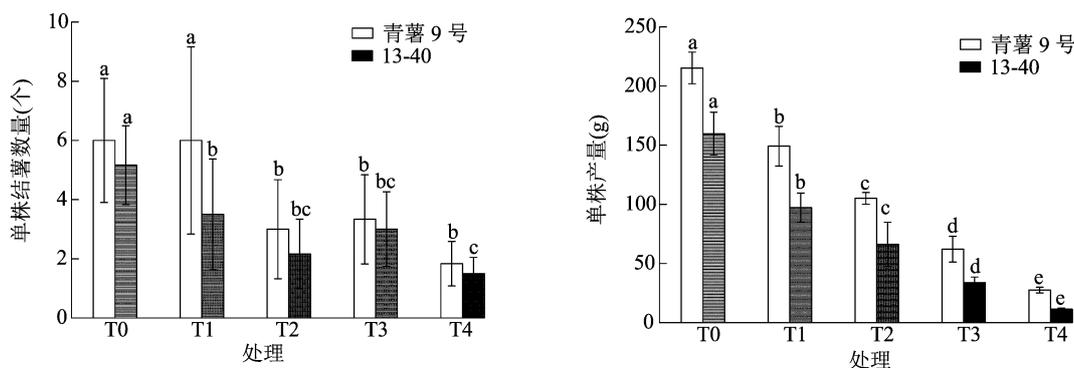


图10 不同干旱处理对马铃薯单株产量及单株结薯数量的影响

表1 不同干旱处理下马铃薯品种(系)抗旱系数

品种(系)	抗旱系数			
	T1 处理	T2 处理	T3 处理	T4 处理
青薯9号	0.69 ± 0.05a	0.49 ± 0.03b	0.29 ± 0.04c	0.13 ± 0.02d
13-40	0.61 ± 0.03a	0.41 ± 0.09b	0.21 ± 0.25b	0.07 ± 0.00c

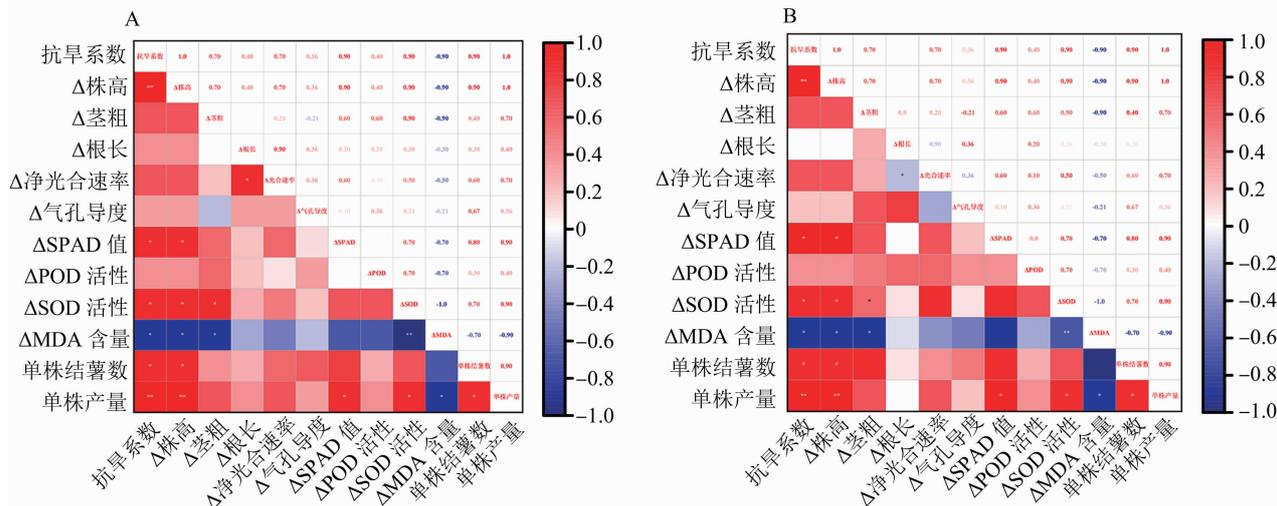
迫的响应程度分析,品种青薯9号的抗旱性强于品系13-40。

由图11可知,通过对2个品种的抗旱性系数与生长指标、光合指标、生理指标以及产量指标进行相关性分析发现,单株产量、 $\Delta$ 株高与抗旱系数呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), $\Delta$ SPAD值、 $\Delta$ SOD活性与单株结薯数量呈显著正相关( $P < 0.05$ )。 $\Delta$ MDA含量与抗旱系数呈显著负相关( $P < 0.05$ )。 $\Delta$ 茎粗、 $\Delta$ 净光合速率与抗旱系数相关性较高, $\Delta$ 气孔导度、 $\Delta$ POD活性次之, $\Delta$ 根长与抗旱系数相关性最低。

### 3 讨论

干旱胁迫引起了植物形态和结构的变化,从而抑制植物生长<sup>[28]</sup>。植物受到胁迫的伤害程度也可

以通过生长指标的变化反映<sup>[29]</sup>。研究表明,干旱胁迫会破坏植物细胞结构,严重影响细胞的扩张,限制株高的生长是植物在干旱胁迫下的一种自我调节<sup>[5-6]</sup>。本研究发现干旱胁迫后,马铃薯地上部分生长指标均显著降低,随着胁迫时间的延长,各指标下降明显。本试验发现,品种青薯9号地上部生长旺盛,与品系13-40相比对干旱胁迫的响应程度低,耐旱能力更强。本研究还发现,茎粗对干旱胁迫的响应程度低,表现为不同处理的茎粗差异较小。干旱胁迫影响植物的根系形态,进而影响其对水分的吸收能力。有研究指出,干旱胁迫的发生,植物可通过增加根长等形态变化对土壤水资源的有效利用<sup>[30-31]</sup>。本研究发现,在整个胁迫过程中,短期干旱胁迫时青薯9号和13-40的根长随着胁



\*表示显著相关( $P \leq 0.05$ ); \*\*表示极显著相关( $P \leq 0.01$ );  $\Delta$ 为9月13日与6月21日的差值

图11 不同干旱处理下马铃薯抗旱系数与测定指标的相关性

迫程度的增加而增长的趋势较为显著,说明短期干旱胁迫促进根系的生长,长期干旱胁迫抑制根系的生长。根系发达的马铃薯品种青薯9号受干旱胁迫影响较小,对干旱环境具有较强的抗旱性。本研究结果与李凤民等研究结果一致,土壤深层植物根系的伸长,可显著提高植物的抗旱能力<sup>[31]</sup>。与Sun等的研究结果相反,其研究表明在干旱胁迫下会降低玉米(*Zea mays* L.)的根冠比<sup>[32]</sup>。研究结果的差异可能与作物类型、胁迫程度和时间有关。

干旱胁迫会造成气孔关闭导致光合作用能力下降,进而影响光合产物积累,本研究表明,干旱胁迫处理后,净光合速率迅速下降,并在整个生育期内保持较低的水平,这与李鑫等在干旱胁迫对马铃薯生理响应的研究结果<sup>[33]</sup>一致。造成这种现象的可能原因是干旱抑制了气孔导度,进而限制了净光合速率,而干旱胁迫损伤叶片气孔会导致光合作用不能正常进行。叶绿素作为参与光合作用的天然色素,因此叶绿素含量可以反映植物遭受胁迫的健康状态<sup>[34]</sup>。SPAD值是叶片叶绿素含量的相对值,也能表示植株的绿色程度,可以用来反映叶片叶绿素含量<sup>[35-36]</sup>。研究发现,干旱胁迫会使植株的叶绿素相对含量上升,但随着干旱胁迫的加剧,叶绿体合成受到阻碍,叶绿素含量下降<sup>[37-38]</sup>。而程曦等的研究表明,干旱胁迫下花生(*Arachis hypogaea* L.)的SPAD值在不同生长阶段均呈下降趋势,且随着干旱程度的增加,SPAD值下降幅度增大<sup>[39]</sup>。本研究表明,不同干旱处理条件下均导致叶绿素相对含量

升高,这与Rolando等研究得出的干旱胁迫引起SPAD值上升的结论<sup>[40]</sup>一致,也与刘明池等在樱桃番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)研究中发现的干旱胁迫使番茄茎叶颜色变绿,SPAD值上升的结论<sup>[41]</sup>一致。因此,本研究结果说明在干旱胁迫下马铃薯叶片的持绿现象,只是植物对干旱胁迫的一种应激反应。

SOD和POD等酶类是防御活性氧对细胞损伤的重要保护酶系统。它们在清除自由基等方面起着重要作用<sup>[42]</sup>,在逆境条件下,抗氧化防御酶活性一般随胁迫程度增加而增加或者呈现先增加后降低的基本势态<sup>[43]</sup>。本研究结果表明,POD活性随干旱程度的增加呈上升趋势,在干旱处理前期,SOD活性升高,而在后期SOD活性下降。这与其他学者的研究结果<sup>[44-45]</sup>相同。在干旱胁迫初期,马铃薯通过升高保护酶活性来适应逆境的伤害,但长时间的干旱胁迫会超出马铃薯的耐受范围,使保护酶的活性不再升高,反而下降。说明保护酶的活性具有一定的耐受性,SOD活性比POD活性对于持续干旱的耐受性低。MDA含量是反映胁迫时细胞膜损伤程度的重要指标<sup>[46]</sup>。本研究发现,MDA含量随干旱处理的加剧而增加,这与其他抗逆性研究结果<sup>[47-48]</sup>一致。说明长期干旱胁迫破坏了植物保护酶系统的活性和平衡,活性氧的大量积累引发并加重细胞膜脂过氧化,从而破坏整个膜。

干旱严重限制了作物产量的形成,干旱胁迫会使产量显著降低<sup>[49-51]</sup>。黄正金等的研究表明,轻度

干旱胁迫影响小麦 (*Triticum aestivum* L.) 的千粒质量形成, 中度干旱胁迫影响每穗粒数和粒质量的形成<sup>[52]</sup>。严重的干旱胁迫会明显减少马铃薯结薯数量, 降低产量<sup>[53]</sup>。本研究表明, 马铃薯的单株结薯数量和单株产量随着干旱处理的加剧而减少, 与抗艳红等的研究结果<sup>[54]</sup>一致, 说明干旱胁迫通过减少结薯数量、薯块大小, 造成产量下降。

短期的干旱胁迫试验无法揭示植物生长发育、光合效应、叶片抗氧化酶活性和产量与干旱胁迫强度的关系, 无法准确判断马铃薯对干旱胁迫的生理响应。本研究采用持续性干旱处理, 利用和挖掘抗旱性指标评价干旱胁迫环境下 2 个马铃薯品种(系)的抗逆性, 为其在旱地栽培和抗旱育种提供更直接的理论指导和科学依据。

#### 4 结论

干旱胁迫对生长特性、光合特性、生理特性和产量特性均有显著影响, 2 个马铃薯品种随着胁迫程度的增加, 总体表现出株高、茎粗、根长、净光合速率、单株结薯数量和单株产量下降, POD 活性、MDA 含量和 SPAD 值的升高, SOD 活性先升高再下降。各参试品种(系)的单株产量、 $\Delta$ 株高与抗旱系数呈极显著正相关( $P < 0.01$ ), 单株结薯数、 $\Delta$ SPAD 值、 $\Delta$ SOD 活性与呈显著正相关( $P < 0.05$ )。 $\Delta$ MDA 含量与抗旱系数呈显著负相关( $P < 0.05$ )。因此, 株高、SPAD 值、SOD 活性、MDA 含量、单株结薯数量和单株产量可作为马铃薯品种抗旱性鉴定指标。

#### 参考文献:

- [1] Jansky S H, Jin L P, Xie K Y, et al. Potato production and breeding in China[J]. *Potato Research*, 2009, 52(1): 57–65.
- [2] 赵媛媛. 马铃薯抗旱资源的筛选及抗旱相关基因的鉴定[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
- [3] 金黎平, 吕文河. 马铃薯产业与美丽乡村—2020[M]. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2020.
- [4] Bélanger G, Walsh J R, Richards J E, et al. Tuber growth and biomass partitioning of two potato cultivars grown under different n fertilization rates with and without irrigation[J]. *American Journal of Potato Research*, 2001, 78(2): 109–117.
- [5] 韦冬萍, 韦剑锋, 吴炫柯, 等. 马铃薯水分需求特性研究进展[J]. *贵州农业科学*, 2012, 40(4): 66–70.
- [6] 门福义, 刘梦芸. 马铃薯栽培生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [7] 李秀, 徐坤, 巩彪, 等. 生姜农艺性状与产量形成关系的多重分析[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(12): 2431–2437.
- [8] 邹盘龙, 黄永, 张世春. 九个马铃薯新品种的灰色关联度综合评价[J]. *南方农业*, 2018, 12(28): 14–17.
- [9] 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.
- [10] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. *Plant Physiology*, 1995, 109(1): 7–13.
- [11] Khan M A, Gemenet D C, Villordon A. Root system architecture and abiotic stress tolerance: current knowledge in root and tuber crops[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1584.
- [12] 阎成士, 李德全, 张建华. 植物叶片衰老与氧化胁迫[J]. *植物学通报*, 1999, 34(4): 398–404.
- [13] Martinez C A, Loureiro M E, Oliva M A, et al. Differential responses of superoxide dismutase in freezing resistant *Solanum curtilobum* and freezing sensitive *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress[J]. *Plant Science*, 2001, 160(3): 505–515.
- [14] 林永英. 水分胁迫对青冈叶片活性氧的伤害[J]. *福建林学院学报*, 2002, 22(1): 34–37.
- [15] 田丰, 张永成. 马铃薯光合速率与产量相关性研究[J]. *种子*, 2004, 23(6): 30–31.
- [16] 吴金芝, 黄明, 王志敏, 等. 干旱对冬小麦旗叶光合参数、产量和水分利用效率的影响[J]. *江苏农业学报*, 2021, 37(5): 1108–1118.
- [17] 王婷, 海梅荣, 罗海琴, 等. 水分胁迫对马铃薯光合生理特性和产量的影响[J]. *云南农业大学学报(自然科学版)*, 2010, 25(5): 737–742.
- [18] 田再民, 龚学臣, 抗艳红, 等. 2 个马铃薯品种生长、光合特性及产量的比较[J]. *江苏农业科学*, 2014, 42(6): 82–83, 241.
- [19] Casson S A, Hetherington A M. Environmental regulation of stomatal development[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2010, 13(1): 90–95.
- [20] 苏云松, 郭华春, 陈伊里. 马铃薯叶片 SPAD 值与叶绿素含量及产量的相关性研究[J]. *西南农业学报*, 2007, 20(4): 690–693.
- [21] 刘素军, 蒙美莲, 陈有君, 等. 水分胁迫下马铃薯叶片光合特性的变化及其响应机制研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2018, 46(8): 29–38.
- [22] 胡萌萌, 张继宗, 张立峰, 等. 水分胁迫及复水对马铃薯生长发育及产量的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2021, 39(2): 95–101, 121.
- [23] 李青, 秦玉芝, 王万兴, 等. 马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 干旱胁迫生理特性及耐旱性分析[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(1): 259–268.
- [24] 杨宏伟, 刘文瑜, 冯焕琴, 等. 土壤含水量和磷肥对马铃薯生长发育及抗旱生理的影响[J]. *中国沙漠*, 2018, 38(2): 307–314.
- [25] 宿飞飞, 张静华, 李勇, 等. 不同灌溉方式对两个马铃薯品种生理特性和水分利用效率的影响[J]. *作物杂志*, 2018(5): 97–103.
- [26] 李久生, 陈磊, 栗岩峰. 地下滴灌灌水器堵塞特性田间评估[J]. *水利学报*, 2008, 39(10): 1272–1278.
- [27] 闫文渊, 秦军红, 段绍光, 等. 水分胁迫对不同熟性马铃薯生理特性的影响[J]. *中国蔬菜*, 2022(5): 44–52.

- [28] 于秋红,木巴热克·阿尤普,许盼云,等. 扁桃品种耐旱性评价及干旱胁迫下茎木质部自然栓塞度和解剖结构的比较[J]. 植物资源与环境学报,2022,31(6):15-24.
- [29] 邓珍,徐建飞,段绍光,等. PEG-8000模拟干旱胁迫对11个马铃薯品种的组培苗生长指标的影响[J]. 华北农学报,2014,29(5):99-106.
- [30] Jongrungrklang N, Toomsan B, Vorasoot N, et al. Rooting traits of peanut genotypes with different yield responses to pre-flowering drought stress [J]. Field Crops Research, 2011, 120(2): 262-270.
- [31] 李凤民,赵松岭. 黄土高原半干旱区作物水分利用研究新途径[J]. 应用生态学报,1997,8(1):104-109.
- [32] Sun C X, Shen X Y. Study on the relationship between ecotype and physiological activity of roots system and drought resistance in maize [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2002, 17(3): 20-24.
- [33] 李鑫,孙超,毕真真,等. 不同干旱水平对马铃薯光合特性和耐旱性的影响[J]. 植物生理学报,2019,55(8):1197-1210.
- [34] 苏晓琼,王美月,束胜,等. 外源亚精胺对高温胁迫下番茄幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响[J]. 园艺学报,2013,40(12):2409-2418.
- [35] 张铭. 不同花生品种对干旱胁迫与复水的响应及其机理[D]. 泰安:山东农业大学,2017.
- [36] 朱丽丽,李井会,宋述尧. 大白菜叶片SPAD值与叶绿素含量及含氮量的关系[J]. 北方园艺,2010(23):15-17.
- [37] 侯舒婷,张倩,刘思岑,等. 黄金香柳对水分胁迫的生长与生理响应[J]. 西北植物学报,2014,34(12):2491-2499.
- [38] 张倩. 黄金香柳对水分胁迫的形态与生理响应研究[D]. 雅安:四川农业大学,2014.
- [39] 程曦,王月福,赵长星,等. 不同生育期干旱对花生衰老特性及产量的影响[J]. 花生学报,2010,39(2):33-36.
- [40] Rolando J L, Ramírez D A, Yactayo W, et al. Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 110: 27-35.
- [41] 刘明池,陈殿奎. 亏缺灌溉对樱桃番茄产量和品质的影响[J]. 中国蔬菜,2002(6):4-6.
- [42] Fridovich I. Superoxide radical and superoxide dismutase [J]. Accounts of Chemical Research, 1972, 5(10): 321-326.
- [43] 任安芝,高玉葆,刘爽. 青菜幼苗体内几种保护酶的活性对Pb、Cd、Cr胁迫的反应研究[J]. 应用生态学报,2002,13(4):510-512.
- [44] 张文辉,段宝利,周建云,等. 不同种源栓皮栎幼苗叶片水分关系和保护酶活性对干旱胁迫的响应[J]. 植物生态学报,2004,28(4):483-490.
- [45] Devi R, Kaur N, Gupta A K. Potential of antioxidant enzymes in depicting drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Indian Journal of Biochemistry & Biophysics, 2012, 49(4): 257-265.
- [46] 万美亮,邝炎华,陈建勋. 缺磷胁迫对甘蔗膜脂过氧化及保护酶系统活性的影响[J]. 华南农业大学学报,1999,20(2):1-6.
- [47] 曹慧,王孝威,曹琴,等. 水分胁迫下新红星苹果超氧自由基累积和膜脂过氧化作用[J]. 果树学报,2001,18(4):196-199.
- [48] 高亚梅,韩毅强,杜吉到,等. 干旱胁迫对大豆酶活性的影响[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2007,19(4):13-16.
- [49] 杨贵羽,罗远培,李保国. 苗期土壤含水率变化对冬小麦根、冠生物量累积动态的影响[J]. 农业工程学报,2004,20(2):83-87.
- [50] 焦志丽. 马铃薯干旱危害及提高抗旱性的研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2012.
- [51] 吴金芝,黄明,王志敏,等. 干旱对冬小麦旗叶光合参数、产量和水分利用效率的影响[J]. 江苏农业学报,2021,37(5):1108-1118.
- [52] 黄正金,丁锦峰,李春燕,等. 抽穗期干旱胁迫对小麦产量及生理特性的影响[J]. 中国科技论文,2017,12(18):2141-2145.
- [53] 屈冬玉,陈伊里. 马铃薯产业与现代可持续农业:2015[M]. 哈尔滨:哈尔滨地图出版社,2015:385-389.
- [54] 抗艳红,赵海超,龚学臣,等. 不同生育期干旱胁迫对马铃薯产量及品质的影响[J]. 安徽农业科学,2010,38(30):16820-16822.