

油菜幼苗光合及叶绿素荧光参数对干旱胁迫的响应及其抗旱性分析

庞进平¹, 王永生^{2*}

(1 甘肃省农业科学院作物研究所, 兰州 730070; 2 甘肃省张掖市民乐县农技推广中心, 甘肃张掖 734000)

摘要: 该研究在人工控制水分条件下, 设置 3 个干旱胁迫处理, 选用 3 个主栽油菜品种‘陇油 10 号’、‘陇油 2 号’、‘青杂 5 号’幼苗进行盆栽试验, 测定干旱胁迫条件下叶片相对含水量、叶绿素含量、光合气体交换参数及叶绿素荧光参数等指标, 考察各指标在干旱胁迫过程中的变化特征, 并通过主成分分析(PCA)和隶属函数法评价品种的抗旱性及其主要响应因子, 以揭示西北地区油菜幼苗响应干旱胁迫的光合调控机制。结果表明: (1) 各品种油菜幼苗的叶片相对含水量(RWC)均随干旱胁迫程度的递增而逐渐降低, 最大水分亏缺(WSD)却逐渐上升。(2) 各品种油菜幼苗叶片的叶绿素 a 含量、叶绿素总含量随着干旱胁迫程度的递增而先增加后递减, 且同一种幼苗在不同处理间差异显著。(3) 各品种油菜幼苗叶片的净光合速率(P_n)、水分利用效率(WUE)、单株生物量、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)均在受到干旱胁迫时迅速降低, 且同一品种幼苗在不同处理间差异显著, 而其叶片蒸腾速率(T_r)在干旱胁迫下无显著变化。(4) 各品种油菜幼苗叶片光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)随着干旱胁迫程度的递增先增加后递减, 最大光化学效率(F_v/F_m)和电子传递速率(ETR)在受到干旱胁迫时迅速降低, 且同一品种幼苗在不同处理间差异显著。(5) 主成分分析结果表明, 在油菜幼苗受到干旱胁迫时 RWC、 C_i 、 G_s 、 P_n 、WUE、叶绿素总含量、叶绿素 a 含量和 NPQ 起主要调控作用; 隶属函数法综合评价表明, 3 个品种油菜幼苗耐旱能力由高到低依次为‘陇油 10 号’>‘陇油 2 号’>‘青杂 5 号’。

关键词: 油菜幼苗; 干旱胁迫; 光合气体交换参数; 叶绿素荧光参数; 抗旱性评价

中图分类号: Q945.79; S565.4 文献标志码: A

Photosynthetic and Chlorophyll Fluorescence Responses of Rape Seedlings to Drought Stress and Its Drought Resistance Evaluation

PANG Jinping¹, WANG Yongsheng^{2*}

(1 Institute of Crop Sciences, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China; 2 Minle County Agricultural Technology Extension Center, Zhangye, Gansu 734000, China)

Abstract: In this study, three drought stress treatments were set under artificial water control. We selected three main rapeseed varieties (‘Longyou No. 10’, ‘Longyou No. 2’ and ‘Qingza No. 5’) with pot experiment to measure the relative water content, chlorophyll content, photosynthetic gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence parameters of leaves under drought stress. Principal component analysis (PCA) and membership function method were used to evaluate the drought resistance and its main response factors, and to explore the photosynthetic regulation mechanism of rapeseed seedlings in northwest China in response to drought stress. The results showed that: (1) the relative water content (RWC) in

收稿日期: 2022-05-19; 修改稿收到日期: 2022-11-14

基金项目: 甘肃省科技重大专项(17ZD2NA016-4)

作者简介: 庞进平(1969-), 男, 副研究员, 主要从事春油菜新品种选育与示范工作。E-mail: pangjinyoucai@163.com

* 通信作者: 王永生, 技术员, 主要从事春油菜新品种选育与示范工作。E-mail: wangyongsheng0518@126.com

the leaves of all variety rapeseed seedlings decreased gradually with the increase of drought stress, while the maximum water deficit (WSD) increased gradually. (2) The chlorophyll a and total chlorophyll ($a+b$) contents in the leaves of all variety rapeseed seedlings first increased and then decreased with the increase of drought stress, and the same seedlings had significant differences among different treatments. (3) The net photosynthetic rate (P_n), water use efficiency (WUE), biomass per plant, stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) in the leaves of all variety rapeseed seedlings decreased rapidly under drought stress, and there were significant differences among different treatments of the same seedlings, while the transpiration rate (T_r) of the leaves did not change significantly under drought stress; (4) The photochemical quenching coefficient (qP) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) first increased and then decreased with the increasing degree of drought stress, and the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and electron transfer rate (ETR) rapidly decreased under drought stress, and the same seedlings had significant differences among different treatments. (5) The results of principal component analysis showed that RWC , C_i , G_s , P_n , WUE , chlorophyll a, total chlorophyll, and NPQ played the main defensive roles when rape seedlings were exposed to drought stress. The comprehensive evaluation of membership function method showed that the drought tolerance of the three rapeseed seedlings was ‘Longyou No. 10’ > ‘Longyou No. 2’ > ‘Qingza No. 5’ in descending order.

Key words: rape seedlings; drought resistance; photosynthetic gas exchange parameter; chlorophyll fluorescence parameter; drought resistance evaluation

随着全球气候变化降水格局在季节和区域分布上的不均匀性,致使土壤水分条件已不再稳定。达沃斯论坛水资源倡议报告预计截至 2025 年,全球农作物产量受水资源短缺影响将减产约 30%^[1],即干旱现已成为农业受到的所有非生物胁迫中危害最大的控制因子。在中国约有 35% 的耕地位于干旱半干旱区,生长于该区域的农作物必将受到干旱胁迫的影响,造成其光合作用、物质的合成及能量运输等一系列生理生化过程产生变化^[2],从而对作物的生长发育和产量形成产生影响,即干旱胁迫已成为其主要的限制性因子。油菜作为中国重要的油料作物,其种植面积和总产量位于世界前列^[3],其产物菜籽油消费量在食用油中的占比达到 47%,是中国最重要的食用油^[4]。然而油菜作为一种生长需水量大的作物,当在其幼苗期遭遇干旱胁迫时,成苗数必将降低,而且生长迟缓,最终导致产量锐减和品质下降^[5]。尤其在降水较少、气候干旱的西北区域,油菜作为一种经济作物和观赏作物,在降水格局变化的背景下,干旱胁迫必将制约其正常生长。

近年来,科研工作者分别从油菜的不同品种抗旱性评价^[6],FBA 基因克隆、表达分析与抗旱性^[7],干旱胁迫下地上、地下部生长特征与抗旱性关系^[8]以及抗旱性产量指标、品种筛选^[9]等方面进行了研究,而对油菜幼苗期遭遇干旱胁迫时其光合调控机制的研究较少。幼苗期作为油菜整个生育期的关键阶段,直接影响其后期的生长发育和产量形成^[10]。光合作用作为干旱影响植物生长和代谢的第一环

节,有研究表明干旱不仅降低叶片的光合色素含量及光合作用^[11],也会导致气孔关闭引起的 CO_2 同化量下降,促使 PSII 光化学活性与光合电子需求不平衡,使得吸收的过剩光能导致光合机构产生光抑制,严重时甚至导致光破坏^[12]。干旱胁迫下油菜叶片的净光合速率和蒸腾速率会随着干旱胁迫时间的延长和胁迫程度的增大而下降^[13];弱的光合作用可减弱白菜型冬油菜地上部生长和根系物质消耗,有利于白菜型冬油菜根部干物质积累^[14];随着干旱胁迫程度加深,白菜型冬油菜叶片光合色素含量、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、净光合速率(P_n)均逐渐降低,胞间二氧化碳浓度(C_i)呈先升后降低的变化趋势^[15];干旱胁迫下 PSII 最大光能转换效率、PSII 实际光能转换效率、光化学淬灭和电子传递效率降低,而非光化学淬灭系数增加^[16]。以上研究结果虽然为深入诠释干旱胁迫下油菜光合和叶绿素荧光参数变化规律奠定了一定基础,然而这些研究大多数只涉及光合作用或者荧光参数中几项指标,缺乏对干旱胁迫下油菜的光合作用与荧光参数响应特征的综合系统性探索,尤其鲜有西北地区油菜幼苗期的相关研究报道。因此,为了探明干旱胁迫下该区域油菜幼苗的光合作用及叶绿素荧光参数的响应特征,本研究通过盆栽试验,在人工控制水分条件下,对当地春油菜区广泛种植的 3 个油菜品种幼苗的光合及叶绿素荧光参数相关指标进行测定,为西北地区幼苗期油菜响应干旱胁迫的光合调控机制研究提供有力的参考资料。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验地设在甘肃省农业科学院试验基地,材料为‘陇油 10 号’(L10)、“陇油 2 号”(L2)和‘青杂 5 号’(Q5)3 个油菜品种(系),种子均由甘肃省农业科学院作物研究所油菜室提供。这 3 个油菜品种(系)都是甘肃省种植较为普遍的甘蓝型油菜。其中,‘青杂 5 号’为青海省农林科学院培育,幼苗半直立,叶色深绿色,全生育期 134 d,抗倒伏,耐菌核病性较强;播种期为 3 月下旬至 4 月下旬,适宜在甘肃低海拔地区春油菜主产区推广种植。‘陇油 2 号’是甘肃省农科院经济作物研究所培育,幼苗半直立,叶色蓝绿,生长势强,春播条件下生育期 125 d 左右,较耐低温;在甘肃河西走廊沿祁连山北麓海拔 2 000~2 400 m 民乐、山丹等地及陇西南的岷县、渭源、临夏、积石山等不同的生态环境下增产显著。‘陇油 10 号’同为甘肃省农业科学院作物研究所培育,生育期 112 d 左右,叶片大,叶色深绿,适期早播;一般河西地区 4 月上旬播种,河东地区在 3 月中下旬播种较好;产量高,稳产性好,品质优,抗病性强,适宜于甘肃省张掖、武威、定西、临夏等春油菜主产区推广种植。

1.2 试验设计

本试验于 2020 年 9 月至 11 月初期间,主要在甘肃省农业科学院试验基地温室采用盆栽方式进行。本研究共有 3 个油菜品种,各设置 3 个干旱处理,分别为正常供水(CK)、中度干旱(MD)和重度干旱(SD),其土壤相对含水量分别为田间持水量的 70%~80%、40%~50%、20%~30%,每个处理下设置 5 个重复,即每个处理下有 5 盆,共有 45 盆。本研究所用盆栽为聚乙烯塑料钵,其规格为上口直径为 20 cm,高度为 15 cm。试验用土来自甘肃省农业科学院试验基地,每盆装土 2 kg,随机摆放在温室,装土前用环刀法测得土壤的田间持水量。

随后选取每个油菜品种下品相相对均匀且健康的饱满籽粒存在小网袋中,随后通过浓度为 75% 的酒精进行 15 s 漂洗,然后置于 5% 的次氯酸钠溶液中浸泡 5 min,最后用蒸馏水冲洗 3 次。在托盘中垫上 2 层滤纸,先用纱布吸干种子表皮的蒸馏水后将其平置于托盘中,同时敷上 2 层纱布在油菜种子表面,并每份喷洒 5 mL 蒸馏水,最后将其放置在 25 °C 的恒温培养箱内培养 24 h。待油菜种子露白后每盆等距移植 6 颗,在三叶期后留苗 4 株,鉴于四叶一心期是植物性状特征比较明显的时期,所以选择

在这一时期对油菜幼苗进行干旱处理,并且在每天早晨 9:00 采用称重补水法进行水分控制。即每天上午通过称重法维持土壤相对含水量保持在试验设计范围内,其他管理一致,傍晚补足白天损失的水分。当土壤水分含量达到设置的干旱胁迫水平后连续干旱处理 7 d,即总干旱处理 15 d 后进行取样,挖取整株苗木,带回实验室测定其整株生物量。

1.3 测定指标及方法

干旱胁迫试验结束后先进行采样,再参照由高俊凤主编的《植物生理学实验指导》^[17]进行相关指标测定。其中,采用烘干称量法测定叶片相对含水量(RWC)、叶片水分相对亏缺(WSD)和单株生物量;采用丙酮-乙醇法测定叶绿素 a 和叶绿素总含量;在典型晴天于 9:00—11:00 用 Li-6400 便携式光合仪测定油菜幼苗叶片蒸腾速率(T_r)、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i),并据此计算叶片水分利用效率(WUE), $WUE = P_n / T_r$;同时,在相同时间段依旧以测定蒸腾耗水时选择的目标叶片为观测对象,用 PAM-2100 荧光仪测定油菜幼苗叶片最大光化学效率(F_v / F_m)、电子传递速率(ETR)、光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)。

1.4 数据分析

采用 Excel 2010 进行数据统计,用 SPSS 22.0 对数据进行 ANOVA 方差分析、多重比较(Duncans 法)和相关性分析。用 Origin 2021 进行作图和主成分分析。

另外,采用隶属函数法对幼苗适应水分变化能力进行分析,即采用 Fuzzy 数学中隶属函数方法对幼苗各指标得到的隶属函数值进行累加,求平均值用以评价其适应性。隶属函数值的计算方法如下:

若某指标与适应性呈现出正相关关系,用公式 $X(u) = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$,若某指标与适应性呈现出负相关关系,则用公式 $X(u) = 1 - (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$,公式中 $X(u)$ 为适应性隶属函数值, X 为某指标的测定值, X_{\max} 为测定中最大值, X_{\min} 为测定中最小值。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对 3 种油菜幼苗叶片水分含量和水分亏缺的影响

由图 1 可见,‘陇油 10 号’、‘陇油 2 号’和‘青杂 5 号’幼苗的叶片相对含水量(RWC)均随着干旱胁迫程度增强而显著递减,水分相对亏缺(WSD)则随干

旱胁迫程度增加而逐渐显著递增($P < 0.05$)。其中,在相同处理条件下,3 品种幼苗的 *RWC* 均表现为‘陇油 10 号’>‘陇油 2 号’>‘青杂 5 号’(图 1,I),其 *WSD* 均表现相反(图 1,II),且在重度干旱胁迫处理(SD)下 3 个品种间均存在显著性差异,在中度干旱胁迫(MD)下则‘陇油 10 号’与‘陇油 2 号’和‘青杂 5 号’差异显著,在正常供水条件下(CK)则‘陇油 10 号’和‘陇油 2 号’均与‘青杂 5 号’差异显著;与 CK 相比较,3 种油菜幼苗的 *RWC* 在 MD 和 SD 条件下降低幅度最大的分别为‘陇油 2 号’(31.70%)和‘青杂 5 号’(40.21%),*WSD* 升高幅度最大分别为‘陇油 2 号’(29.82%)和‘陇油 10 号’(54.43%)。

2.2 干旱胁迫对 3 种油菜幼苗光合色素含量和单株生物量的影响

图 2 显示,3 个油菜品种幼苗叶绿素 a 含量和叶绿素总含量均随着干旱胁迫程度的递增先增加后递减,且同种幼苗在不同处理间均差异显著($P < 0.05$);与 CK 相比,3 种油菜幼苗的叶绿素 a 含量和叶绿素总含量大多在 MD 处理下增加,在 SD 处理下降低,且在 SD 处理下递减幅度较大的均为‘青杂 5 号’,分别达到 60.95%和 40.58%(图 2, I、II);在 CK 和 SD 处理下,叶绿素 a 含量和叶绿素总量在不同品种幼苗间差异性显著;除 MD 处理下‘青杂 5 号’中叶绿素总量较高外,‘陇油 10 号’和‘陇油 2 号’中叶绿素 a 含量和叶绿素总含量在各处理下均较显著高于‘青杂 5 号’,而‘陇油 10 号’的叶绿素 a 含量又高于‘陇油 2 号’,其叶绿素总含量则低于‘陇油 2 号’。同时,3 种幼苗的单株生物量随着干旱胁迫程度加剧而递减,且在不同处理间差异显著,其中

各处理下均以‘陇油 10 号’的单株生物量最低;与 CK 相比较,3 种油菜幼苗单株生物量在中度和重度干旱胁迫下递减幅度较大的分别为‘陇油 2 号’(41.52%)和‘青杂 5 号’(144.76%),而‘陇油 10 号’均降幅较低(图 2, III)。

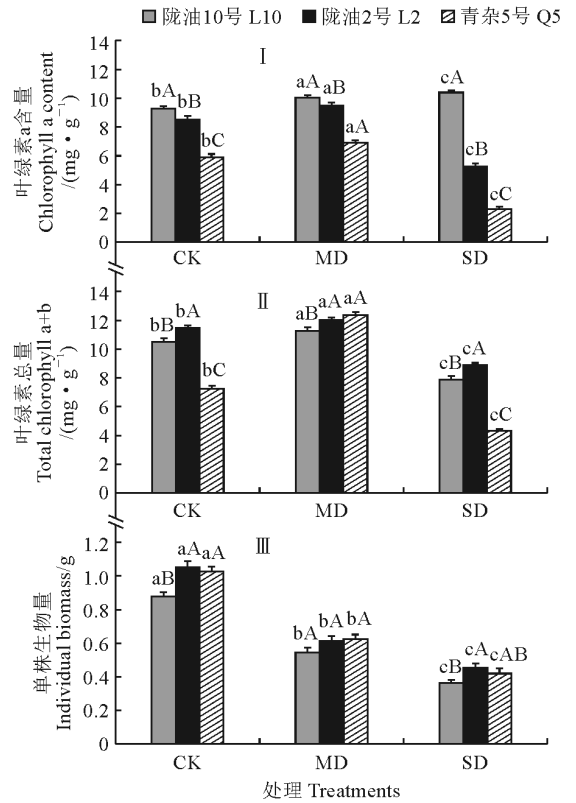


图 2 干旱胁迫下 3 种油菜幼苗叶片叶绿素 a 含量、叶绿素总含量和单株生物量的变化

Fig. 2 The chlorophyll a, total chlorophyll contents and individual biomass in leaves of rape seedlings under drought stress

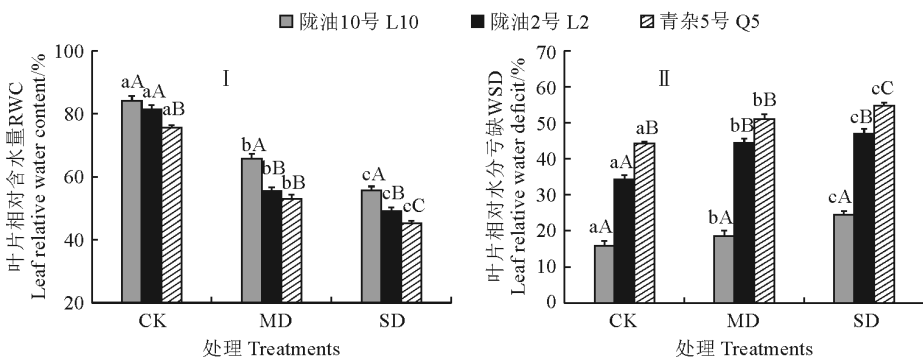


图 1 干旱胁迫下 3 种油菜幼苗叶片相对含水量和相对水分亏缺的变化

CK, MD, SD 分别表示正常供水(对照)、中度干旱、重度干旱处理;同一种幼苗内不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平存在显著性差异,而同一处理内不同大写字母表示不同品种幼苗间在 0.05 水平存在显著性差异;下同
 CK, MD, SD stand for normal watering (control), moderate drought, severe drought treatments, respectively; The different lowercase letters within the same seedling indicate the differences between different treatments at 0.05 level, and the different capital letters in the same treatment indicate the differences between different varieties at 0.05 level. The same as below
 Fig. 1 The relative water content and water saturation deficit in leaves of rape seedlings under drought stress

2.3 干旱胁迫对3种油菜幼苗气体交换参数及水分利用效率的影响

从图3可知,3个油菜品种幼苗叶片 G_s 、 C_i 、 P_n 和 WUE 在受到干旱胁迫时迅速大幅度显著降低,且同一种幼苗在不同处理间均差异显著($P < 0.05$),尤其是 G_s 、 P_n 和 WUE 的降幅更大;与CK相比较,3种油菜幼苗的 P_n 、 G_s 和 WUE 在中度和重度干旱胁迫下递减幅度较大者均为‘陇油10号’,其降幅范围为89.69%~96.07%。在相同处理下,3种幼苗 G_s 均表

现为‘陇油10号’>‘陇油2号’>‘青杂5号’,且‘陇油10号’与‘青杂5号’间均差异显著(图3,I);幼苗 C_i 在品种间均差异显著,在CK条件下也表现为‘陇油10号’>‘陇油2号’>‘青杂5号’,在中度干旱胁迫下则表现相反,在重度干旱胁迫下则以‘陇油2号’最高(图3,II);除重度干旱胁迫处理外,幼苗 P_n 和 WUE 在同一处理下不同品种间也均差异性显著,在CK条件下均表现为‘陇油10号’>‘陇油2号’>‘青杂5号’,而在中度和重度干旱胁迫处理下则均是‘陇油2号’>‘陇油10号’>‘青杂5号’(图3,III、V);幼苗叶片 T_r 在干旱胁迫下均未表现出显著变化,品种间也不存在显著差异(图3,IV)。

2.4 干旱胁迫对3种油菜幼苗叶绿素荧光参数的影响

从图4可见,3个油菜品种幼苗叶片的 F_v/F_m 和 E_{TR} 均随着干旱胁迫程度的增加而逐渐降低,且

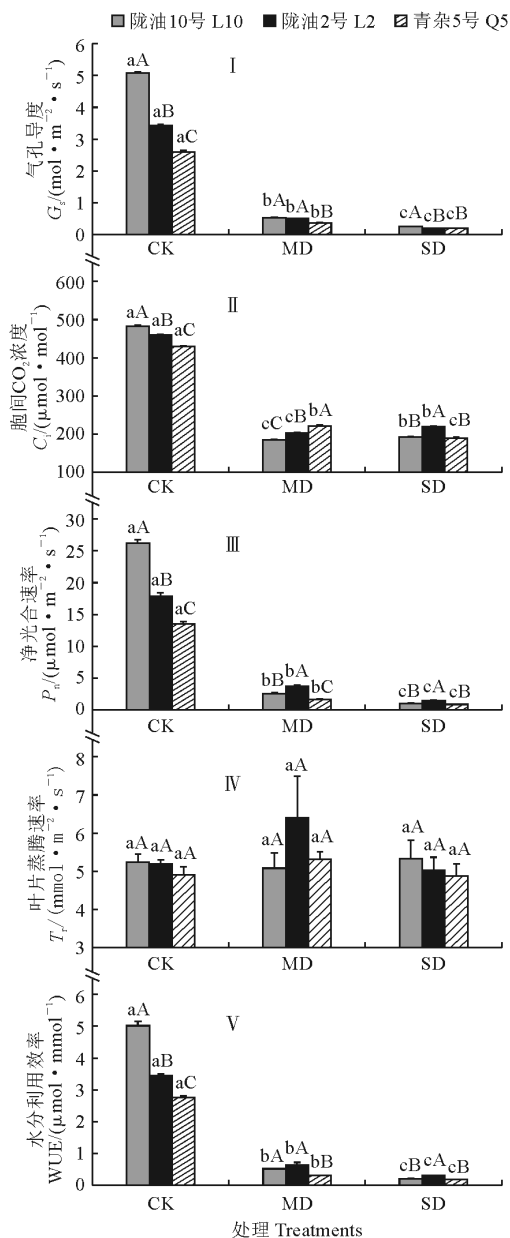


图3 干旱胁迫下3种幼苗叶片光合气体交换参数和水分利用效率的变化

Fig. 3 The photosynthetic gas exchange parameters and water use efficiency in leaves of rape seedlings under drought stress

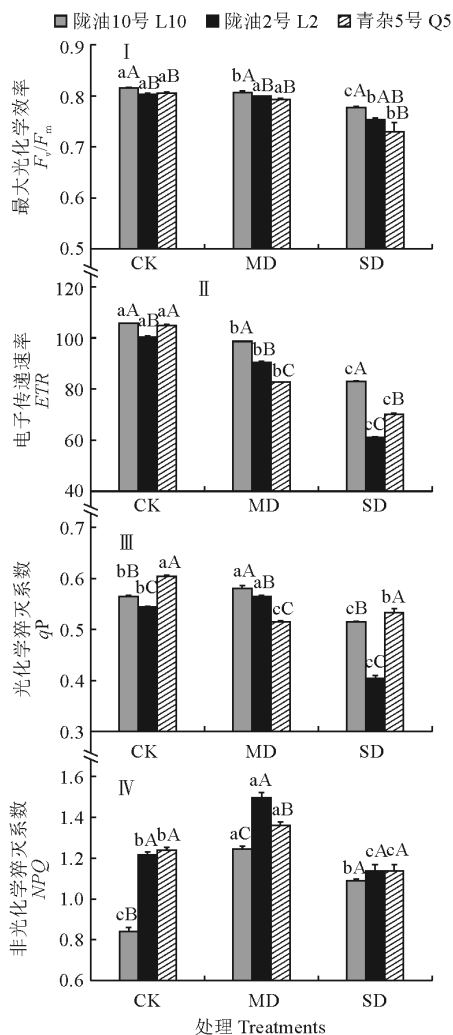


图4 干旱胁迫下3种幼苗叶绿素荧光参数的变化

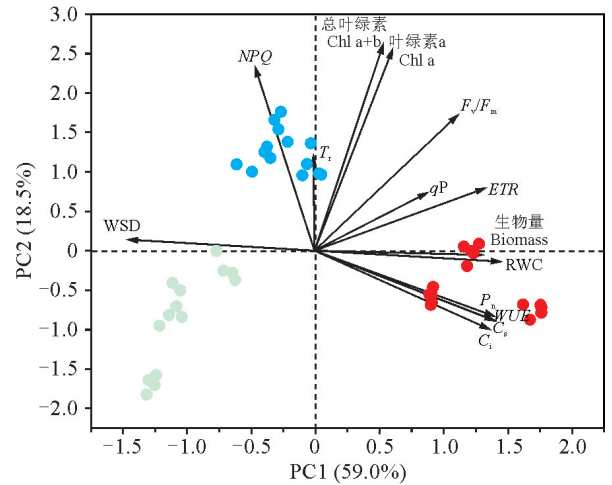
Fig. 4 The chlorophyll fluorescence parameters in leaves of rape seedlings under drought stress

品种内幼苗 ETR 在不同处理间均差异显著,幼苗 F_v/F_m 在重度胁迫处理与 CK 间也差异显著 ($P < 0.05$);在相同处理下,幼苗 ETR 在各品种间以及 F_v/F_m 在‘陇油 10 号’与其他品种间均存在显著差异,且均以‘陇油 10 号’具有相对较高的 F_v/F_m 和 ETR (图 4, I、II);与 CK 相比较,幼苗 F_v/F_m 在中度和重度干旱胁迫下降低幅度均以‘青杂 5 号’较大,分别为 1.62% 和 9.45%;其 ETR 在中度和重度干旱胁迫下的降低幅度较大者分别为‘青杂 5 号’(21.13%)和‘陇油 2 号’(39.13%)。同时,3 种油菜幼苗的 qP 和 NPQ 随着干旱胁迫程度的增加表现为先增加后减少的变化趋势,且在同一种幼苗的处理间均差异显著;各处理条件下的 qP 和中度干旱胁迫处理下的 NPQ 在品种间均存在显著性差异;3 种油菜幼苗中‘陇油 10 号’在各处理条件下均具有相对较低的 NPQ (图 4, III、IV)。

2.5 3 种油菜幼苗抗旱性综合评价

由图 5 可见,油菜幼苗各指标的散点分布在不同干旱胁迫处理下具有很强的聚类性,明显地分布在 3 个区域。同时,图 5 中的主成分 PC1 和 PC2 分别解释了 14 个光合及叶绿素荧光指标对干旱胁迫响应的 59.0% 和 18.5%,累计达到 77.5%。其中, RWC 、 C_i 、 G_s 、 P_n 和 WUE 在 PC1 上的贡献较大,而 PC2 主要受总叶绿素含量、叶绿素 a 含量和 NPQ 的影响。

隶属函数法是通过多种指标计算进行植物抗旱性综合评价的有效方法,它克服了采用单一指标评价植物耐旱能力的片面性,其平均值越大抗旱性越强。本研究应用叶片水分、光合及荧光参数共 14 种指标对 3 种油菜幼苗抗旱性进行综合评价。结果(表 2)显示,在 CK、MD 和 SD 处理下,‘青杂 5 号’



图中不同颜色散点代表 3 个不同品种油菜幼苗样本
图 5 干旱胁迫下 3 种油菜幼苗光合指标主成分分析

In the figure, different color scattered points represent 3 seedling samples of different rape varieties

Fig. 5 Principal component analysis of rape seedling photosynthetic indexes under drought stress

表 1 不同干旱胁迫下 3 种油菜幼苗各指标的隶属函数值

Table 1 Subordinat function values of observed indicators of rape seedlings during drought stress

观测指标 Observed indicator	青杂 5 号 Qingza No. 5			陇油 2 号 Longyou No. 2			陇油 10 号 Longyou No. 10		
	CK	MD	SD	CK	MD	SD	CK	MD	SD
相对含水量 The relative leaf water content	0.65	0.48	0.63	0.43	0.60	0.57	0.40	0.63	0.44
最大水分亏缺 The maximum water deficit	0.35	0.43	-2.93	2.53	0.40	-0.14	5.55	0.88	0.56
叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content	0.34	0.42	-3.63	0.66	0.29	-0.09	1.18	3.99	0.49
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.66	0.45	0.45	0.53	0.42	0.47	0.62	0.50	0.49
单株生物量 Plant biomass	0.43	0.47	0.65	0.50	0.53	0.73	0.52	0.65	0.59
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.40	0.32	0.87	0.30	0.37	0.42	0.50	0.58	0.55
蒸腾速率 Transpiration rate	0.46	0.31	0.59	0.62	0.64	0.45	0.20	0.50	0.45
水分利用效率 Water use efficiency	0.40	0.40	0.40	0.62	0.68	0.54	0.60	0.49	0.65
气孔导度 Stomatal conductance	0.61	0.51	0.32	0.42	0.44	0.56	0.59	0.47	0.46
胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration	0.59	0.56	0.40	0.42	0.48	0.50	0.47	0.58	0.53
最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency (F_v/F_m)	0.42	0.49	0.54	0.33	0.50	0.48	0.61	0.54	0.22
电子传递速率 Electron transfer rate	0.69	0.62	0.59	0.42	0.63	0.37	0.43	0.42	0.56
光化学猝灭系数 Photochemical quenching coefficient (qP)	0.62	0.25	0.41	0.49	0.42	0.43	0.38	0.37	0.67
非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching coefficient	0.49	0.67	0.25	0.41	0.58	0.70	0.64	0.57	0.63
平均值 Average value	0.51	0.32	-0.03	0.62	0.50	0.43	0.91	0.80	0.52

各项指标隶属函数值的平均值分别为 0.51、0.32 和 -0.03, ‘陇油 2 号’的各项指标隶属函数值的平均值分别为 0.62、0.50 和 0.43, ‘陇油 10 号’的各项指标隶属函数值平均值分别为 0.91、0.80 和 0.52。以上数值说明耐旱能力由高到低依次为‘陇油 10 号’、‘陇油 2 号’和‘青杂 5 号’,这与干旱胁迫下各品种单株生物量降低幅度的表现相符。

3 讨论

光合作用是植物的核心功能,被誉为“生物圈的原始发动机”^[18]。而水分作为植物进行光合作用必需的物质能量基础之一,是植物光合作用过程中促进碳同化的良好介质,同时影响植物生长发育^[19]。目前水分短缺而引起的干旱问题已成为制约全世界大部分地区植物生长的非生物因素之一,当植物在各个发育期受到干旱胁迫时,其光合作用必将受到限制^[20],从而影响其正常生长。研究表明植物叶片受到干旱胁迫时会第一时间做出反应,具有较大的可塑性^[21]。有研究发现,叶片 RWC 可以直观反映植物叶片的保水能力和抗旱性;在干旱胁迫下,抗旱能力较强的植物其叶片保水能力越强,其 RWC 较高^[22]。本研究中油菜品种‘陇油 10 号’、‘陇油 2 号’和‘青杂 5 号’幼苗叶片 RWC 均随着干旱胁迫程度的递增而递减,WSD 随干旱胁迫程度的递增而递增,且同一种幼苗在不同水分处理间差异显著。这与李素等^[13]关于 3 种类型油菜对干旱胁迫的生理响应研究中叶片水分的变化趋势一致。同时,本研究中各干旱处理下 3 品种幼苗的 RWC 值均表现为‘陇油 10 号’>‘陇油 2 号’>‘青杂 5 号’,在重度干旱胁迫下 RWC 比 CK 的降幅则表现为‘青杂 5 号’(40.21%)>‘陇油 2 号’(39.80%)>‘陇油 10 号’(33.73%)。可见,叶片 RWC 可作为反映幼苗耐旱性的重要指标,且结合主成分分析和隶属函数法综合评价的结果,油菜幼苗在应对干旱胁迫时叶片 RWC 在解释率为 59.0%的主成分 1 上的贡献最大,‘陇油 10 号’在 MD 和 SD 处理下的隶属函数得分均大于‘青杂 5 号’和‘陇油 2 号’,表明 3 品种油菜幼苗在受到干旱胁迫时叶片保水能力较好者为‘陇油 10 号’。

光合色素作为植物进行光合作用的基础,所受到干旱胁迫会导致叶绿体膜系统紊乱或叶绿体结构破坏,从而影响光合色素的合成^[23]。研究者普遍认为干旱胁迫下植物叶片会失水,其叶绿素含量下降,而有时干旱胁迫会导致叶绿素含量升高,本研究中 3 种油菜幼苗的叶绿素 a 含量和总叶绿素含量随着干

旱胁迫程度的递增呈现出先增加后递减的变化趋势,这是因为虽然干旱胁迫下叶片组织含水量会降低,但是每克叶片中的叶片干重和细胞数却是增加,叶绿素发生浓缩,从而其含量升高^[24],即在中度干旱胁迫下叶绿素含量增加。有研究表明,光合色素含量的高低并不能完全反映叶片光合能力的强弱,但其含量减少直接导致叶片衰老和光合速率的不可逆降低^[25]。本研究中重度干旱胁迫下,3 种油菜幼苗的叶绿素 a 含量和叶绿素总含量相对 CK 的递减幅度较大的均为‘青杂 5 号’,分别达到 60.95%和 40.58%。这说明在重度干旱胁迫处理下‘青杂 5 号’光合器官的生理功能已遭到破坏。

WUE 耦合了叶片光合与水分消耗两个生理过程,表征了植物在定量水分消耗情况下固定 CO₂ 的能力,其与叶片气体交换参数被认为是衡量植物品种耐旱性的重要参数^[26]。本研究中 3 种油菜幼苗的 P_n 和 WUE 在受到干旱胁迫时迅速大幅降低;P_n 和 WUE 在 CK 处理下均是‘陇油 10 号’>‘陇油 2 号’>‘青杂 5 号’,而在中度和重度干旱胁迫处理下则是‘陇油 2 号’>‘陇油 10 号’>‘青杂 5 号’;幼苗总生物量在各处理下均表现为‘陇油 10 号’低于‘陇油 2 号’和‘青杂 5 号’,在中度和重度干旱胁迫下比 CK 相对递减幅度较大的分别为‘陇油 2 号’(41.52%)和‘青杂 5 号’(144.76%)。即油菜幼苗受到干旱胁迫时可通过降低光合作用效率和较低的水分利用来维持生长需求,其中‘陇油 10 号’自身调控能力较强,‘陇油 2 号’保持着比较高的内在水分利用效率,这与王瑞霞等对晋北区芥菜型油菜抗旱指标的研究结论一致^[27]。同时 3 种油菜幼苗受到干旱胁迫时,其叶片 P_n 锐减,WUE 降低,植株对 CO₂ 的同化作用减弱,引起生物量降低,并以‘陇油 2 号’和‘青杂 5 号’降幅更大。

P_n 作为植物光合作用的重要评价指标,干旱胁迫下影响其变化的主要有气孔和非气孔限制因素^[28]。本研究中 3 种油菜幼苗的 G_s 和 C_i 在受到干旱胁迫时迅速降低;在同一处理下 3 种幼苗 G_s 中均表现为‘陇油 10 号’>‘陇油 2 号’>‘青杂 5 号’,均以‘陇油 10 号’的递减幅度较大。依据 Farquhar 理论,在水分胁迫条件下,因气孔导度的限制造成胞间 CO₂ 浓度无法满足光合作用的需求,称为光合作用的气孔限制,这可依据 C_i 和气孔限制值的变化方向来进行判定^[29]。本研究中当油菜幼苗受到中度干旱胁迫时,植株为了降低水分胁迫对叶片水势的影响,会调节降低其叶片气孔导度,但此时会妨碍叶片水分蒸腾在更深层中的进行,使植物光合所需的

CO₂ 不能大量通过气孔进入叶片,从而导致 C_i 降低,直接影响了 P_n,此时引起 P_n 降低的主要是由气孔因素。本研究在重度干旱胁迫时,‘陇油 10 号’和‘陇油 2 号’的 C_i 相较中度干旱胁迫则有小幅增长,说明此时引起 P_n 降低的主要是非气孔因素。

干旱胁迫使得植物光合作用效率下降,导致过剩光能增加而造成光抑制,从而破坏光合机构的光系统(PSII)。PSII可通过主动调节电子传递效率和光化学效率来响应 CO₂ 同化能力的降低,通过热耗散等形式避免或减轻过剩光能对光合系统的损伤^[23,29-30],基于以上原理,叶绿素荧光技术可更深入地探测干旱胁迫对植物光合作用的影响。本研究中 3 种油菜幼苗 F_v/F_m 和 ETR 随着干旱胁迫程度的增加而降低,qP 和 NPQ 则表现为先增加后减少的变化趋势。可见,油菜幼苗 F_v/F_m 随着干旱胁迫的加剧而降低,光合系统受到光抑制,光合活性降低,而光系统对水分条件变化较敏感,能通过光能捕获效率的降低和非光化学猝灭的增强来促进植物在水分胁迫条件下的光保护^[31],说明当水分缺失时,PS II潜在活性中心受损,抑制光合的原初反应和光合电子传递过程。本研究中在干旱胁迫下,‘陇油 10 号’具有相对较高的 F_v/F_m 和 ETR 以及相对较低的 NPQ,而‘青杂 5 号’的 F_v/F_m 和 ETR 相对降低幅度较大。这说明干旱胁迫

对‘陇油 10 号’叶片的损伤程度较轻,其用于光合电子传递的能量占所吸收光能的比例较高,在 PSII部分关闭时具有较高的光化学效率,因此在该地区实际生产中‘陇油 10 号’具有较高光合作用优势。同时结合主成分分析和隶属函数法综合评价结果,油菜幼苗在应对干旱胁迫时,其 NPQ 在解释率为 18.5%的主成分 2 上的贡献相对较大,‘陇油 10 号’在 MD 和 SD 下的隶属函数得分均大于‘青杂 5 号’和‘陇油 2 号’,这表明在受到干旱胁迫时,油菜幼苗‘陇油 10 号’在保持较高的光合作用优势的同时具有较强的抗旱性。

4 结 论

西北地区的 3 个品种油菜幼苗可通过调节叶片水分含量、气孔导度、水分利用效率和叶绿素荧光参数的变化来增强对干旱胁迫的适应性,以保证自身正常生长,但品种间的抗旱途径与机理方面存在差异。主成分分析表明 RWC、C_i、G_s、P_n、WUE、叶绿素总含量、叶绿素 a 含量和 NPQ 在相关调控中起主要作用。隶属函数法综合评价表明,3 种油菜幼苗耐旱能力由高到低依次为‘陇油 10 号’、‘陇油 2 号’、‘青杂 5 号’。鉴于此,在西北地区冬油菜实际生产中‘青杂 5 号’不宜种植于重度干旱区域,而‘陇油 10 号’具有较高的光合作用优势,种植适应范围较广。

参考文献:

- [1] ZHANG J. China's success in increasing per capita food production [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, **62**(11): 3 707-3 711.
- [2] 李 素, 万 林, 李心昊, 等. 3 种类型油菜对干旱胁迫的生理响应[J]. *中国油料作物学报*, 2020, **42**(4): 563-572.
LI S, WAN L, LI X H, *et al.* Physiological response of 3 Brassica species to drought stress[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2020, **42**(4): 563-572.
- [3] 胡承伟, 张学昆, 邹锡玲, 等. PEG 模拟干旱胁迫下甘蓝型油菜的根系特性与抗旱性[J]. *中国油料作物学报*, 2013, **35**(1): 48-53.
HU C W, ZHANG X K, ZOU X L, *et al.* Root structure and drought tolerance of rapeseed under PEG imposed drought[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2013, **35**(1): 48-53.
- [4] 刘 成, 冯中朝, 肖唐华, 等. 我国油菜产业发展现状、潜力及对策[J]. *中国油料作物学报*, 2019, **41**(4): 485-489.
LIU C, FENG Z C, XIAO T H, *et al.* Development, potential and adaptation of Chinese rapeseed industry[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2019, **41**(4): 485-489.
- [5] 辛佳佳. 不同生育时期干旱胁迫对油菜生长生理及产量的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [6] 赵 彤, 余青兰, 姚艳梅, 等. 不同品种甘蓝型油菜的抗旱性评价[J]. *甘肃农业大学学报*, 2021, **56**(1): 85-93.
ZHAO T, YU Q L, YAO Y M, *et al.* Evaluation on drought resistance of different of *Brassica napus* cultivars[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2021, **56**(1): 85-93.
- [7] 谢小玉, 何巧丽, 侯 爽, 等. 油菜 FBA 基因克隆、表达分析及其与抗旱性的关系[J]. *生态学报*, 2020, **40**(16): 5 708-5 717.
XIE X Y, HE Q L, HOU S, *et al.* Cloning and expression analysis of FBA gene and its relationship with drought resistance in *Brassica napus* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(16): 5 708-5 717.
- [8] 关周博, 董育红, 田建华, 等. 干旱胁迫下 3 个油菜品种地上、地下部生长特征与抗旱性的关系[J]. *干旱地区农业研究*, 2019, **37**(5): 114-118.
GUAN Z B, DONG Y H, TIAN J H, *et al.* Relationship between growth characteristics of above and underground and drought resistance of three rapeseed cultivars under drought stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, **37**(5): 114-118.
- [9] 殷 婷, 余青兰, 赵志刚. 油菜抗旱性产量指标及品种筛选[J]. *新疆农业科学*, 2020, **57**(3): 450-463.
YIN T, YU Q L, ZHAO Z G. Drought resistance yield index and varieties selection of rapeseed[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2020, **57**(3): 450-463.
- [10] 原小燕, 符明联, 何晓莹. 不同抗旱性油菜种子萌发期抗旱指标比较研究[J]. *干旱地区农业研究*, 2012, **30**(5): 77-81.
YUAN X Y, FU M L, HE X Y. The comparative study on drought resistance index of rape with different drought resist-

- ance in germination[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2012, **30**(5): 77-81.
- [11] GUO P, BAUM M, VARSHNEY R K, *et al.* QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought[J]. *Euphytica*, 2008, **163**(2): 203-214.
- [12] SHARP R E, VALERIY P, HEJLEK L G, *et al.* Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**(407): 2 343-2 351.
- [13] 李素. 三种类型油菜典型品种对干旱胁迫的生理响应[D]. 北京: 中国农业科学院, 2020.
- [14] 许耀照, 孙万仓, 方彦, 等. 北方寒旱区不同抗寒性白菜型冬油菜幼苗物质转运和光合荧光动力学特征[J]. 中国油料作物学报, 2020, **42**(1): 91-101.
- XU Y Z, SUN W C, FAN Y, *et al.* Matter transport, photosynthetic characteristics and fluorescence dynamics of 2 *Brassica rapa* cultivars with different freezing-tolerance in Northwest China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2020, **42**(1): 91-101.
- [15] 董小云, 米超, 陈其鲜, 等. 干旱胁迫下白菜型冬油菜差异蛋白组学及光合特征分析[J]. 分子植物育种, 2019, **17**(18): 5 899-5 909.
- DONG X Y, MI C, CHEN Q X, *et al.* Differential proteomics and photosynthetic characteristics of winter rapeseed (*Brassica rapa*) under drought stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, **17**(18): 5 899-5 909.
- [16] 代碌碌, Muhammad Shahbaz Naeem, 张春雷, 等. 甘蓝型油菜光合机构对干旱的生理响应[J]. 中国油料作物学报, 2016, **38**(6): 795-803.
- DAI L L, Muhammad Shahbaz Naeem, ZHANG C L, *et al.* Physiological response of photosynthetic apparatus in rapeseed to drought[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2016, **38**(6): 795-803.
- [17] 高俊凤. 植物生理学试验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006, 11-215.
- [18] 许大全. 光合作用学[M]. 北京: 科学出版社, 2013.
- [19] GUO H Q, TIAN Y L. Relationship of a few physiologic indexes and soil water contents for Poplar seedlings[J]. *Journal of Arid Land Resources & Environment*, 1998, **12**(2): 101-106.
- [20] MICHAEL W. SHAN, *et al.* Seasonal water relations of *Lyginia barbata* (Southern rush) in relation to root xylem development and summer dormancy of root apices[J]. *New Phytologist*, 2010, **185**(4): 1 025-1 037.
- [21] 范钧星, 王立红, 郭忠军. 干旱对作物机理的影响研究进[J]. 农村经济与科技, 2016, **27**(7): 6-8+15.
- FAN J X, WANG L H, GUO Z J. Research progress on the effect of drought on crop mechanism[J]. *Rural Economy and Science-Technology*, 2016, **27**(7): 6-8+15.
- [22] 秦文静. 黄土高原三种豆科牧草的耗水和抗旱特性研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2010.
- [23] 王方琳, 柴成武, 赵鹏, 等. 3种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.
- WANG F L, CHAI C W, ZHAO P, *et al.* Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of three desert species to drought stress and evaluation of drought resistance[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.
- [24] 任磊, 赵夏陆, 许靖, 等. 4种茶菊对干旱胁迫的形态和生理响应[J]. 生态学报, 2015, **35**(15): 5 131-5 139.
- REN L, ZHAO X L, XU J, *et al.* Varied morphological and physiological responses to drought stress among four tea *Chrysanthemum* cultivars[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(15): 5 131-5 139.
- [25] 朱长甫, 陈星, 王英典. 植物类胡萝卜素生物合成及其相关基因在基因工程中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, **30**(6): 609-618.
- ZHU C F, CHEN X, WANG Y D. Carotenoid biosynthesis in plants and application of its relative genes in gene engineering[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2004, **30**(6): 609-618.
- [26] 叶子飘, 张海利, 黄宗安, 等. 叶片光能利用效率和水分利用效率对光响应的模型构建[J]. 植物生理学报, 2017, **53**(6): 1 116-1 122.
- YE Z P, ZHANG H L, HUANG Z A, *et al.* Model construction of light use efficiency and water use efficiency based on a photosynthetic mechanistic model of light response[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, **53**(6): 1 116-1 122.
- [27] 王瑞霞, 李小明, 田宏先. 晋北区芥菜型油菜抗旱性鉴定及综合抗旱指标筛选[J]. 中国农业科技导报, 2020, **22**(11): 42-51.
- WANG R X, LI X Y, TIAN H X. Drought resistance identification and comprehensive drought resistance Index Screening of rapeseed (*Brassica juncea* L.) in North Shanxi[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020, **22**(11): 42-51.
- [28] 阮志平, 唐源江, 曾美涓. 干旱胁迫对4种棕榈植物幼苗光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 热带作物学报, 2016, **37**(10): 1 914-1 919.
- RUAN Z P, TANG Y J, ZENG M J. Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and activity of antioxidant enzymes of four species of palm seedlings[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, **37**(10): 1 914-1 919.
- [29] 卜令铨, 张仁和, 常宇, 等. 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应[J]. 生态学报, 2010, **30**(5): 1 184-1 191.
- BU L D, ZHANG R H, CHANG Y, *et al.* Response of photosynthetic characteristics of water stress of maize leaf in seedling[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(5): 1 184-1 191.
- [30] 杨锐, 郎莹, 张光灿, 等. 野生酸枣光合及叶绿素荧光参数对土壤干旱胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(5): 922-931.
- YANG R, LANG Y, ZHANG G C, *et al.* Response of photosynthesis and fluorescence of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* to soil drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(5): 922-931.
- [31] 张国盛, 郝蕾, 闫子娟, 等. 6种树种叶片叶绿素荧光动力学参数对土壤水分变化的响应[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(11): 3 079-3 085.
- ZHANG G S, HAO L, YAN Z J, *et al.* The responses of chlorophyll fluorescence kinetics parameters of six tree species to soil moisture changes[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(11): 3 079-3 085.