

马铃薯块茎膨大期不同程度干旱后复水的源库补偿效应

刘溢健¹ 任建宏² 殷俐娜^{1,3} 邓西平^{2,3} 可庆波³ 王仕稳^{1,3*}

(¹西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学生命科学院, 陕西杨凌 712100; ³中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要 旱后复水的补偿效应在多种作物的不同生育时期都存在,是植物抵抗逆境胁迫和伤害的重要自我调节机制,也是对有限水分高效利用的体现.本研究在马铃薯块茎膨大期进行两轮干旱后复水处理,明确马铃薯补偿效应产生的干旱胁迫阈值,并从源-库角度探索马铃薯旱后复水补偿效应产生的缘由.试验选取“大西洋”马铃薯脱毒组培苗为材料,设置充分供水(W)、轻度干旱后复水(D₁-W)、中度干旱后复水(D₂-W)和重度干旱后复水(D₃-W)4个水分处理并经过两个循环.结果表明:在经过两轮轻度干旱复水后,马铃薯产量表现出超补偿效应,水分利用效率和产量比充分供水分别提高了17.5%和6.3%;中度水分胁迫表现出近等量补偿效应,产量与充分供水差异不大,而水分利用效率提高了8.4%;而重度水分胁迫没有表现出产量补偿效应.不同程度的干旱胁迫均降低马铃薯叶片叶绿素含量、净光合速率、叶面积等源的大小和活性,而在复水后,轻度和中度胁迫出现了超补偿和补偿效应,增强了源的供应能力.同时,适度干旱后复水显著增强了块茎(库)中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶的活性,提高了库活性,进而表现为块茎平均重量的增加.综上,马铃薯块茎膨大期适度的水分亏缺在复水后源-库均存在补偿和超补偿效应,以此来弥补干旱带来的损失,最终在产量上表现为补偿或者超补偿效应,并显著提高了水分利用效率.

关键词 干旱胁迫; 复水; 补偿效应; 源-库

Compensation effect of re-watering after different drought stresses on source-sink metabolism during tuber expansion period of potato. LIU Yi-jian¹, REN Jian-hong², YIN Li-na^{1,3}, DENG Xi-ping^{2,3}, KE Qing-bo³, WANG Shi-wen^{1,3*} (¹College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ²College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ³State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China).

Abstract: The compensation effect of re-watering after drought has been widely reported in various crops during different growth stages. It is considered as an important self-regulation mechanism for plants to resist abiotic stresses and also an efficient utilization of limited water resource. In this study, two rounds of re-watering after drought treatments were carried out during tuber expansion period of potato, to investigate the drought threshold of potato and explore the potential mechanisms of compensation effect with source-sink aspect. We used virus-free plantlets of “Atlantic” potato as experimental materials. Four treatments were included: sufficient water supply (W), re-watering after mild drought (D₁-W), re-watering after medium drought (D₂-W) and re-watering after severe drought (D₃-W). The results showed that potato yield exhibited an over-compensation effect after two rounds of D₁-W treatment, with water use efficiency and yield being increased by 17.5% and 6.3%, respectively, compared with the sufficient water supply. D₂-W treatment had no significant

本文由国家科技支撑计划项目(2015BAD22B01)资助 This work was supported by the National Science and Technology Support Program (2015BAD22B01).

2018-12-09 Received, 2019-09-17 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shiwenwang@nwsuaf.edu.cn

effect on potato yield, but water use efficiency was increased by 8.4%, indicating a near-equivalent compensation effect. On the contrary, D₃-W treatment did not show any compensation effect in yield. In addition, leaf chlorophyll content, net photosynthetic rate, and leaf area were all reduced after drought treatment, indicating a reduction in "source" size and activity. After re-watering, D₁-W and D₂-W treatments showed over-compensation and compensation effects through improving source supply capacity. Meanwhile, re-watering after moderate drought increased the sink activity through significantly enhancing the activities of key enzymes in tubers (sink), thus increased the average weight of tubers. In conclusion, re-watering after moderate drought stress during potato tuber expansion period had compensation and over-compensation effects on both source and sink, and thus could compensate for the drought-induced yield loss and improve water use efficiency.

Key words: drought stress; re-watering; compensation effect; source-sink.

马铃薯是世界第四大粮食作物,对世界粮食安全有重要的意义^[1].我国是世界上马铃薯最大的生产国和消费国,为了应对未来可能面临的粮食安全,2015年我国已经提出了马铃薯主粮化战略,同时马铃薯也是新一轮种植结构调整,尤其是“镰刀弯”地区玉米结构调整理想的替代作物之一^[2].我国马铃薯的主产区主要位于北方干旱、半干旱地区.北方产区无论是雨养还是灌溉马铃薯,生产过程中都经常不定期地遭遇干旱胁迫,严重影响马铃薯产量,并造成巨大的经济损失^[3-5].但越来越多的研究表明,并不是每种作物、每个生育期、不同程度的水分亏缺都会使作物减产,往往在某一生育阶段适度的水分亏缺后复水,作物的生长发育和产量形成能够产生补偿甚至超补偿效应^[6-8].

植物界普遍存在的补偿效应是植物抵抗逆境胁迫和伤害的重要自我调节机制,也是对有限水分高效利用的体现^[9-10].比如,在小麦苗期到拔节前期和灌浆后期到成熟期之间进行适度水分胁迫,可以有效发挥复水后作物的补偿作用,提高其产量^[11].补偿效应的产生是由于作物在水分亏缺及复水后,植株的渗透调节、蒸腾作用、光合作用、同化物转运等方面都有一些适应性调节变化,并会持续一段时间,从而对生长和最终的经济产量做出补偿^[12-13].李文婷^[14]研究发现,适度的水分胁迫后复水提高了马铃薯叶片光合速率;郭相等^[15]研究表明,玉米经过干旱胁迫处理后复水叶片叶绿素含量在一定时期内均高于充分供水对照,且新生叶片受胁迫延续的影响较小,叶绿素含量和光合速率高于充分供水对照,以补偿胁迫期间所受损失. Yang 等^[16]和刘立军等^[17]研究表明,水稻灌浆期适度的干湿交替可以促进水稻花后茎叶中同化物向籽粒运转,从而提高籽粒中同化物合成酶活性,增加收获指数.因此,适当的水分胁迫后复水对作物生长发育具有重要意义.

Mason 等^[18]通过研究光合产物在棉株体内的分配方式,首次提出作物产量的源-库理论.源是指生产或输出同化物的器官和组织,在马铃薯膨大期,叶片作为主要的源,库则是指利用和储藏同化物的器官和组织,通常将马铃薯的块茎称之为库.马铃薯干旱胁迫会引起叶片叶绿素降解,光合参数降低,导致叶片生长发育不良,源器官产生同化物的能力减弱,必然对马铃薯块茎(库)的形成产生不利影响,造成减产^[19].徐云姬等^[20]在水稻灌浆期进行干湿交替灌溉的研究表明,适度的干湿交替处理能提高水稻叶片生理性能,促进花后茎叶中同化物向籽粒转运以及增强籽粒碳水化合物代谢和淀粉相关酶的活性,提高籽粒灌浆速率和最终产量;李叶蓓等^[21]发现,在玉米结穗期进行干旱处理,叶片光合作用受到一定影响,同化物积累不足,引起源-库供应不协调,导致籽粒最终不能结实.而相关研究表明,适度干旱后复水提高了籽粒中淀粉相关酶的活性,增加了库(籽粒)的强度,影响库的大小,从而对产量产生补偿^[11, 22].

不论是国内还是国外,目前从源-库关系角度研究马铃薯干旱后复水的补偿机制尚不明晰.基于此,本研究从源-库角度出发,分析了不同程度干旱-复水循环处理下马铃薯叶片和块茎相关生理指标变化,旨在明确马铃薯块茎膨大期补偿效应产生的干旱胁迫阈值及生理机制,以期提高马铃薯产量和水分利用效率,为旱区马铃薯高产高效栽培和节水农业提供指导.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

试验于2017年3—6月在陕西省杨凌区中国科学院水利部水土保持研究所温室内进行(34°12′—34°20′N, 108°—108°7′E),温室内相对空气湿度为

60%~70% 温度控制在 $(26 \pm 5) ^\circ\text{C}$, 平均年日照时数为 2163.8 h. 试验用土为中国科学院安塞水土保持综合试验站的黄绵土, 各处理氮肥、磷肥和钾肥用量相同, 分别为 $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, P_2O_5 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 K_2O $0.24 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土. 以尿素(含 N 46%)、重过磷酸钙(含 P_2O_5 56%) 和硫酸钾(含 K_2O 35.6%) 分别作为氮、磷、钾肥来源.

1.2 试验材料

本试验以马铃薯‘大西洋’(Atlantic) 品种无毒组培苗为试验材料.

1.3 试验设计

自块茎膨大期的第 1 天起, 设置 4 个水分处理为: 1) 充分供水(W): 维持 85% 土壤田间持水量. 2) 两轮轻度干旱后复水循环处理($\text{D}_1\text{-W}$): 干旱阶段保持 55% 土壤田间持水量. 3) 两轮中度干旱后复水循环处理($\text{D}_2\text{-W}$): 干旱阶段保持 45% 土壤田间持水量. 4) 两轮重度干旱后复水循环处理($\text{D}_3\text{-W}$): 干旱阶段保持 35% 土壤田间持水量. 3 个不同水分胁迫处理共进行两轮旱后复水循环, 每个循环阶段取样 4 次, 取样时间分别为块茎膨大期的第 1、8、10、13、20、22、25 和 52 天. 每次取样均于上午进行. 每个处理取样 10 株, 叶片和块茎于冰箱 $-80 ^\circ\text{C}$ 保存, 生物量用烘箱立即烘干. 试验选取高 30 cm、直径 30 cm 的圆形塑料桶, 按每桶 11 kg 称取风干好的安塞黄绵土和准备好的肥料充分混匀后装入桶内. 移苗日期为 3 月 5 日, 移苗时选取长势一致的 5 叶马铃薯幼苗种于塑料桶中, 每个水分处理移栽 80 桶, 每桶移 1 株, 共计 320 桶. 移苗后在土壤表面覆盖约 1.0 cm 厚的蛭石, 以防止因浇水产生的土壤板结. 从移苗到开始控水的时间内, 桶内水分一直保持 85% 土壤田间持水量. 土壤水分含量根据重量计算, 并以百分比表示最大罐容量^[23]. 开始进行水分处理的时间是 5 月 2 日(此时处于马铃薯块茎膨大期的起始点, 即主茎完成一个叶序或第八片叶长成), 自水分处理日起每天下午将每桶马铃薯进行称重并记录耗水量. 干旱胁迫阶段确保水分缓慢下降至相应水分含量, 若下降过快则称重后进行补水; 复水阶段则确保桶内水分维持在 85% 土壤田间持水量. 共进行两个干旱胁迫后复水循环. 试验结束时间是块茎膨大期的第 52 天, 此时为马铃薯收获期. 整个试验过程中塑料桶内的土壤含水量变化和具体水分循环时间及采样点见图 1.

1.4 测定项目与方法

1.4.1 块茎产量和生物量 在试验结束时(6月23

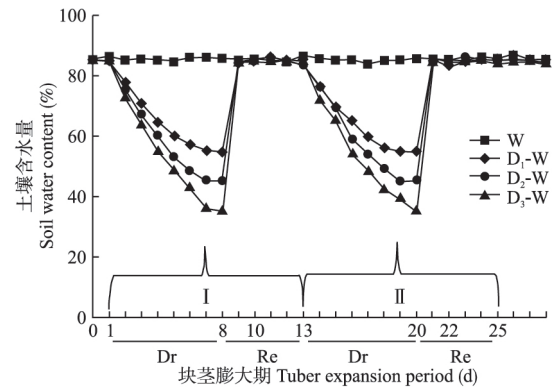


图 1 水分处理时期土壤含水量变化和 4 个水分处理循环时间及取样点

Fig.1 Changes of soil water content during the water treatment period and times of four water treatment cycle and sampling points.

I: 第 1 次循环 The first cycle of drought rewating; II: 第 2 次循环 The second cycle of drought rewating. W: 充分供水 Sufficient water supply; $\text{D}_1\text{-W}$: 两轮轻度干旱后复水循环处理 Two rounds of re-watering after mild drought; $\text{D}_2\text{-W}$: 两轮中度干旱后复水循环处理 Two rounds of re-watering after medium drought; $\text{D}_3\text{-W}$: 两轮重度干旱后复水循环处理 Two rounds of re-watering after severe drought. Dr: 干旱 Drought; Re: 复水 Rewatering. 下同 The same below.

日) 取样, 收取完整植株, 分叶、茎、根和块茎称鲜重. 块茎产量为每株所有块茎的总鲜重, 整株生物量为每株叶、茎、根和块茎的鲜重之和.

1.4.2 水分利用效率 水分利用效率(WUE) = 生物产量/总耗水量.

1.4.3 总叶面积 每株所有叶片面积之和为总叶面积. 将各处理采来的新鲜叶片用扫描仪(Epson Perfection V700 Photo, Seiko Epson Corporation, 中国北京)扫描后, 用 WinRHIZO PRO 2009 软件(Regent Inc., Quebec, Canada)对其总面积进行统计.

1.4.4 叶绿素含量 叶绿素含量参照汤章城^[24]的方法进行. 每个处理 5 次重复.

1.4.5 光合参数 光合参数采用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合仪, 每天 9:00—11:00 测定. 选取空间取向和角度一致的植株顶部第四复叶的第一叶测定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i).

1.4.6 马铃薯块茎淀粉含量、淀粉合成酶(SS)和焦磷酸化酶活性(AGP) 称取 0.1 g 马铃薯块茎, 在研钵中磨碎, 装入 1.5 mL 离心管中, 加 0.3~0.5 mL $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Tricine-NaOH 提取液 [pH 8.0, 含有 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MgCl_2 , $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ EDTA, $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 2-巯基乙醇, 12%(V/V) 甘油, 5%(W/V) PVP40]于研钵中研磨(温度保持在 $0 ^\circ\text{C}$), $15000 \times g$ 离心 10 min ($4 ^\circ\text{C}$), 沉淀用于淀粉含量的测定, 上清

液(粗酶液)则用于各种酶活性测定^[24]。

淀粉含量按照国标法《GB 5009.9—2016》测定^[25];蔗糖合成酶(SSase)活性测定采用蒽酮硫酸紫外分光光度法;焦磷酸化酶(AGPase)活性测定采用蒽酮硫酸紫外分光光度法。

1.5 数据处理

试验数据采用 Microsoft Excel 2013 处理,用 SPSS 19.0 统计分析软件进行方差分析和 Duncan 显著性检验($\alpha=0.05$) ,用 SigmaPlot 12.0 进行制图。

2 结果与分析

2.1 干旱后复水对马铃薯单个块茎大小、整株生物量、水分利用效率和产量的影响

D_1 -W 处理下,马铃薯单个块茎大小、整株生物量、水分利用效率和产量始终高于充分供水处理,分别提高了 11.1%、17.5%和 6.3%,且均达到了显著水平。 D_2 -W 处理下,马铃薯的单个块茎大小和整株生物量显著高于充分供水,而产量和水分利用效率略高于充分供水。而 D_3 -W 处理下,水分利用效率高于充分供水,单个块茎大小、整株生物量和产量均显著低于充分供水(表 1)。表明两轮适度的干旱胁迫后复水对马铃薯块茎膨大期提高单个块茎大小、水分利用效率和产量具有积极作用,对其形态和产量形成起到补偿甚至超补偿的作用。

2.2 干旱后复水对马铃薯总叶面积的影响

如图 2 所示,块茎膨大期遭受干旱胁迫后, D_1 -W、 D_2 -W 和 D_3 -W 处理下,马铃薯总叶面积均呈现不同程度的降低,降低幅度与干旱胁迫程度呈正比。在第 1 轮干旱后复水循环的复水末期, D_1 -W 处理总叶面积恢复到充分供水水平,而 D_2 -W 处理的总叶

表 1 不同水分处理下马铃薯单个块茎大小、生物量、水分利用效率和产量

Table 1 Single tuber size, biomass, water use efficiency and yield of potato under different water treatments

处理 Treatment	单个块茎大小 Single tuber size (g)	生物量 Biomass (g)	水分利用效率 Water use efficiency ($g \cdot kg^{-1}$)	产量 Yield (g)
W	42.85±1.93c	172.07±7.30bc	1.54±0.11c	136.38±7.72b
D_1 -W	49.62±1.77a	191.17±3.38a	1.81±0.13a	144.99±3.29a
D_2 -W	44.06±1.47b	176.63±9.62b	1.67±0.14b	138.41±6.11b
D_3 -W	35.83±1.52d	166.33±7.61c	1.62±0.09b	120.11±1.52c

W: 充分供水 Sufficient water supply; D_1 -W: 两轮轻度干旱后复水循环处理 Two rounds of re-watering after mild drought; D_2 -W: 两轮中度干旱后复水循环处理 Two rounds of re-watering after medium drought; D_3 -W: 两轮重度干旱后复水循环处理 Two rounds of re-watering after severe drought. 下同 The same below. 同列不同字母表示差异显著($P < 0.05$) Different small letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level.

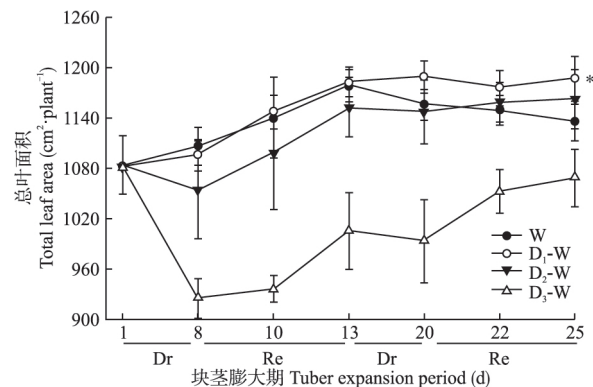


图 2 不同水分处理对马铃薯总叶面积的影响

Fig. 2 Effects of different water treatments on total leaf area of potato.

* $P < 0.05$. 下同 The same below.

面积略有增加。当进行第 2 轮干旱复水循环时, D_2 -W 和 D_3 -W 处理下,干旱阶段叶片总叶面积均下降,复水后, D_1 -W 处理总叶面积基本保持不变,在块茎膨大期的第 25 天比充分供水叶面积提高 4.6%; D_2 -W 处理下,总叶面积能恢复到充分供水水平,而 D_3 -W 处理的变化不明显。表明两轮适度干旱胁迫后复水对提高马铃薯整株叶面积具有超补偿效应。

2.3 干旱后复水对马铃薯叶片叶绿素含量的影响

由图 3 可知,干旱对 3 个水分处理的叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量均有不同程度的降低,且随干旱胁迫程度的增加,下降幅度增大;与第 1 轮干旱复水循环(块茎膨大期的第 1 天到第 13 天)相比,在遭受第 2 轮干旱复水循环时(块茎膨大期的第 13 天到第 25 天),干旱胁迫下马铃薯叶片各叶绿素含量的下降幅度有所减缓,干旱胁迫危害减轻,并且复水的恢复效果也有较大提高。此外,在块茎膨大期的第 25 天, D_1 -W 处理马铃薯叶片叶绿素 a、b 和总叶绿素含量分别比充分供水高 7.1%、22.5%和 14.8%; D_2 -W 处理马铃薯叶片叶绿素含量能恢复至充分供水水平。表明两轮适度的干旱胁迫后复水对马铃薯叶片叶绿素 a、b 和总叶绿素含量均具有补偿或超补偿效应。

2.4 干旱后复水对马铃薯叶片光合参数的影响

光合作用是植株积累同化物的基础,光合参数是衡量光合作用的基本指标。无论是在第 1 个干旱复水循环阶段,还是在第 2 个干旱复水循环阶段,当马铃薯遭受不同程度的干旱胁迫时,均导致植株叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)降低,并随干旱胁迫程度的加剧,降低幅度增大;复水后,马铃薯叶片 P_n 、 T_r 、 g_s 和 C_i 增加,恢复程度和干旱胁迫程度呈反比(图 4)。在

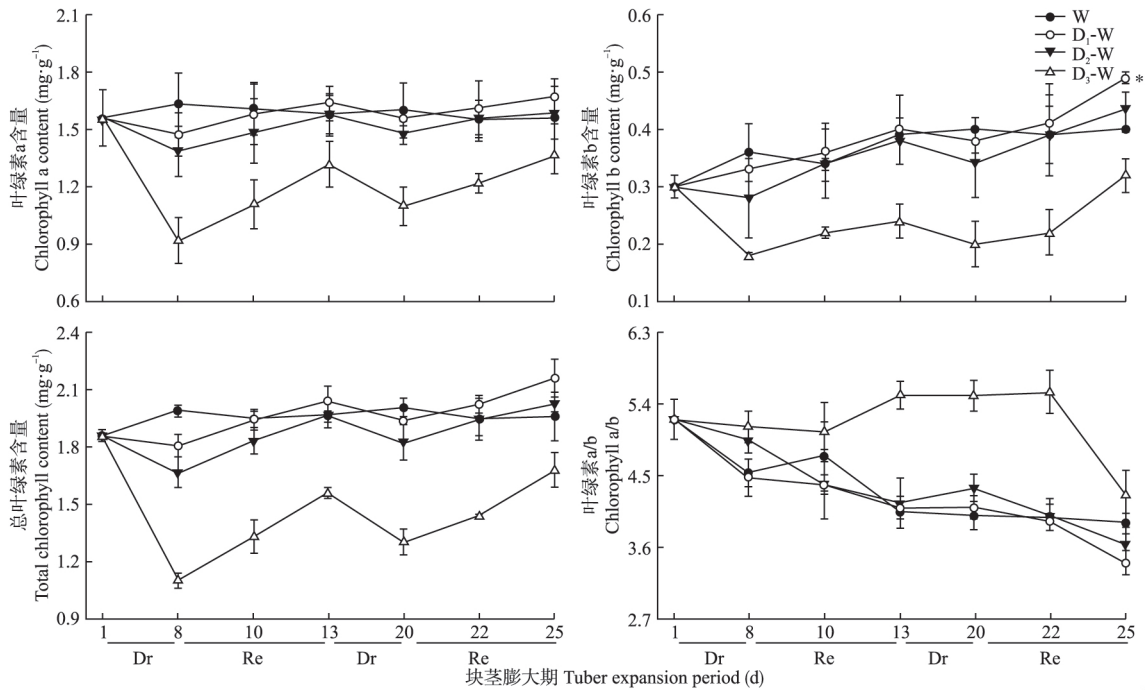


图 3 不同水分处理对马铃薯叶片叶绿素含量的影响
Fig.3 Effects of different water treatments on chlorophyll content of potato leaves.

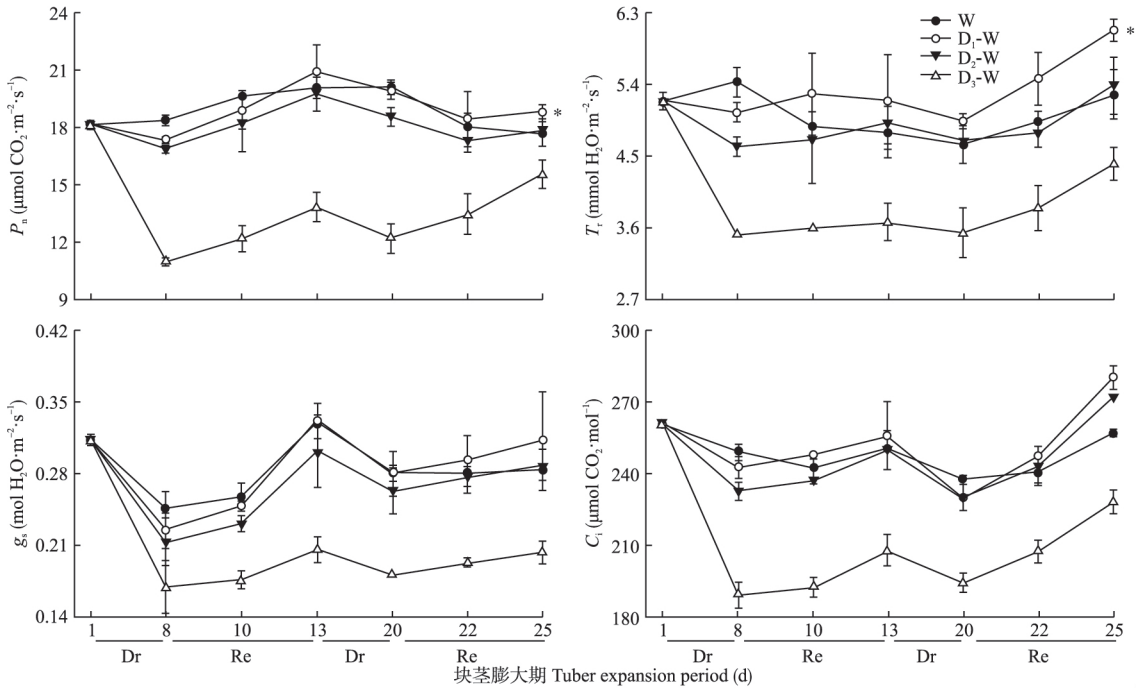


图 4 不同水分处理对马铃薯叶片光合参数的影响
Fig.4 Effects of different water treatments on photosynthetic parameters of potato leaves.

块茎膨大期的第 25 天, D_1-W 和 D_2-W 处理下, 马铃薯叶片 P_n 、 T_r 、 g_s 和 C_i 均高于充分供水水平, 其中 D_1-W 处理 4 个光合参数分别提高 6.5%、15.2%、10.0% 和 9.0% 具有超补偿效应; D_2-W 处理下 4 个光合参数均维持在充分供水水平, 具有补偿效应; 而 D_3-W 处理下, 4 个光合参数均低于充分供水水平

(图 4)。上述结果表明, 两轮适度的干旱胁迫后复水马铃薯叶片光合参数具有补偿或超补偿效应。

2.5 干旱后复水对马铃薯块茎淀粉含量及其相关合成酶活性的影响

马铃薯块茎中主要以积累淀粉为主, 淀粉含量的高低与马铃薯块茎大小呈正比, 而淀粉含量又与

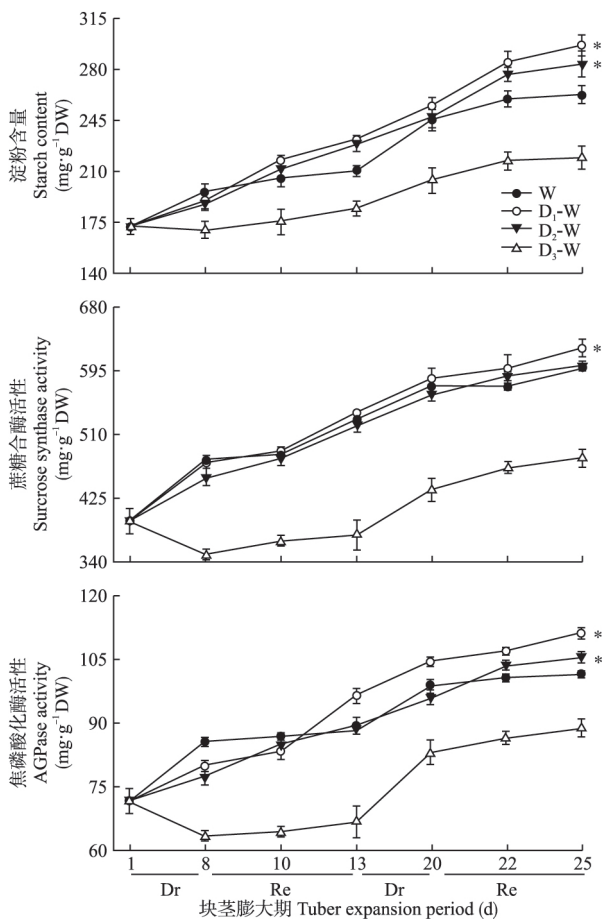


图 5 不同水分处理对马铃薯块茎中淀粉含量及其相关酶活性的影响
 Fig.5 Effects of different water treatments on starch content and activities of starch-related enzymes in potato tubers.

马铃薯块茎中淀粉合成酶的活性有必然的联系^[26]。整个试验期间 4 个水分处理条件下马铃薯块茎中淀粉含量不断上升,其中 D₁-W 处理淀粉含量从马铃薯块茎膨大期的第 10 天起高于充分供水水平,蔗糖合成酶(SSase)和焦磷酸化酶(AGPase)活性变化与淀粉类似。在块茎膨大期的第 25 天,D₁-W 和 D₂-W 处理马铃薯块茎中淀粉含量均显著高于充分供水,分别增加了 13.0%和 8.0%,表现出超补偿效应。相似地,D₁-W 和 D₂-W 处理在干旱胁迫阶段马铃薯块茎中 SSase 和 AGPase 活性逐渐变大,但均低于充分供水水平;复水后能迅速恢复甚至超过充分供水水平;而 D₃-W 处理干旱胁迫后复水其淀粉含量、SSase 和 AGPase 活性均远低于充分供水水平(图 5)。上述结果表明,适度干旱胁迫后复水其淀粉含量、SSase 和 AGPase 活性具有补偿效应。

3 讨 论

3.1 干旱胁迫及复水对马铃薯总的影响趋势

在水分亏缺时,植物合成大量脱落酸(ABA),

诱导渗透调节物质含量增加,抑制同化物的合成^[27]。抗旱相关基因表达量增加及转录因子活性增强,如 AP2/EREBP、bZIP、AB13 等^[26,28]。干旱时植物在生理、形态和分子等多个层面的响应存在着密切的联系,以缓解胁迫对植株造成的伤害,为补偿效应的产生奠定先决条件^[6]。复水后,植株表现出的补偿效应与多种生理行为的补偿效应有着密切的关系,如光合作用、蒸腾作用、水分利用效率、物质运输增大;相应的酶活性及相关补偿效应的基因表达增强等,这些补偿作用之间也是相互贯通和相互促进的^[29]。本研究发现(图 6),D₁-W 处理下,生物量、总叶面积、总叶绿素含量、P_n、淀粉含量、AGPase 活性、水分利用效率和产量均表现出补偿效应,其中水分利用效率和产量比对照分别提高了 17.5%和 6.3%;D₂-W 处理下,表现出近等量补偿效应,马铃薯产量与充分供水相近,但水分利用效率提高了 8.4%;而 D₃-W 处理下,各指标均受到严重影响,未表现产量补偿效应。从源-库角度分析,不同程度的干旱胁迫均降低了马铃薯叶片的叶绿素含量、净光合速率、叶面积等源的大小和活性,以对于干旱胁迫产生积极响应,为补偿效应的产生奠定先决条件;在复水后,轻度和中度干旱胁迫增强了叶绿素、光合速率等源的供应能力,从而表现出补偿效应。

3.2 干旱胁迫及复水对马铃薯叶片(源)的影响

经典的源-库理论认为:源是指生产或输出同化物的器官或组织。叶片是马铃薯植株进行光合作用的主要器官,并且是产生可溶性糖类的部位。因此,叶片被称之为‘源’。一方面,前人研究表明,叶面积是反映群体源光合能力大小的指标,如刘克礼等^[30]总结出马铃薯源的衡量指标包括叶面积指数(LAI)的大小、功能叶片的叶面积持续时间(LAD)和叶片净同化率(NAR)。另一方面,这些源的指标直接影响

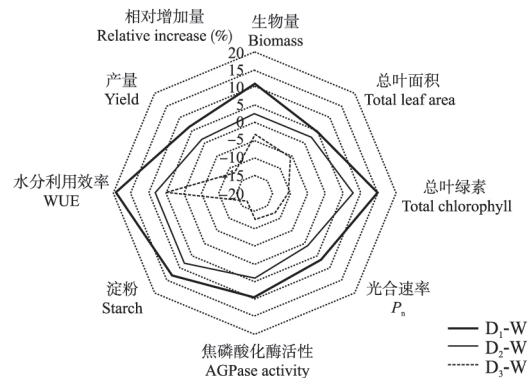


图 6 不同干旱后复水处理各指标相对增加量对比
 Fig.6 Comparison of relative increase of various indicators in different rewatering treatments after drought.

库的形成,库对源又具有反馈调节作用,小麦开花后绿叶面积的大小和光合强度的高低能够影响籽粒的灌浆速率,影响库的充实.源-库关系在动态变化中相互协调取得平衡^[31].

叶片总面积与植物进行光合作用有着密切的联系^[32].冬小麦在不同生育时期遭受不同程度及不同持续时间干旱胁迫后复水,小麦的叶面积增加,促进小麦生长^[33];也有研究表明,小麦苗期遭受干旱胁迫后复水,叶面积大小表现为:轻度水分亏缺>充分灌溉>重度水分亏缺,意味着适度的水分亏缺后,小麦叶面积存在明显的复水补偿效应^[34].本研究结果表明,在 D₁-W 处理的第 25 天,叶片总叶面积显著高于充分供水水平,具有超补偿效应;D₂-W 处理总叶面积具有补偿效应;而 D₃-W 处理没有补偿效应.由此可知,D₁-W 处理条件下,补偿效应最大,这与乌兰等^[34]的研究结果一致,即水分条件为 45% 田间持水量时是补偿效应产生的水分阈值.另外,对于 D₂-W 和 D₃-W 处理,马铃薯叶片总叶面积变化不明显,其原因可能是由于进入块茎膨大期后叶面积增长缓慢所致^[35].因此,本研究表明适度的干旱胁迫后复水对源强度大小具有补偿效应.

此外,衡量源强度的指标有叶片叶绿素含量、光合速率等.叶绿素是植物进行光合作用的载体,随着叶绿素含量的下降^[36],光合速率也呈下降趋势,导致植物进行光合作用的能力减弱^[37].许多研究表明,干旱胁迫会对源(叶片)的大小和强度产生影响,如适度干旱处理能提高叶片的光合速率、维持较高的叶绿素含量,由此来延长叶片的生理功能期,减缓叶片衰老.当作物遭受干旱胁迫时,可以通过气孔调节来改变蒸腾和光合作用的关系,在获得最大限度 CO₂ 同化作用的同时,阻止植株水分降低到使组织受害的水平,这也是作物适应干旱的重要机制^[38].尹智宇等^[39]通过对 4 个马铃薯品种研究发现,干旱胁迫下叶片叶绿素含量、光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)均较对照低.Spitters 等^[40]研究认为,水分胁迫程度越严重,其叶片光合作用降低越快.在玉米中研究表明^[21],水分胁迫下玉米叶片光合速率下降,但复水后,遭受轻度和中度胁迫下较易恢复,而重度胁迫下很难恢复.本研究中发现,D₁-W 和 D₂-W 处理马铃薯叶片叶绿素含量均高于充分供水水平,而 D₃-W 处理马铃薯叶片叶绿素含量大大低于充分供水水平.类似地,D₁-W 处理较充分供水水平 P_n 提高了 6.5%.从源-库角度来看,D₁-W 处理增加了叶绿素含

量和光合速率,即增加了源的大小,又增强了源的强度,在一定程度上为其产量补偿效应的产生奠定基础.由此可知,在两轮适度干旱胁迫后复水循环处理,马铃薯对干旱胁迫在源-库方面做出积极响应,产生了一定的干旱耐受性和适应性,复水后加快马铃薯叶片光合参数的恢复能力,使其迅速恢复至充分供水水平.当再次遭遇干旱胁迫时,其胁迫损伤程度有所减轻,并且表现出对复水更强的恢复能力,提高了马铃薯生长后期叶片的功能期,增强源的大小和强度,这与石洪亮等^[41]在棉花上的光合补偿研究结果一致.因此,适度的干旱胁迫后复水对源的大小(叶绿素含量)和源的强度(光合参数)均具有补偿效应.

3.3 干旱胁迫及复水对马铃薯块茎(库)的影响

干旱胁迫首先影响作物的生理生化过程,进而影响其生长发育,最终对作物的产量与品质产生影响^[42].在马铃薯源库关系中,库主要是指马铃薯的块茎,其大小与酶的活性呈正比^[43].马铃薯淀粉的合成与积累是一个复杂的生理生化调控过程,需要许多酶的共同参与,这些酶主要包括焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉分支酶(Qase)、蔗糖合成酶(SSase),每一种酶在不同植物中又有许多同工型^[26].而这些酶的活性被视为库的强度,影响马铃薯块茎产量(库大小)的形成.

腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)是马铃薯块茎中淀粉合成的限速酶,抑制 AGPase 的活性会导致淀粉合成部分或全部终止;蔗糖合成酶(SSase)主要存在于造粉体中,是马铃薯块茎中淀粉生物合成另一重要的调节酶^[44].有研究发现,灌浆期适度干旱胁迫,能提高小麦灌浆前、中期籽粒中淀粉积累速率和淀粉合成酶活性,促进籽粒淀粉的合成与积累^[45].另外,干旱胁迫导致马铃薯淀粉合成酶活性降低,复水后会产生补偿效应,但补偿效应不明显^[46].本研究发现,整个试验期间 4 个水分处理的马铃薯块茎中淀粉含量和 AGPase、SSase 活性均不断增加,并且两轮 D₁-W 处理比充分供水水平下淀粉含量和 AGPase、SSase 活性分别提高了 13.0%、9.6%和 4.5%,均对旱后复水表现出补偿效应甚至超补偿效应.其中马铃薯库的强度补偿效应产生的原因在于:马铃薯在经历两轮适度干旱胁迫后复水循环,植株对干旱具有耐受性和适应性,复水后其各个生理结构迅速恢复并进行补偿生长,通过提高块茎(库)中 AGPase 和 SSase 活性,增加了库的大小.因此,适度旱后复水促进了块茎(库)中淀粉的积

累, 以对干旱胁迫做出积极响应, 对最终产量的形成产生补偿效应。库是指消耗或贮藏同化产物的组织或器官。对于马铃薯而言, 发育的后期库器官主要是块茎^[47], 马铃薯块茎产量的高低是衡量库大小的重要参数。大量研究发现, 植物在遭受适度干旱后普遍存在补偿效应, 在其他条件不变的情况下, 作物在节约大量用水的同时, 可以提高产量或保持不减产, 同时达到提高水分利用率和增产的效果^[27, 48]。de Lacerda等^[49]在向日葵上的研究结果表明, 轻度水分亏缺较频繁灌溉条件下产量提高达 50%, 既能提高水分利用率, 又能增加产量, 表明适度水分亏缺对作物库(产量)的形成具有积极的促进作用。相似地, 在本试验中, D₁-W 处理马铃薯产量提高了 4.5%, 而 D₂-W 处理产量和水分利用效率基本维持在充分供水水平; D₁-W 处理最终收获期产量显著提高, 比充分供水增加了 17.3%。表明两轮适度的干旱胁迫后复水, 不仅提高了马铃薯的水分利用效率, 而且在最终收获期对马铃薯库(产量)的形成具有促进作用, 这与山仑^[27]的研究结果一致。适度干旱胁迫后复水产量和水分利用效率均增加的原因在于: 马铃薯遭受第一轮适度干旱胁迫后复水时, 植株为了缓解干旱引起的伤害, 在形态和生理上产生了自我保护机制, 对干旱胁迫具有一定的耐受性和适应性^[50], 当再次遭受一定程度的干旱胁迫时, 植株保护机制发挥作用, 最大程度地降低了干旱胁迫引起的不利影响, 当恢复供水时, 植株将有限的水分充分利用, 多数用于块茎大小的形成, 进而提高产量, 因此对适度旱后复水表现出超补偿效应, 既达到节水的效果, 又能获得扩库(增产)的效应。

综上所述, 本研究从源-库角度将马铃薯块茎膨大期旱后复水产生的形态变化和生理响应联系起来, 分析块茎产量产生的补偿机理。研究表明, D₂-W 处理是马铃薯产生补偿效应的阈值, 而 D₁-W 处理通过提高源(叶片)活性和库(块茎)大小, 对其形态-生理的生长发育起到了补偿效应, 提高产量和水分利用效率, 实现增产增效。

参考文献

- [1] André D, Peter K, Oscar O. Potatoes for sustainable global food security. *Potato Research*, 2014, **57**: 185-199
- [2] Ministry of Agriculture, People's Republic of China (中华人民共和国农业部). Guiding opinions of the Ministry of Agriculture on promoting the development of the potato industry. Gazette of the Ministry of Agriculture of the People's Republic of China, 2016(3): 4-7 (in Chinese)
- [3] van Loon CD. The effect of water stress on potato growth, development, and yield. *American Potato Journal*, 1981, **58**: 51-69
- [4] Saini HS, Westgate ME. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy*, 1999, **68**: 59-96
- [5] Jiao Z-L (焦志丽). The Research of Potato Drought Damage and Improve Its Drought Resistance Methods. PhD Thesis. Harbin: Northeast Forestry University, 2012 (in Chinese)
- [6] Sun X-Z (孙宪芝), Zheng C-S (郑成淑), Wang X-F (王秀峰). Advances of drought tolerant mechanism in woody plant. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2007, **27**(3): 629-634 (in Chinese)
- [7] Chen Y (陈彦), Zhu Q (朱奇), Zhang Y-Z (张永忠). Overcompensation responses of plant: An overview. *Chinese Journal of Nature* (自然杂志), 2000, **22**(2): 88-91 (in Chinese)
- [8] Ni S-L (倪胜利), Li X-M (李兴茂), Wang Y-C (王亚翠), et al. Physiological development and water use efficiency of winter wheat after re-watering following drought stresses at different growth stages. *Journal of Irrigation and Drainage* (灌溉排水学报), 2018, **37**(11): 20-25 (in Chinese)
- [9] Luo H-H (罗宏海), Han H-Y (韩焕勇), Zhang Y-L (张亚黎), et al. Effects of drought and re-watering on endogenous hormone contents of cotton roots and leaves under drip irrigation with mulch. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(4): 1009-1016 (in Chinese)
- [10] Hao W-P (郝卫平). Influence of Water Stress and Re-watering on Maize WUE and Compensation Effects. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013 (in Chinese)
- [11] Liu L-P (刘丽平), Ouyang Z (欧阳竹), Wu L-F (武兰芳), et al. Effects of phased drought and rewatering on the photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2012, **31**(11): 2797-2803 (in Chinese)
- [12] Zhou L (周磊), Gan Y (甘毅), Ou X-B (欧晓彬), et al. Progress in molecular and physiological mechanisms of water-saving by compensation for water deficit of crop and how they relate to crop production. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2011, **19**(1): 217-255 (in Chinese)
- [13] Liu Z-P (刘展鹏), Chu L-L (褚琳琳). Advance in research on compensation effects of crops under drought stress. *Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering* (排灌机械工程学报), 2016, **34**(9): 804-808 (in Chinese)
- [14] Li W-F (李文婷). The Source-Sink Relationship in Potato Yield Formation and the Regulation of Water and Nitrogen on It. PhD Thesis. Yangling: Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, 2016 (in Chinese)

- [15] Guo X-P (郭相平), Wang Q (王琴), Liu Z-P (刘展鹏), *et al.* Effect of water recovery on physiological characteristics of newly-growing leaves of maize during and after stress period. *Journal of Agricultural Sciences (农业科学研究)*, 2006, **27**(2): 20-29 (in Chinese)
- [16] Yang JC, Zhang JH. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*, 2006, **169**: 223-236
- [17] Liu L-J (刘立军), Wang Y-K (王永康), Bian J-L (卞金龙), *et al.* Effect of alternate wetting and soil drying irrigation during grain filling on the physiological trait and yield of transgenic rice with different protein content in grains. *China Journal of Rice Science (中国水稻科学)*, 2014, **28**(4): 384-390 (in Chinese)
- [18] Mason TG, Maskell EJ. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. II. The factors determining the rate and the direction of movement of sugars. *Annals of Botany*, 1928, **42**: 189-253
- [19] Xu X-F (徐雪风). The Influences of Drought Hardening and Continuous Cropping Regulation on the Growth and Resistance Physiology of Potato. Master Thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016 (in Chinese)
- [20] Xu Y-J (徐云姬), Xu Y-D (许阳东), Li Y-Y (李银银), *et al.* Effect of alternate wetting and drying irrigation on post-anthesis remobilization of assimilates and grain filling of rice. *Acta Agronomica Sinica (作物学报)*, 2018, **44**(4): 554-568 (in Chinese)
- [21] Li Y-B (李叶蓓), Tao H-B (陶洪斌), Wang R-N (王若男), *et al.* Effect of drought on ear development and yield of maize. *Chinese Journal of Eco-Agriculture (中国生态农业学报)*, 2015, **23**(4): 383-391 (in Chinese)
- [22] Chen X-Y (陈晓远), Luo Y-P (罗远培). Compensatory effects of water-recovery during different growth durations on winter wheat under water stress. *Chinese Journal of Eco-Agriculture (中国生态农业学报)*, 2002, **10**(1): 35-37 (in Chinese)
- [23] Chen DQ, Wang SW, Xiong BL, *et al.* Carbon/nitrogen imbalance associated with drought-induced leaf senescence in *Sorghum bicolor*. *PLoS One*, 2015, **10**(8): 1-17
- [24] Tang Z-C (汤章城). Modern Plant Physiology Experiment Guide. Beijing: Science Press, 1999: 127-129 (in Chinese)
- [25] Ministry of Health, People's Republic of China (中华人民共和国卫生部). GB 5009.9-2016. National Food Safety Standards, Determination of Starch in Food. Beijing: Standards Press of China, 2017 (in Chinese)
- [26] Zhu Y-R (朱晔荣), Liu M-M (刘苗苗), Li Y-H (李亚辉), *et al.* Research advance in regulation mechanism of starch synthesis in plants. *Plant Physiology Journal (植物生理学报)*, 2013, **49**(12): 1319-1325 (in Chinese)
- [27] Shan L (山仑). Plant drought resistance and semi-dryland farming. *Agricultural Research in the Arid Areas (干旱地区农业研究)*, 2007, **25**(1): 1-5 (in Chinese)
- [28] Wang Y-H (王永宏), Wang K-R (王克如), Zhao R-L (赵如浪), *et al.* Relationship between the source and sink of spring maize with high yield. *Scientia Agricultura Sinica (中国农业科学)*, 2013, **46**(2): 257-269 (in Chinese)
- [29] Hao S-R (郝树荣), Guo X-P (郭相平), Zhang Z-Y (张展羽). Research progress on compensatory effects of crops in drought stress and rehydration. *Advance in Science and Technology of Water Resources (水利水电科技进展)*, 2009, **29**(1): 81-84 (in Chinese)
- [30] Liu K-L (刘克礼), Gao J-L (高聚林), Sun H-Z (孙会忠), *et al.* Correlation of source accommodation and sink volume of potato. *Chinese Potato Journal (中国马铃薯)*, 2004, **18**(1): 4-8 (in Chinese)
- [31] Guo W-S (郭文善), Feng C-N (封超年), Yan L-L (严六零), *et al.* Analysis of source-sink relationship after wheat flowering. *Acta Agronomica Sinica (作物学报)*, 1995, **21**(3): 334-340 (in Chinese)
- [32] Wang X-Q (王希群), Ma L-Y (马履一), Jia Z-K (贾忠奎), *et al.* Research and application advances in leaf area index (LAI). *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, 2005, **24**(5): 72-76 (in Chinese)
- [33] Liu X-Y (刘晓英), Luo Y-P (罗远培), Shi Y-C (石元春). The stimulating effects of rewatering in subjecting to water stress on leaf area of winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica (中国农业科学)*, 2001, **34**(4): 422-428 (in Chinese)
- [34] Wu L (乌兰), Shi X-H (石晓华), Yang H-Y (杨海鹰), *et al.* Effects of water deficiency at seedling stage on potato yield formation. *Chinese Potato Journal (中国马铃薯)*, 2015, **29**(2): 80-84 (in Chinese)
- [35] Liu S-J (刘素军). Physiological and Molecular Responses of Potato to Water Stress and Rehydration at Different Period. PhD Thesis. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2017 (in Chinese)
- [36] Wang F (王芳), Peng Y-L (彭云玲), Fang Y-F (方永丰). Effects of different stay-green maize on leaves senescence after flowering under drought stress. *Bulletin of Soil and Water Conservation (水土保持通报)*, 2018, **38**(4): 60-66 (in Chinese)
- [37] Hai M-R (海梅荣), Chen Y (陈勇), Zhou P (周平), *et al.* Effects of drought stress on physiological characteristics of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Chinese Potato Journal (中国马铃薯)*, 2014, **6**(4): 199-204 (in Chinese)
- [38] Wise RR, Sassenrath-Cole GF, Percy RG. A comparison of leaf anatomy in field-grown *Gossypium hirsutum* and *G. barbadense*. *Annals of Botany*, 2000, **86**: 731-738
- [39] Yin Z-Y (尹智宇), Feng Y-S (封永生), Xiao G-L (肖关丽). Influences of drought stress and re-watering on photosynthetic characteristics at seedling stage of winter potato. *Chinese Potato Journal (中国马铃薯)*, 2018, **32**(2): 74-80 (in Chinese)
- [40] Spitters CJT, Schapendonk AHCM. Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation. *Plant and Soil*, 1990, **123**:

- 193–203
- [41] Shi H-L (石洪亮), Yan Q-Q (严青青), Zhang J-S (张巨松), *et al.* Compensation effect of nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristics and yield during cotton flowering bol-setting stage under non-sufficient drip irrigation. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2018, **44**(8): 1196–1204 (in Chinese)
- [42] Xu S-W (余叔文), Chen J-Z (陈景治), Liu C-D (刘存德), *et al.* On the effect of drought hardening at seedling stage of wheat plants and its physiological basis. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1964, **3**(2): 169–182 (in Chinese)
- [43] Baroja-Fernández E, Muñoz FJ, Montero M, *et al.* Enhancing sucrose synthase activity in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers results in increased levels of starch, ADPglucose and UDPglucose and total yield. *Plant and Cell Physiology*, 2009, **50**: 1651–1662
- [44] Krapp A, Stitt M. Influence of high carbohydrate content on the activity of plastidic and cytosolic isoenzyme pairs in photosynthetic tissues. *Plant, Cell and Environment*, 2010, **17**: 861–866
- [45] Hu Y-Y (胡阳阳), Lu H-F (卢红芳), Liu W-X (刘卫星), *et al.* Effects of high temperature and water deficiency during grain filling on activities of key starch synthesis enzymes and starch accumulation in wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2018, **44**(4): 591–600 (in Chinese)
- [46] Huo D-D (霍丹丹). Effects of Drought Stress on Potato Starch Accumulation and Enzyme Activities. PhD Thesis. Harbin: Northeast Agricultural University, 2017 (in Chinese)
- [47] Li F-H (李发虎), Jia L-G (贾立国), Fan M-S (樊明寿). Progress of source, sink and flux regulated by water in potato. *Crops* (作物杂志), 2015, **3**(6): 16–20 (in Chinese)
- [48] Zhang C-W (张朝巍), Dong B (董博), Guo T-W (郭天文). Effects of supplement irrigation on potato yield and water use efficiency in semi-arid area of Gansu Province. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 2011, **31**(5): 49–53 (in Chinese)
- [49] de Lacerda CF, Cambraia J, Oliva MA, *et al.* Solute accumulation and distribution during shoot and leaf development in two sorghum genotypes under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, **49**: 107–120
- [50] Yu B (余斌), Yang H-Y (杨宏羽), Wang L (王丽), *et al.* Relationship between potato canopy-air temperature difference and drought tolerance. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2018, **44**(7): 1086–1094 (in Chinese)

作者简介 刘溢健,男,1994年生,硕士研究生.主要从事植物营养和分子生物学研究. E-mail: 15927746773@163.com

责任编辑 张凤丽

刘溢健,任建宏,殷俐娜,等. 马铃薯块茎膨大期不同程度干旱后复水的源库补偿效应. 应用生态学报, 2019, **30**(11): 3777–3786

Liu Y-J, Ren J-H, Yin L-N, *et al.* Compensation effect of re-watering after different drought stresses on source-sink metabolism during tuber expansion period of potato. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(11): 3777–3786 (in Chinese)