

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2022)06-0508-09
DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2022.06.004

水分胁迫对不同基因型马铃薯产量形成、光合生理特性及根系发育的影响

赵冀¹, 赵喜娟², 方爱国¹, 张瑞玖¹, 张耀辉¹, 宋波涛², 马恢^{1*}

(1. 张家口市农业科学院, 河北 张家口 075000;

2. 农业农村部马铃薯生物学与生物技术重点实验室/华中农业大学, 湖北 武汉 430070)

摘要: 河北坝上地区是中国的优质马铃薯产区, 但该区域干旱少雨且地下水资源开采过度, 严重限制了当地马铃薯生产推广。为明确不同基因型马铃薯对水分胁迫的响应特征, 在抗旱棚中人工控水条件下, 以敏感品种‘夏坡蒂’对照, 对品种‘京张薯1号’‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’的现蕾期干旱胁迫表型进行了评价。干旱胁迫条件下所有品种的平均单薯重和产量下降, ‘京张薯1号’‘京张薯2号’和‘冀张薯12号’抗旱系数分别为0.68、0.68、0.67, 属强抗旱品种; ‘京张薯3号’和‘冀张薯8号’抗旱系数为0.63和0.60, 属抗旱品种; ‘夏坡蒂’减产严重, 抗旱系数为0.45, 属干旱敏感品种。干旱胁迫15 d时, ‘京张薯1号’和‘夏坡蒂’净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均显著高于其他品种; 干旱胁迫30 d时, ‘夏坡蒂’的各项光合指标急剧降低, 光合作用陷入停滞, 其他抗旱品种(包括‘京张薯1号’)仍能维持一定的气孔开度和净光合速率, 说明‘京张薯1号’体现出了不同于其他品种的抗旱特性。进一步的根系发育特征观测结果表明, 干旱胁迫条件下‘京张薯1号’和‘冀张薯12号’根冠比明显提升, 且‘京张薯1号’根冠比上升幅度更大; ‘京张薯1号’和‘冀张薯12号’单株侧根数、不定根长度和侧根长度均显著高于‘夏坡蒂’, ‘京张薯1号’的单株不定根数和侧根数显著高于‘冀张薯12号’。综合各指标可知, 不同基因型马铃薯抗旱特征并不完全相同, 其中‘京张薯1号’的抗旱能力得益于其发达的根系, 而‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’的抗旱能力则更多的来源于其快速的气孔调节能力。

关键词: 马铃薯; 抗旱性; 光合指标; 根系发育; 气孔调节

Effects of Water Stress on Yield Formation, Photosynthetic Physiological Characteristics and Root Development of Different Genotypes of Potato

ZHAO Ji¹, ZHAO Xijuan², FANG Aiguo¹, ZHANG Ruijiu¹, ZHANG Yaohui¹, SONG Botao², MA Hui^{1*}

(1. Zhangjiakou Academy of Agricultural Sciences, Zhangjiakou, Hebei 075000, China; 2. Key Laboratory of Potato Biology and Biotechnology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China)

Abstract: The Bashang area of Hebei Province is a high-quality potato producing area in China. However, the drought and excessive exploitation of groundwater resources in this area seriously limit the promotion of local potato production. To clarify the response characteristics of different genotypes of potato to water stress, the drought stress

收稿日期: 2022-12-07

基金项目: 农业农村部“国家马铃薯产业技术体系张家口综合试验站”(CARS-09-ES01)。

作者简介: 赵冀(1989-), 男, 硕士, 助理研究员, 主要从事马铃薯新品种选育及技术研究推广。

*通信作者(Corresponding author): 马恢, 研究员, 主要从事马铃薯新品种选育及技术研究, E-mail: mahuinky@126.com。

phenotypes of 'Jingzhangshu 1', 'Jingzhangshu 2', 'Jingzhangshu 3', 'Jizhangshu 8' and 'Jizhangshu 12' at the budding were evaluated against the sensitive varieties 'Shepody' under the condition of artificial water control in rainproof shed. The average tuber weight and yield of all varieties decreased under the drought stress condition, and the drought resistance coefficients of 'Jingzhangshu 1', 'Jingzhangshu 2' and 'Jizhangshu 12' were 0.68, 0.68 and 0.67 respectively, so the varieties mentioned above are strong resistant to drought. The drought resistance coefficients of 'Jingzhangshu 3' and 'Jizhangshu 8' were 0.63 and 0.60, respectively, and the two varieties are resistant to drought. The yield of 'Shepody' was seriously reduced, and the drought resistance coefficient was 0.45, suggesting that it is a drought sensitive variety. It was found that the net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate of 'Jingzhangshu 1' and 'Shepody' were significantly higher than those of other varieties under drought stress for 15 days. After 30 days of drought stress, all photosynthetic indexes of 'Shepody' decreased sharply, and photosynthesis stagnated. Other drought resistant varieties (including 'Jingzhangshu 1') still maintained certain stomatal conductivity and net photosynthetic rate, indicating that 'Jingzhangshu 1' showed drought resistance characteristics different from other varieties. Further observation of root development characteristics showed that the root shoot ratio of 'Jingzhangshu 1' and 'Jizhangshu 12' was obviously increased, and the root shoot ratio of 'Jingzhangshu 1' increased much greater. The number of lateral roots per plant, and length of adventitious roots and lateral roots of 'Jingzhangshu 1' and 'Jizhangshu 12' were significantly higher than those of 'Shepody', and the number of adventitious roots and lateral roots of 'Jingzhangshu 1' was significantly higher than that of 'Jizhangshu 12'. It could be seen from the comprehensive indicators that the drought resistance characteristics of different genotypes of potatoes are not completely the same. Among them, the drought resistance of 'Jingzhangshu 1' benefits from its developed root system, while the drought resistance of 'Jingzhangshu 2', 'Jingzhangshu 3', 'Jizhangshu 8' and 'Jizhangshu 12' mainly comes from their rapid stomatal regulation ability.

Key Words: potato; drought resistance; photosynthetic index; root development; stomatal regulation

中国是全世界最大的马铃薯生产国，种植面积和产量均居世界首位^[1,2]。马铃薯是一种干旱敏感作物，一旦生育期内水分需求不能得到满足，会导致出苗延后，生长缓慢，产量急剧下降，甚至不结薯^[3]。然而中国马铃薯种植面积的60%分布在年降雨量200~400 mm的干旱、半干旱地区，随着全球气候变暖，马铃薯主产区干旱状况将会逐年加剧，水分短缺将越发严重的限制马铃薯生产^[4]，选育和应用抗旱品种是应对该区域水资源短缺问题并提高马铃薯产量的主要措施。

叶片上的气孔是植物与外界环境进行气体交换和水分蒸腾的重要门户，气孔的调节能力是判断作物抗旱能力与物质生产能力的指标^[5]。干旱胁迫下植物叶片气孔密度增加^[6]，气孔变小^[7]，气孔导度和蒸腾速率随之降低^[8]，而抗旱性强的品种在干旱条件下能维持更大的气孔开度以维持更高的光合速率因而获得更高的产量^[9]。同样，一些根系性状如

根系长度、根系鲜重、根直径、侧根数量、根毛密度等与作物生产力密切相关，是耐旱作物育种评鉴与筛选的重要指标^[10]。耐旱马铃薯品种的根系在生长深度和广度、根系拉力、根系吸收能力、根系活力等方面强于不耐旱品种，这些根系性状决定了其与土壤接触面积的大小，决定了作物对土壤中水分的吸收利用能力，从而影响了干旱环境下的作物产量^[11,12]。

河北坝上地区气候凉爽，光照条件充足，昼夜温差大，有利于马铃薯干物质积累和产量形成^[13]，因此坝上地区是中国马铃薯的主产区之一^[14]；但该地区干旱少雨“十年九旱、年年春旱”，加之地下水资源过度开采，已成为极度缺水的地区^[15]。冀张薯系列马铃薯在当地作为主要种植品种^[16,17]，在之前的研究中表现出较强的抗旱能力^[18~20]，然而其抗旱机制尚不明确。本试验通过分析比较干旱胁迫条件下不同品种产量指标、抗旱系数、光合生理指标以

及根系特性指标, 揭示不同基因型马铃薯气孔及根系抗旱反应机制, 为马铃薯抗旱资源的选育提供理论依据并为当地地下水超采综合治理工作的实施提供引导和建议。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验选用品种为‘京张薯1号’‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’‘冀张薯12号’以及‘夏坡蒂’, 种薯级别为微型薯。下文分别表述为J1、J2、J3、G8、G12、XBD, 均由张家口市农业科学院提供。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

旱棚试验: 两个旱棚分别作为干旱组和对照组, 每个棚分为18个小区, 每个小区面积为3 m × 1.6 m。每个品种随机播种3个小区, 每个小区播种30粒微型薯, 株行距为16 cm × 100 cm, 单垄单行播种。肥料种类和施用量分别为: N 10 kg/667m²、K₂O 10 kg/667m²和P₂O₅ 5 kg/667m², 施肥方式为氮肥的2/3作基肥, 1/3作追肥(于齐苗前后结合中耕培土施用), 钾肥的2/3作基肥, 1/3作追肥(于块茎形成期前后结合中耕培土施用), 磷肥作基肥一次施用, 其他管理参照大田生产。播种日期为2022年5月25日, 各品种出苗时间为6月18日(前后1 d以内), 现蕾期时间7月8日(前后2 d以内), 最终收获测产时间为9月20日。对照组从播种开始到收获始终正常滴灌处理, 田间持水量控制在65%~75%。干旱组播种后到现蕾期田间持水量控制在65%~75%, 现蕾期开始进行干旱胁迫处理, 田间持水量控制在30%~40%, 观察和测定干旱胁迫条件下不同品种植株的抗旱特征。

盆栽试验: ‘京张薯1号’‘冀张薯12号’和‘夏坡蒂’, 每个品种选出30粒出芽情况和大小相似均一的微型薯, 播种于10 cm × 10 cm × 10 cm的种植钵中, 每钵1粒, 钵中装满混合均匀的等质量蛭石。播种完成之后统一浸盆使其水分饱和, 之后均置于旱棚中不再浇水进行干旱处理, 在干旱胁迫处理30 d后观察各个品种根系生长状况。

1.2.2 指标及测定方法

(1) 产量及抗旱指数

收获期测定植株的单株结薯数、平均单薯重, 每个品种3个重复, 每个重复10株; 计算商品薯率(100 g以上大薯重在所收获的块茎重量中的比重)和单位面积产量, 并计算各品种抗旱系数^[21]。

$$\text{抗旱系数} = \frac{\text{干旱胁迫产量}}{\text{非干旱胁迫产量}} \times 100\%$$

(2) 光合指标测定

于晴朗无风的上午9:00~11:00进行测定, 每个小区取3个重复, 每个重复选择具有代表性的3株植株测定。采用Li-6400便携式光合测定系统测定净光合速率、气孔导度以及蒸腾速率, 测定部位为主茎上倒数第4片完全展开叶(即马铃薯倒4叶)。测定时期为现蕾期(未进行干旱胁迫处理)、干旱胁迫处理15 d时以及干旱胁迫处理30 d^[22]。

(3) 根冠比测定

干旱胁迫处理30 d后分别测定干旱处理和正常灌溉处理各个品种干物质积累状况。每个品种每个小区内3个重复, 每个重复选择具有代表性的3株植株, 分为地上地下两部分, 105℃杀青1 h, 80℃烘至恒重后称重并计算根冠比^[23]。

(4) 盆栽根系指标测定

盆栽苗干旱胁迫30 d后, 每个品种选取其中具有代表性的18株(每个重复6株, 3个重复), 把种植钵浸泡在水中, 洗净根系上的蛭石。使用扫描仪Epson scanner和Win-RHIZO2008a根系图像分析软件对各处理的根系分别进行扫描和形态指标的分析^[24]。

1.3 数据处理与分析

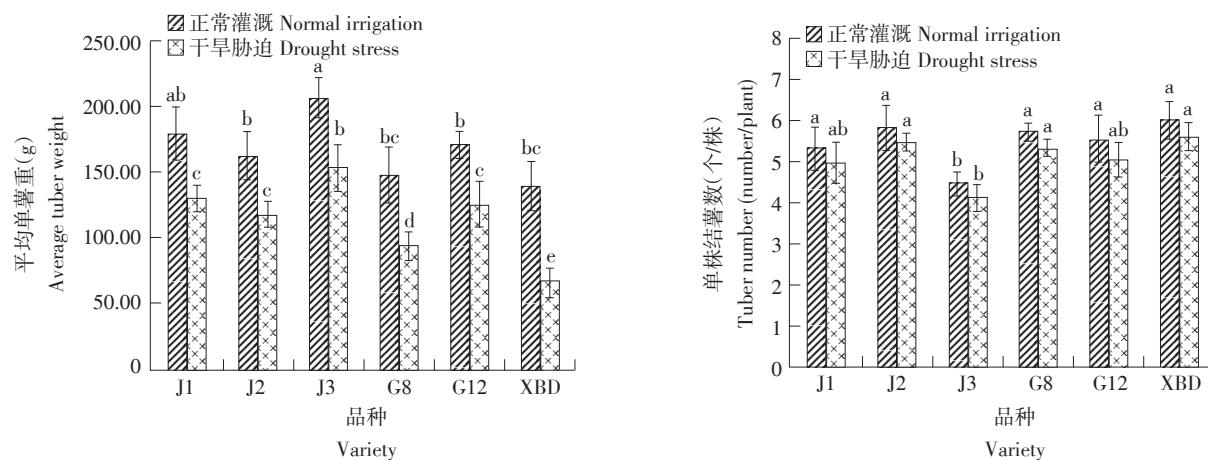
应用Microsoft Excel 2013进行数据统计, 并绘制图片。使用SPSS 25软件进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 产量指标

分别测定在正常灌溉条件下和干旱胁迫条件下的产量指标发现(图1), 各品种干旱胁迫条件下平均单薯重显著降低, 正常灌溉条件下, ‘京张薯3号’的平均单薯重最大, 达到205.60 g。‘冀张薯8

号’和‘夏坡蒂’的平均单薯重较低分别为146.84和139.13 g。干旱胁迫条件下,‘京张薯3号’平均单薯重为152.44 g,显著高于其他品种。‘夏坡蒂’平均单薯重降为79.40 g,显著低于其他品种,且受干旱影响造成的下降幅度最大,达到51.77%,‘京张薯1号’‘京张薯2号’和‘冀张薯12号’降幅接近,处于26%~28%,‘京张薯3号’和‘冀张薯8号’降幅分别为31.78%和35.84%。



注: 处理平均值标有不同字母表示差异显著($P<0.05$), 多重比较采用最小显著差数(Least significant difference, LSD)法。下同。

Note: Treatment means with different letter(s) indicate significant difference ($P<0.05$) as tested using least significant difference (LSD) method. The same below.

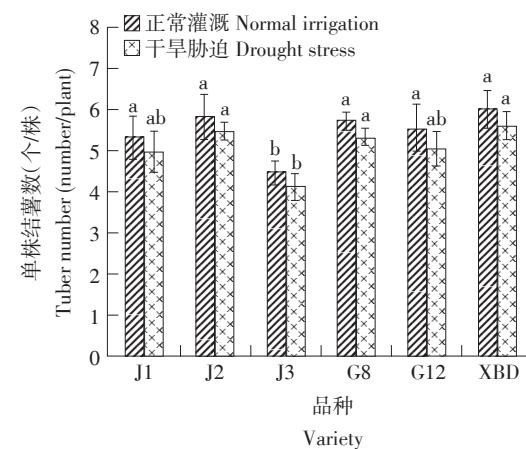
图1 正常灌溉和干旱胁迫条件下马铃薯品种产量构成因子的变化

Figure 1 Changes of yield components of potato varieties under normal irrigation and drought stress

正常灌溉处理各品种商品薯率较为接近(表1),处于82%~88%。干旱胁迫导致各品种平均单薯重的大幅下降,因而商品薯率随之明显下降,‘京张薯1号’‘京张薯2号’和‘冀张薯12号’的平均单薯重较为接近,商品薯率也比较接近,处于73%~79%。‘京张薯3号’平均单薯重较高,商品薯率亦为所有品种中最高,与正常灌溉条件下相比差异不大。‘冀张薯8号’和‘夏坡蒂’平均单薯重较低,因而其商品薯率大幅下降。

由表1可知,正常灌溉条件下,‘京张薯1号’‘京张薯2号’‘京张薯3号’和‘冀张薯12号’产量较为接近,且显著高于‘冀张薯8号’和‘夏坡蒂’,‘京张薯1号’产量最高且显著高于‘京张薯3号’。干旱胁迫条件下,‘京张薯1号’‘京张薯2号’和‘冀张薯12号’产量显著高于‘冀张薯8号’和‘夏坡蒂’,与‘京张薯3

号’受到干旱胁迫的影响,各品种单株结薯数有所降低,但所受影响较小,没有显著差异。‘京张薯2号’正常灌溉和干旱胁迫处理单株结薯数分别为5.81和5.48个,为所有品种最高。‘京张薯3号’正常灌溉条件下单株结薯数为4.47个,显著低于其他品种。干旱胁迫条件下单株结薯数为4.13个,显著低于‘京张薯2号’‘冀张薯8号’和‘夏坡蒂’,与其他品种差异不显著。



号’差异不显著。‘夏坡蒂’产量显著低于其他品种。

‘京张薯1号’‘京张薯2号’和‘冀张薯12号’3个品种产量受到干旱的影响较小,抗旱系数分别为0.68、0.68和0.67,显著高于其他品种。‘京张薯3号’和‘冀张薯8号’受到干旱胁迫的影响产生了一定程度的减产,抗旱系数分别为0.63和0.60。而‘夏坡蒂’减产幅度最大,导致其最终抗旱系数为0.45,显著低于其他品种。所以,根据抗旱系数,‘京张薯1号’‘京张薯2号’和‘冀张薯12号’属于强抗旱品种。‘京张薯3号’和‘冀张薯8号’属抗旱品种,而‘夏坡蒂’则属于干旱敏感品种(表1)。

本试验中,干旱胁迫对各品种单株结薯数影响较小,干旱主要是造成各品种平均单薯重的大幅下降,从而对产量造成较大影响。这可能与本试验进行干旱胁迫的主要时期处于块茎膨大期有关。

表1 正常灌溉和干旱胁迫条件下马铃薯品种产量和商品薯率表现

Table 1 Performance of yield and marketable tuber percentage of potato varieties under normal irrigation and drought stress

| 品种 Variety | 正常灌溉 Normal irrigation | | 干旱胁迫 Drought stress | | 抗旱系数 Drought coefficient |
|---------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| | 折合产量(kg/667m ²) | 商品薯率(%) | 折合产量(kg/667m ²) | 商品薯率(%) | |
| | Equivalent yield | Marketable tuber percentage | Equivalent yield | Marketable tuber percentage | |
| J1 | 4 000 ± 267 a | 85.33 ± 5.59 ab | 2 720 ± 220 a | 78.29 ± 5.42 b | 0.68 a |
| J2 | 3 953 ± 158 ab | 86.85 ± 7.72 a | 2 700 ± 170 a | 78.77 ± 6.72 b | 0.68 a |
| J3 | 3 860 ± 160 b | 88.26 ± 9.95 a | 2 433 ± 210 ab | 85.96 ± 5.54 a | 0.63 b |
| G8 | 3 540 ± 280 c | 82.49 ± 7.87 b | 2 113 ± 122 b | 57.10 ± 5.49 c | 0.60 b |
| G12 | 3 953 ± 182 ab | 82.46 ± 8.99 b | 2 653 ± 170 a | 72.61 ± 8.83 b | 0.67 a |
| XBD | 3 506 ± 120 c | 83.27 ± 7.62 b | 1 584 ± 112 c | 52.44 ± 6.19 c | 0.45 c |

注: 同列处理平均值具有不同字母表示差异显著($P<0.05$), 多重比较采用最小显著差数(Least significant difference, LSD)法。下同。

Note: Treatment means in the same column with different letter(s) indicate significant difference ($P<0.05$) as tested using least significant difference (LSD) method. The same below.

2.2 光合指标

由图2可知, 从现蕾期开始对各个品种干旱处理, 并于干旱胁迫的15和30 d观测其各项光合指标发现, 随着干旱处理时间的延长各品种光合指标表现出了不同的变化趋势, 正常灌溉条件下, 各个品种光合指标较为接近, 净光合速率在15 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 左右, 气孔导度较大, 处于0.5~0.7 $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 蒸腾速率处于9~11 $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 均处于正常的光合作用状态下。

干旱胁迫初期不同品种的光合指标表现出不同的变化趋势, ‘京张薯1号’和‘夏坡蒂’在干旱初期气孔导度保持在0.15 $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 左右, 相应的这两个品种净光合速率保持在10 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 左右, 蒸腾速率维持在4.8 $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 左右, 均显著高于其他品种。而‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’各项光合指标均无显著差异。

到干旱后期, ‘夏坡蒂’气孔导度急剧下降, 净光合速率和蒸腾速率均显著低于其他品种, 光合作用基本已经陷入停滞。而除‘夏坡蒂’以外的其他品种净光合速率和气孔导度则较为接近, 其净光合速率处于6~8 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 气孔导度处于0.09~0.11 $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。

总体看来, ‘夏坡蒂’的气孔导度随着干旱胁

迫时间的延长逐渐下降, 干旱初期其净光合速率和蒸腾速率较高, 也因此散失了大量水分, 所以在干旱胁迫后期其生理生化活性受到严重影响, 光合指标相应的快速下降, 到干旱处理后期, 其光合作用几乎陷入停滞。而‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’则在干旱胁迫初期就表现出明显的干旱响应, 气孔导度和蒸腾速率快速下降, 以减少植株水分散失, 同时也维持着一定水平的净光合速率。所以在干旱后期植株没有发生过度失水, 气孔导度得以维持稳定, 光合速率和蒸腾速率与初期相比没有明显下降。‘京张薯1号’则会在干旱初期维持较高的气孔导度, 蒸腾速率和光合速率明显高于其他品种, 理论上该品种前期失水较多, 但干旱后期却并未出现气孔导度和蒸腾速率急剧下降的现象, 反而其各项光合指标维持到与其他抗旱品种同一水平, 该品种表现出了不同的抗旱策略。

2.3 根冠比

根据前文对各个品种抗旱能力的评价结果, 选择干旱敏感品种‘夏坡蒂’和强抗旱品种‘冀张薯12号’为对照, 继续探究‘京张薯1号’抗旱特性, 对3个品种从现蕾期开始进行干旱处理, 并于干旱胁迫第30 d分别测定正常灌溉和干旱胁迫条件下各个品种根冠比(表2)。正常灌溉条件下各参试品

种根冠比较为接近, 处于0.13左右。‘京张薯1号’前期生长旺盛, 地上干物质积累量显著高于‘冀张薯12号’和‘夏坡蒂’。同时‘京张薯1号’的根系干物质量显著高于‘夏坡蒂’。而‘冀张薯12号’和‘夏坡蒂’地上和根系干物质积累量无显著差异。

在干旱胁迫条件下, 各品种地上和地下部干物质积累明显降低。‘京张薯1号’地上部生长严重

受限, 干物质积累量仅为正常供水情况下的74%, 而地下部生长受干旱影响较小, 根系干物质积累量显著高于‘冀张薯12号’和‘夏坡蒂’, 因而根冠比也显著高于‘冀张薯12号’和‘夏坡蒂’。‘冀张薯12号’干旱条件下根冠比有一定程度的上升。而‘夏坡蒂’的根冠比与正常灌溉相比没有明显变化, 根冠比最低。

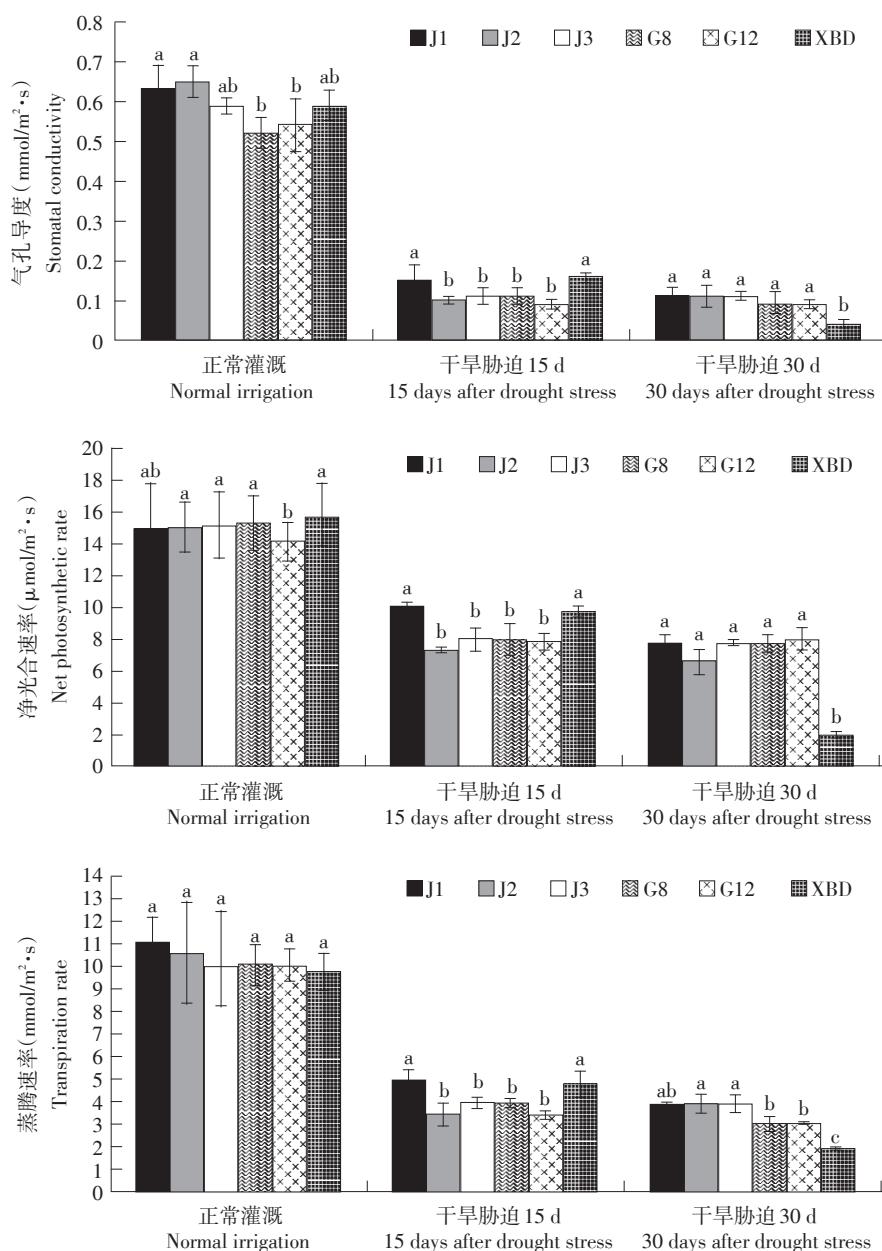


图2 正常灌溉和干旱胁迫条件下马铃薯品种光合指标变化

Figure 2 Changes of photosynthetic indexes of potato varieties under normal irrigation and drought stress

表2 正常灌溉和干旱胁迫条件下3个马铃薯品种根冠比

Table 2 Root shoot ratio of three potato varieties under normal irrigation and drought stress

| 处理 | 品种 | 地上干物质量(g) | 根系干物质量(g) | 根冠比 |
|-------------------|---------|-------------------------------|-------------------------------|------------------|
| Treatment | Variety | Aboveground dry matter weight | Underground dry matter weight | Root shoot ratio |
| 正常灌溉 | XBD | 22.6 ± 2.3 b | 3.02 ± 0.11 b | 0.13 a |
| Normal irrigation | J1 | 25.1 ± 2.5 a | 3.46 ± 0.47 a | 0.14 a |
| | G12 | 22.9 ± 2.4 b | 3.09 ± 0.39 ab | 0.13 a |
| 干旱处理 | XBD | 18.2 ± 1.9 b | 2.46 ± 0.14 c | 0.13 c |
| Drought stress | J1 | 18.6 ± 1.4 ab | 3.21 ± 0.29 a | 0.17 a |
| | G12 | 19.2 ± 1.2 a | 2.93 ± 0.18 b | 0.15 b |

2.4 根系指标

对3个品种进行干旱胁迫30 d, 并观察记录其根系发育状况, 发现干旱胁迫对不同品种的根系发育产生了不同影响。‘夏坡蒂’的根系发育状况最差, 主要体现在不定根长度(图3a)和侧根的数量及

长度上(图3b)。‘京张薯1号’的不定根数和侧根数分别超出‘冀张薯12号’23%和14%(图4), 差异显著。

可见干旱条件下强抗旱品种总体根系发育要强于干旱敏感品种(图3a), 而‘京张薯1号’相比‘冀张薯12号’根系密度更具优势(图3b)。



注: 从左至右依次为干旱处理30 d后‘京张薯1号’‘冀张薯12号’和‘夏坡蒂’不定根发育状况照片以及‘京张薯1号’‘冀张薯12号’和‘夏坡蒂’侧根发育状况特写。

Note: From left to right, the photos of adventitious root development of 'Jingzhangshu 1', 'Jizhangshu 12' and 'Shepody', and the close-up of lateral root development of 'Jingzhangshu 1', 'Jizhangshu 12' and 'Shepody' after 30 days of drought treatment.

图3 干旱胁迫下不同马铃薯品种根系发育状况

Figure 3 Root development of potato varieties under drought stress

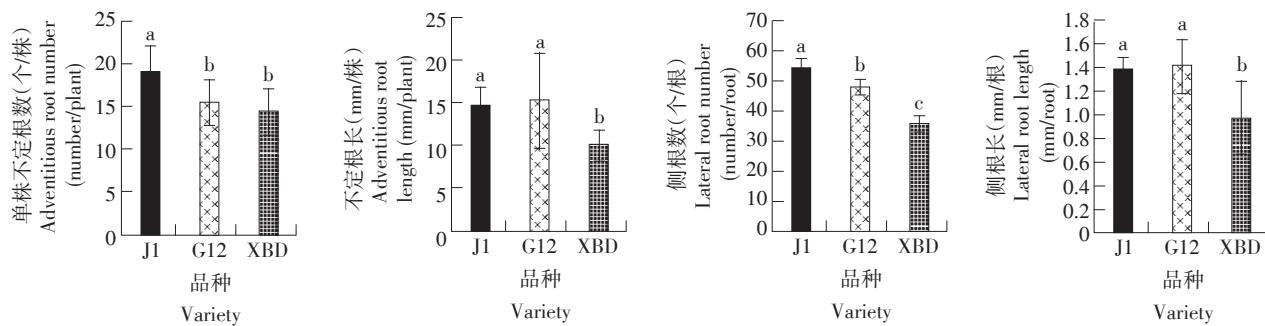


图4 干旱胁迫下不同品种根系发育指标

Figure 4 Root development indexes of potato varieties under drought stress

3 讨论

植物根系从土壤中吸收的水分约90%都是通过气孔蒸腾散失的, 植物的蒸腾作用与气孔导度呈线性相关, 气孔的开闭直接影响水分的得失^[25]。植物在遭受水分胁迫时, 随着叶片气孔导度的降低, 植物体内的水分散失会逐渐减小, 而当胁迫程度变得严重时, 气孔导度会下降显著, 进而影响叶片的蒸腾作用和光合作用等生理活动, 导致作物减产^[26]。本试验中, 干旱胁迫对各品种单株结薯数和平均单薯重均产生了不利影响, 但平均单薯重下降更为明显, 且与最终产量的下降幅度较为一致。所以本试验中干旱造成的减产很可能是干旱导致的块茎膨大期植株同化能力下降导致的块茎膨大不足所致^[27]。而以块茎产量为依据的耐旱系数是公认最可靠的耐旱性评价综合指标^[28]。根据各品种抗旱系数, 本试验中‘京张薯1号’‘京张薯2号’和‘冀张薯12号’属于强抗旱品种。‘京张薯3号’和‘冀张薯8号’属抗旱品种, 而‘夏坡蒂’则属于干旱敏感品种。

气孔对植物水势的控制策略可用等水-非等水行为连续体来表示, 等水物种会在干旱早期关闭气孔, 将更多地依赖储存的碳水化合物满足其呼吸、渗透调节或防御方面的碳需求, 从而在干旱胁迫下更容易死于碳饥饿; 而非等水物种在干旱时气孔关闭较晚, 以牺牲水势为代价换取碳摄入, 因而更容易死于水力失衡, 而多数物种都处于两者的过渡连续体中^[29]。在本试验中‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’在干旱胁迫初期气孔开度、蒸腾速率和净光合速率均显著低于‘夏坡蒂’, 而在干旱胁迫后期却呈现出相反的状况, 这种现象主要体现了品种间气孔反应速度的差异, 即‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’的气孔调节速度更快, 因而在干旱胁迫初期其气孔导度得以迅速降低, 蒸腾作用随之降低, 得以维持了植株的水分散失和土壤水分的消耗, 因而能更长久的维持机体生理生化活性, 延长光合作用时间, 这更多的体现了等水物种的特性。所以这4个品种得以更长久的维持其干物质积累效率, 在干旱胁迫条件下得到

了更高的产量。而本试验中‘夏坡蒂’在干旱处理前期其气孔导度没有及时调整因而导致其气孔蒸腾散失了较多水分, 最终导致其光合作用陷入停滞, 一定程度上体现了非等水植物的调节特性。

‘京张薯1号’的气孔导度变化与其他品种不同, 该品种在干旱胁迫前期保持了较高的气孔导度和蒸腾效率, 理论上散失了较多的水分, 但在干旱胁迫后期却并未发生净光合速率急剧下降的现象, 主要是其具备更加发达的根系。众多研究结果显示, 水分胁迫会引起植物的地上部分和地下部分的生长减弱, 而干物质的积累优先向根分配, 使根冠比显著增加^[30]。植物通过调节地下部分和地上部分的生长能够更加充分的利用土壤中的水分。在逆境条件下根系能为植物地上部分提供水分和营养物质, 以增强抗旱植物根系生长及叶片生理生化性能^[31]。本试验得到相似结果, 干旱胁迫造成了植株生物量积累缓慢, 地上地下部分生长均受到较大影响, 但‘京张薯1号’根冠比上升幅度较大, 表明该品种在干旱影响下会把有限的同化产物更多的分配至根系, 增加吸水能力以应对干旱胁迫。

在干旱胁迫条件下, 根系的形态特征也会发生一定的变化。一些根系性状与作物生产力密切相关, 如根长、侧根数量、根毛密度等, 这些具有关键功能意义的根系性状决定了其与土壤接触面积中的大小, 决定了作物对土壤中水分的吸收利用能力, 从而影响干旱环境下的作物产量^[32]。干旱敏感品种‘夏坡蒂’各项根系指标均显著低于强抗旱品种, 侧面反映了其根系吸水能力较弱, 不能弥补叶片蒸腾作用的水分散失, 最终导致其光合作用陷入停滞。而‘京张薯1号’根系密度优于其他品种, 理论上吸水能力更强, 所以能维持其更大的气孔导度和光合作用并达到更高产量。

总体上看, 根据抗旱系数, ‘京张薯1号’‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’抗旱性均强于‘夏坡蒂’。但不同基因型马铃薯应对干旱胁迫的应对特征并不完全相同, ‘京张薯1号’的抗旱能力主要源自于发达的根系; 而‘京张薯2号’‘京张薯3号’‘冀张薯8号’和‘冀张薯12号’的抗旱能力则更多侧重于其气孔对于干旱胁迫的快速响应。

[参考文献]

- [1] Moon K B, Ahn D J, Park J S, et al. Transcriptome profiling and characterization of drought-tolerant potato plant (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Molecules and Cells*, 2018, 41(11): 979–992.
- [2] 于静, 熊耀兴, 高玉林, 等. 中国马铃薯不同产区氮肥利用率的比较分析 [J]. 中国蔬菜, 2019(7): 43–50.
- [3] Luitel B P, Khatri B B, Choudhary D, et al. Growth and yield characters of potato genotypes grown in drought and irrigated conditions of Nepal [J]. *International Journal of Applied Sciences and Biotechnology*, 2015, 3(3): 513–519.
- [4] 孙慧生. 马铃薯育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [5] Suchkov D K, Aygumov T G, Rudnev S G, et al. The influence of environmental factors on the development of agricultural production [C]//IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. IOP Publishing, 2022, 1045(1): 012095.
- [6] 温国胜, 张明如, 张国盛, 等. 干旱条件下臭柏的生理生态对策 [J]. 生态学报, 2006(12): 4059–4065.
- [7] 张永平, 王志敏, 吴永成, 等. 不同供水条件下小麦不同绿色器官的气孔特性研究 [J]. 作物学报, 2006(1): 70–75, 160–162.
- [8] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(12): 3317–3325.
- [9] 李海波, 李全英, 陈温福, 等. 氮素不同用量对水稻叶片气孔密度及有关理性状的影响 [J]. 沈阳农业大学学报, 2003(5): 340–343.
- [10] Lynch J P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2015, 38(9): 1775–1784.
- [11] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 作物水分胁迫补偿效应研究进展 [J]. 河海大学学报: 自然科学版, 2005, 33(6): 634–637.
- [12] 萨如拉. 水分胁迫下不同马铃薯品种的耐旱生理研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [13] 马福婷. 张家口市马铃薯产业化现状与发展对策 [J]. 河北北方学院学报: 自然科学版, 2010, 26(3): 66–70.
- [14] 孙东升, 刘合光. 我国马铃薯产业发展现状及前景展望 [J]. 农业展望, 2009, 5(3): 25–28.
- [15] 王宏, 余锦华, 李宗涛. 近49年来河北省干旱时空变化特征研究 [J]. 南京信息工程大学学报: 自然科学版, 2015, 7(3): 260–267.
- [16] 王哲, 刘德超, 翟宇. 河北省马铃薯产业发展研究 [J]. 河北农业大学学报: 社会科学版, 2019, 21(4): 8–13.
- [17] 佚名. “冀张薯12号”在9省区繁育推广 [J]. 河北农业, 2022(2): 69.
- [18] 龚学臣, 抗艳红, 赵海超, 等. 干旱胁迫下磷营养对马铃薯抗旱性的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(4): 48–52.
- [19] 杜培兵, 杨文静. 马铃薯抗旱品种筛选及鉴定试验 [J]. 中国蔬菜, 2018(9): 29–34.
- [20] 武新娟, 唐贵, 隋冬华, 等. 20个马铃薯品种抗旱性鉴定及评价指标筛选 [J]. 中国瓜菜, 2021, 34(3): 47–51.
- [21] 徐建飞, 刘杰, 卞春松, 等. 马铃薯资源抗旱性鉴定和筛选 [J]. 中国马铃薯, 2011, 25(1): 1–6.
- [22] 黄科, 刘明月, 何长征, 等. 氮磷钾配施对马铃薯净光合速率的影响研究 [J]. 湖南农业科学, 2011(15): 53–55, 59.
- [23] 吴耕民. 中国蔬菜栽培学 [M]. 北京: 农业出版社, 1987.
- [24] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导 [M]. 2版. 北京: 中国农业出版社, 2006.
- [25] Xie T T, Su P X, Shan L S. Photosynthetic characteristics and water use efficiency of sweet sorghum under different watering regimes [J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2010, 42(6): 3981–3994.
- [26] Xu Z, Zhou G, Shimizu H. Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewetting in grass? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(13): 3737–3749.
- [27] Walworth J L, Carling D E. Tuber initiation and development in irrigated and non-irrigated potatoes [J]. *American Journal of Potato Research*, 2002, 79(6): 387–395.
- [28] 范敏, 金黎平, 刘庆昌, 等. 马铃薯抗旱机理及其相关研究进展 [J]. 中国马铃薯, 2006, 20(2): 101–107.
- [29] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytologist*, 2008, 178(4): 719–739.
- [30] Jackson R B, Sperry J S, Dawson T E. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions [J]. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(11): 482–488.
- [31] Rich S M, Watt M. Soil conditions and cereal root system architecture: review and considerations for linking Darwin and Weaver [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(5): 1193–1208.
- [32] Eapen D, Barroso M L, Ponce G, et al. Hydrotropism: root growth responses to water [J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(1): 44–50.