

## 干旱胁迫及复水对菊芋生长及叶片光合和生理特性的影响

赵孟良<sup>a,b,①</sup>, 赵文菊<sup>a,①</sup>, 郭怡婷<sup>a</sup>, 钟启文<sup>a,b</sup>, 任延靖<sup>a,b,②</sup>

(青海大学: a. 农林科学院 青海省蔬菜遗传与生理重点实验室; b. 三江源生态和高原农牧业国家重点实验室, 青海 西宁 810016)

**摘要:** 以中国北方主栽菊芋 (*Helianthus tuberosus* Linn.) 品种‘青芋 2 号’ (‘Qingyu No. 2’) 为实验材料, 采用盆栽人工控水的方法进行干旱胁迫和复水, 对菊芋的生长指标以及叶片的叶绿素相对含量、光合参数和生理指标进行分析。结果表明: 总体上看, 除干旱胁迫初期外, 重度干旱胁迫 (T3) 组菊芋的株高和节间长显著低于对照 (CK) 组, 轻度干旱胁迫 (T1) 组的株高和节间长与 CK 组差异不显著; 复水后, 3 个处理组的株高和节间长无明显变化。在干旱胁迫及复水期间, 同一时间 3 个处理组及 CK 组间菊芋的茎粗几乎无显著差异。总体上看, 随着胁迫时间延长, 3 个处理组菊芋叶片中净光合速率、水分利用效率和过氧化氢酶 (CAT) 活性呈下降趋势, 蒸腾速率先降低后升高, 叶绿素相对含量和可溶性蛋白质含量无明显变化, 气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度波动变化, 总超氧化物歧化酶 (T-SOD) 活性明显升高。T1 组菊芋叶片中过氧化物酶 (POD) 活性和脯氨酸 (Pro) 含量无明显变化, 中度干旱胁迫 (T2) 和 T3 组的 POD 活性和丙二醛 (MDA) 含量先升高后降低。复水后, 3 个处理组菊芋叶片中净光合速率、叶绿素相对含量、MDA 含量和可溶性蛋白质含量无明显变化; 蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度先降低后升高, 水分利用效率先升高后降低, T-SOD 和 CAT 活性继续升高; T1 和 T2 组的 POD 活性先降低后升高, T3 组的 POD 活性则继续降低; T1 组的 Pro 含量无明显变化, T2 和 T3 组的 Pro 含量显著降低。总体上看, 与 CK 组相比, 3 个处理组菊芋叶片中净光合速率、水分利用效率、CAT 活性和可溶性蛋白质含量降低, 蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、T-SOD 活性和 MDA 含量升高, 叶绿素相对含量无明显变化; T1 组的 POD 活性较低, T2 和 T3 组的 POD 活性较高; T1 组的 Pro 含量与 CK 组接近, T2 和 T3 组的 Pro 含量在干旱胁迫初期低于 CK 组, 之后高于 CK 组。上述研究结果显示: 菊芋品种‘青芋 2 号’具有一定的抗旱性, 但在长时间的重度干旱胁迫下则会受到不可逆的伤害。

**关键词:** 菊芋; 干旱胁迫; 复水; 生长指标; 光合参数; 生理指标

中图分类号: Q945.78; S632.9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2019)04-0049-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2019.04.06

**Effects of drought stress and rewatering on growth and leaf photosynthetic and physiological characteristics of *Helianthus tuberosus*** ZHAO Mengliang<sup>a,b,①</sup>, ZHAO Wenju<sup>a,①</sup>, GUO Yiting<sup>a</sup>, ZHONG Qiwen<sup>a,b</sup>, REN Yanjing<sup>a,b,②</sup> (Qinghai University: a. Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Qinghai Key Laboratory of Vegetable Genetics and Physiology; b. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Xining 810016, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2019, 28(4): 49-57

**Abstract:** Taking cultivar ‘Qingyu No. 2’ of *Helianthus tuberosus* Linn. cultivated mainly in northern China as experimental materials, drought stress and rewatering were carried out by potted and artificial water control method, growth indexes, and relative chlorophyll content, photosynthetic parameters, and

收稿日期: 2019-03-01

基金项目: 青海省科学技术厅重点实验室项目(2017-ZJ-Y18); 青海省自然科学基金项目(2019-ZJ-979Q); 青海省农林科学院基金项目(2018-NKY-006; 2018-NKY-008); 青海省蔬菜遗传与生理重点实验室基金项目 (Sczdsys-2017-02)

作者简介: 赵孟良 (1986—), 男, 河南柘城人, 博士, 助理研究员, 主要从事蔬菜育种与生物技术方面的研究。

赵文菊 (1999—), 女, 青海互助人, 本科, 主要从事蔬菜育种与生物技术方面的研究。

① 共同第一作者

② 通信作者 E-mail: renyan0202@163.com

physiological indexes of leaves of *H. tuberosus* were analyzed. The results show that in general, except the early stage of drought stress, plant height and internode length of *H. tuberosus* in severe drought stress (T3) group are significantly lower than those in the control (CK) group, and those in mild drought stress (T1) group have no significant difference with those in CK group. After rewatering, there is no obvious change in plant height and internode length in three treatment groups. During drought stress and rewatering periods, there is almost no significant difference in stem diameter among three treatment groups and CK group at the same time. Overall, with prolonging of stress time, net photosynthetic rate, water use efficiency, and catalase (CAT) activity of leaves of *H. tuberosus* in three treatment groups appear the trend of decrease, transpiration rate first decreases and then increases, relative chlorophyll content and soluble protein content have no obvious change, stomatal conductance and intercellular CO<sub>2</sub> concentration show a fluctuation change, total superoxide dismutase (T-SOD) activity increases obviously. Peroxidase (POD) activity and proline (Pro) content in leaves of *H. tuberosus* in T1 group show no obvious change, and POD activity and malondialdehyde (MDA) content in moderate drought stress (T2) and T3 groups first increase and then decrease. After rewatering, net photosynthetic rate, relative chlorophyll content, MDA content, and soluble protein content in leaves of *H. tuberosus* in three treatment groups have no obvious change, transpiration rate, stomatal conductance, and intercellular CO<sub>2</sub> concentration first decrease and then increase, water use efficiency first increases and then decreases, T-SOD and CAT activities increase continuously. POD activity in T1 and T2 groups first decreases and then increases, while that in T3 group decreases continuously. Pro content in T1 group has no obvious change, while that in T2 and T3 groups decreases significantly. On the whole, compared with CK group, net photosynthetic rate, water use efficiency, CAT activity, and soluble protein content in leaves of *H. tuberosus* in three treatment groups decrease, transpiration rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, T-SOD activity, and MDA content increase, while relative chlorophyll content has no obvious change; POD activity is lower in T1 group and higher in T2 and T3 groups. Pro content in T1 group is close to that of CK group, while that in T2 and T3 groups is lower and higher than that in CK group at the early and late stages of drought stress, respectively. The above results show that cultivar 'Qingyu No. 2' of *H. tuberosus* has a certain drought tolerance, but it will be irreversibly damaged under severe drought stress for a long time.

**Key words:** *Helianthus tuberosus* Linn.; drought stress; rewatering; growth index; photosynthetic parameter; physiological index

菊芋 (*Helianthus tuberosus* Linn.) 俗称洋姜<sup>[1]</sup>、鬼子姜, 隶属于菊科 (Asteraceae) 向日葵属 (*Helianthus* Linn.), 为多年生宿根草本植物, 原产于北美, 18 世纪末引入中国, 其主要加工利用部位为地下块茎, 可作为腌制咸菜的原料。近年来, 菊芋在食品加工<sup>[2]</sup>、生物能源<sup>[3]</sup>和动物饲料<sup>[4]</sup>等方面得到广泛应用, 并显示出极大的发展潜力, 成为具有重要开发价值的新兴经济作物。此外, 菊芋还具有极强的耐旱、耐贫瘠和耐盐碱的能力, 能够改善脆弱的生态环境, 已成为西部沙荒地区重要的防风固沙作物之一<sup>[5]</sup>。

干旱作为世界上危害严重的灾害之一, 长期困扰着世界各国的农业生产<sup>[6]</sup>。干旱胁迫下, 鸭茅 (*Dactylis glomerata* Linn.)<sup>[7]</sup>、大豆 [*Glycine max* (Linn.) Merr.]<sup>[8]</sup>、谷子 [*Setaria italica* (Linn.) Beauv.]<sup>[9]</sup> 和多根葱 (*Allium fistulosum* Linn.)<sup>[10]</sup> 等植物的生长和生理指标均受到明显影响。目前, 已有研究者对干旱胁迫下菊芋各组织碳水化合物

化<sup>[11]</sup>、不同菊芋品种抗旱性的比较<sup>[12]</sup>、光合特征<sup>[13]</sup>和生理生化特性<sup>[14]</sup>进行了研究, 并对干旱胁迫及复水后菊芋幼苗的生长及叶片中叶绿素含量<sup>[15-16]</sup>进行了研究, 但干旱胁迫及复水对菊芋的生长、光合和生理变化的综合影响效应尚不明确。

本研究选取中国北方主栽菊芋品种‘青芋 2 号’ (‘Qingyu No. 2’) 为研究材料, 研究了不同程度干旱胁迫及复水对其生长及叶片光合和生理特性的影响, 以期了解菊芋的抗旱机制, 为菊芋抗旱专用品种的选育奠定基础。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

供试材料为青海大学农林科学院自主选育的菊芋品种‘青芋 2 号’, 中晚熟, 加工专用型, 为中国北方地区的主栽品种。

### 1.2 方法

1.2.1 处理方法 实验于2018年3月在青海大学农林科学院园艺研究所实验基地的旱棚内进行,采用盆栽种植,盆高55 cm、口径40 cm。每盆装7.5 kg基质(园土和细沙的质量比为2:1),共4个处理,每个处理80盆,3次重复,总计960盆。每盆种植1个块茎,块茎质量30 g,出苗后正常浇水,待出苗80 d后(块茎开始形成)进行4个处理,浇水量分别为1 200 (CK,对照,基质相对含水量75%)、900 (T1,轻度干旱胁迫,基质相对含水量65%)、600 (T2,中度干旱胁迫,基质相对含水量55%)和300 mL·d<sup>-1</sup> (T3,重度干旱胁迫,基质相对含水量45%),共处理26 d,采用隔日称量法保证各处理基质相对含水量稳定;随后统一复水,浇水量为1 200 mL·d<sup>-1</sup>。分别测定干旱胁迫1、2、3、5、7、9、12、15、18、22和26 d以及复水4、8和12 d菊芋植株生长指标及叶片中叶绿素相对含量、光合参数和生理指标。

1.2.2 生长指标测量 对于干旱胁迫及复水期间各处理植株的株高、茎粗和节间长进行测量。采用卷尺(精度0.1 cm)测量株高(植株底部到主枝顶端的高度),采用游标卡尺(精度0.01 mm)测量茎粗(植株主枝基部第2节最粗处直径),采用游标卡尺测量节间长(主枝上最长节间的长度)。所有指标均重复测量3次。

1.2.3 叶片中叶绿素相对含量、光合参数和生理指标测定 采样时间均为上午的9:00至10:00,取植株距离顶端20 cm处的新鲜叶片。采用CCM-200 Plus手持式叶绿素仪(美国OPTI-SCIENCES公司)测定叶片中叶绿素相对含量。于晴日上午9:00至10:00,采用ECA-PB0402光合测定仪(北京益康农科技有限公司)在光照强度1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>条件下测定叶片光合参数。采用购自南京建成生物工程研究所的总超氧化物歧化酶(T-SOD)活性检测试剂盒、过氧化物酶(POD)活性检测试剂盒、过氧化氢酶(CAT)活性测试盒、植物丙二醛(MDA)含量测试盒、脯氨酸(Pro)含量测试盒和双缩脲蛋白质含量检测试剂盒分别测定叶片中T-SOD活性、POD活性、CAT活性、MDA含量、Pro含量和可溶性蛋白质含量。所有指标均重复测定3次。

### 1.3 数据统计和处理

采用EXCEL 2007和SPSS 19.0软件进行数据统计和分析,采用ANOVA进行方差分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 干旱胁迫及复水对菊芋生长指标的影响

干旱胁迫及复水对菊芋生长指标的影响见表1。由表1可以看出:干旱胁迫2~9 d,3个处理组及对照(CK)组菊芋株高增长较快,之后增长较慢;复水后,中度干旱胁迫(T2)组的株高增长量略高于其他组。干旱胁迫1~3 d,同一时间3个处理组菊芋的株高显著高于CK组;干旱胁迫5~26 d,同一时间CK组和轻度干旱胁迫(T1)组菊芋的株高总体上显著高于T2和重度干旱胁迫(T3)组,其中,干旱胁迫26 d,

表1 干旱胁迫及复水对菊芋生长指标的影响( $\bar{X}\pm SD$ )  
Table 1 Effects of drought stress and rewatering on growth indexes of *Helianthus tuberosus* Linn. ( $\bar{X}\pm SD$ )

时间/d Time	不同处理菊芋的株高/cm <sup>2)</sup> Plant height of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3
1	135.50±0.14c	139.71±0.01b	142.75±0.64a	135.55±2.62c
2	136.00±0.92d	144.05±0.92c	146.45±1.06b	148.85±1.45a
3	159.00±4.53b	163.80±0.57a	163.20±0.71a	163.75±1.77a
5	168.20±1.11b	172.75±0.64a	165.40±0.14c	173.25±0.21a
7	173.23±1.19c	184.05±0.92a	166.80±0.36d	175.70±1.57b
9	178.50±1.56b	184.83±1.76a	176.23±1.36b	175.95±0.92b
12	179.85±0.35b	185.00±0.57a	177.85±1.77bc	177.55±1.07c
15	186.55±1.06a	185.95±2.33a	178.70±0.85b	178.45±0.35b
18	187.50±1.41a	188.80±0.42a	179.25±0.07b	179.85±1.34b
22	189.98±2.12a	189.10±1.13a	180.00±1.98b	180.25±2.33b
26	197.35±2.62a	191.50±0.42b	185.55±1.06c	180.45±1.77d
4 <sup>1)</sup>	199.50±1.56a	193.05±2.62b	190.10±0.28b	180.50±1.84c
8 <sup>1)</sup>	199.80±5.09a	199.20±2.97ab	193.65±0.64b	181.35±0.49c
12 <sup>1)</sup>	201.35±1.34a	199.60±4.10a	198.20±0.99a	181.80±3.25b

  

时间/d Time	不同处理菊芋的茎粗/mm <sup>2)</sup> Stem diameter of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3
1	14.48±1.24a	14.26±0.54a	14.82±1.30a	14.21±0.16a
2	15.46±1.17a	15.27±0.95a	14.90±1.72a	14.75±1.03b
3	16.82±0.37a	16.59±1.89a	16.89±2.62a	15.90±1.22b
5	18.56±0.43a	17.77±0.89a	17.82±0.85a	17.72±0.44a
7	18.73±0.30a	18.94±0.49a	18.55±0.42a	17.91±1.10a
9	19.23±0.51a	19.10±0.28a	19.14±0.46a	19.00±0.77a
12	19.28±0.91a	19.49±1.15a	19.54±0.37a	19.54±0.37a
15	19.64±0.85a	19.83±0.70a	19.56±0.41a	19.74±1.41a
18	19.95±0.04a	19.89±0.34a	19.96±0.67a	19.89±0.40a
22	20.24±0.17a	20.32±0.61a	19.98±0.37a	19.95±0.86a
26	20.77±0.92a	20.74±0.79a	20.14±0.80a	20.17±0.66a
4 <sup>1)</sup>	20.85±0.31a	20.86±0.49a	20.32±0.72a	20.22±0.23a
8 <sup>1)</sup>	20.96±0.45a	20.93±0.52a	20.43±0.53a	20.56±0.31a
12 <sup>1)</sup>	21.05±0.68a	21.03±0.77a	20.78±0.36a	20.81±0.33a

续表1 Table 1 (Continued)

时间/d Time	不同处理菊芋的节间长/mm <sup>2</sup> ) Internode length of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3
1	13.50±0.80a	13.33±0.59a	13.73±0.40a	13.70±1.00a
2	13.98±0.95a	14.45±0.21a	14.20±1.00a	13.83±1.33a
3	14.55±1.63a	14.63±1.57a	14.88±1.17a	14.67±1.55a
5	15.55±0.21a	14.97±0.58ab	14.90±0.61ab	14.35±0.21b
7	16.20±0.70a	15.77±0.81a	15.70±0.53a	15.70±1.19a
9	18.03±0.43a	17.70±0.87a	17.30±0.67ab	16.23±0.33b
12	18.03±0.86a	17.80±0.70a	17.63±0.21ab	16.63±0.21b
15	19.00±0.75a	19.27±0.59a	19.05±0.49a	18.87±0.83a
18	21.37±0.32a	20.60±0.42a	20.77±0.95a	18.65±0.78b
22	20.70±1.37a	20.50±0.14a	20.90±0.42a	18.40±0.42b
26	20.43±0.25a	20.45±0.21a	20.35±0.64a	18.65±0.78b
4 <sup>1)</sup>	20.35±1.91a	20.77±0.40a	20.25±0.21a	19.05±0.64a
8 <sup>1)</sup>	20.80±0.72a	20.90±1.27a	20.15±0.07ab	18.90±0.42b
12 <sup>1)</sup>	20.45±0.21a	20.65±0.35a	20.25±1.06a	18.90±0.56b

<sup>1)</sup> 4', 8', 12': 分别为复水 4, 8 和 12 d Rewatering for 4, 8, and 12 d, respectively.

<sup>2)</sup> CK: 对照 The control; T1: 轻度干旱胁迫 Mild drought stress; T2: 中度干旱胁迫 Moderate drought stress; T3: 重度干旱胁迫 Severe drought stress. 同行中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercases in the same row indicate the significant ( $P < 0.05$ ) difference among different treatments.

3 个处理组的株高均低于 CK 组; 复水后, T1 和 T2 组的株高逐渐升高且与 CK 组接近, T3 组的株高几乎不变。

由表 1 还可以看出: 在干旱胁迫及复水期间, 同一时间 3 个处理组及 CK 组间菊芋的茎粗几乎无显著差异。

由表 1 还可以看出: 干旱胁迫 1~3 d, 同一时间 3 个处理组及 CK 组间菊芋的节间长无显著差异, 在干旱胁迫 5~26 d 及复水期间, 同一时间 T3 组菊芋的节间长总体上显著小于 T1 和 T2 组及 CK 组。

## 2.2 干旱胁迫及复水对菊芋叶片光合特性的影响

干旱胁迫及复水对菊芋叶片叶绿素相对含量和光合参数的影响见表 2。

2.2.1 叶绿素相对含量的变化 由表 2 可以看出: 不同干旱胁迫处理下, 菊芋叶片中叶绿素相对含量随着干旱胁迫时间延长总体上无明显变化, 仅重度干旱胁迫 (T3) 组在干旱胁迫 18 d 后有一定升高。干旱胁迫 1~12 d, 同一时间 3 个处理组及对照 (CK) 组间菊芋叶片中叶绿素相对含量总体上无明显变化; 干旱胁迫 15~26 d 及复水后, 同一时间 T3 组的叶绿素相对含量总体上显著高于轻度干旱胁迫 (T1) 和重度干旱胁迫 (T2) 组及 CK 组。

2.2.2 净光合速率的变化 由表 2 还可以看出: 不同干旱胁迫处理下, 菊芋叶片中净光合速率总体上随着干旱胁迫时间延长呈下降趋势, 且复水后没有明显的回升现象。在干旱胁迫及复水期间, 同一时间 CK 组菊芋叶片中净光合速率总体上显著高于 T3 组。

2.2.3 蒸腾速率的变化 由表 2 还可以看出: 不同干旱胁迫处理下, 菊芋叶片中蒸腾速率随着干旱胁迫时间延长总体上呈先降低后升高的趋势, 且复水后蒸腾速率先较干旱胁迫 26 d 明显降低, 然后随着复水时间延长逐渐升高。在干旱胁迫及复水期间, 同一时

表 2 干旱胁迫及复水对菊芋叶片叶绿素相对含量和光合参数的影响 ( $\bar{X} \pm SD$ )Table 2 Effects of drought stress and rewatering on relative chlorophyll content and photosynthetic parameters of leaves of *Helianthus tuberosus* Linn. ( $\bar{X} \pm SD$ )

时间/d Time	不同处理菊芋叶片中叶绿素相对含量 <sup>2)</sup> Relative chlorophyll content in leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>				不同处理菊芋叶片中净光合速率/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ <sup>2)</sup> Net photosynthetic rate of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3
1	19.39±2.97a	20.18±1.33a	20.16±1.79a	20.44±1.93a	7.01±0.14a	4.67±0.25b	4.74±0.31b	4.20±0.24c
2	20.84±1.58a	21.22±1.21a	20.85±0.95a	21.78±0.95a	9.43±0.99a	5.69±0.56b	5.79±0.18b	5.65±0.18b
3	20.80±0.88a	19.30±0.81a	20.10±2.73a	19.61±0.79a	5.30±0.45a	4.25±0.49bc	4.75±0.14ab	3.92±0.28c
5	20.53±0.92ab	20.66±1.19ab	21.68±1.00a	19.70±0.17b	6.99±0.93a	6.68±0.49a	5.61±0.45a	3.77±0.94b
7	20.64±0.85a	20.13±0.73a	20.68±0.51a	20.47±0.67a	4.46±0.33ab	4.95±0.97a	4.91±0.51a	3.62±0.18b
9	21.37±0.91a	19.80±0.16b	20.29±0.83ab	20.48±0.94ab	5.02±0.65a	3.64±0.37b	3.98±0.63ab	4.25±0.49ab
12	19.88±0.68a	20.31±0.78a	20.08±0.68a	20.04±0.78a	3.58±0.46a	3.14±0.30a	3.06±0.22a	2.93±0.29a
15	19.68±0.59b	19.25±0.39b	19.73±0.59b	20.80±0.47a	3.09±0.27b	4.01±0.16a	4.26±0.43a	3.00±0.04b
18	20.39±1.06b	19.54±0.79b	19.96±0.65b	25.38±0.87a	4.26±0.46a	3.43±0.20b	2.99±0.03bc	2.90±0.00c
22	20.49±0.90c	19.78±0.56c	21.90±0.71b	26.17±0.54a	3.04±0.09b	3.38±0.17ab	3.72±0.40a	3.26±0.20ab
26	19.96±0.95b	18.87±0.54b	18.81±0.73b	25.41±0.85a	3.22±0.56a	2.92±0.29a	2.61±0.49a	2.41±0.23a
4 <sup>1)</sup>	20.12±0.48bc	19.07±0.85c	20.47±0.32b	22.26±0.90a	4.81±0.33a	4.01±0.20b	2.15±0.19c	1.87±0.13c
8 <sup>1)</sup>	20.57±0.97b	20.56±0.96b	19.00±0.74b	23.76±0.56a	2.60±0.51ab	2.84±0.25a	2.55±0.52ab	1.90±0.35b
12 <sup>1)</sup>	21.10±0.67b	21.63±0.84ab	22.63±0.74a	22.34±0.31ab	1.61±0.29b	2.07±0.12a	1.57±0.11b	1.27±0.16b



续表2 Table 2 (Continued)

时间/d Time	不同处理菊芋叶片中蒸腾速率/(mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> ) <sup>2)</sup> Transpiration rate of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>				不同处理菊芋叶片中气孔导度/(μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> ) <sup>2)</sup> Stomatal conductance of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3
1	1.00±0.36c	4.92±0.90b	10.82±0.75a	11.92±1.29a	11.36±0.97c	52.18±5.31b	116.55±2.62a	112.79±2.83a
2	2.20±0.57b	4.45±0.93a	4.15±0.89a	5.21±1.07a	27.36±2.26d	48.09±4.48b	34.54±2.52c	57.10±2.83a
3	0.91±0.59b	3.59±1.52a	4.44±1.01a	5.60±1.34a	16.22±1.53d	36.48±0.66c	41.31±1.64b	59.69±2.04a
5	0.33±0.22c	2.79±0.66b	5.22±1.03a	6.13±0.63a	23.47±1.75c	33.73±1.25b	47.97±2.67a	37.33±1.77b
7	1.62±0.76b	4.40±0.92a	4.98±1.76a	4.40±0.91a	21.20±1.37c	43.30±1.39b	55.81±0.58a	48.87±1.66a
9	2.93±2.15a	4.21±1.69a	3.60±1.63a	5.90±1.18a	37.22±1.44c	49.73±0.50b	38.26±0.44c	130.50±1.04a
12	3.29±1.31a	3.31±0.85a	3.38±1.38a	3.80±0.66a	27.51±0.65d	46.30±1.21b	60.14±1.22a	36.03±1.67c
15	3.07±1.02b	3.93±0.80ab	4.66±0.95ab	5.83±1.87a	21.73±1.03cd	30.78±0.06bc	78.62±1.17ab	127.32±1.63a
18	1.13±0.38d	5.01±0.90c	7.36±1.17b	15.92±1.31a	22.98±1.70d	73.02±0.31c	82.68±3.96b	95.40±1.08a
22	4.10±1.78b	6.93±1.80b	6.84±0.82b	16.45±1.80a	80.03±0.28b	98.32±0.26b	108.33±1.76b	118.03±0.47a
26	4.25±1.63b	6.33±1.69b	7.38±1.54b	16.16±1.92a	36.75±0.39b	58.05±1.61b	78.61±0.93b	91.95±2.64a
4' <sup>1)</sup>	0.46±0.36b	2.25±1.24ab	2.38±1.11ab	3.44±1.54a	43.83±1.80a	42.09±0.75a	32.52±2.12b	32.67±2.36b
8' <sup>1)</sup>	2.13±1.91a	3.73±1.85a	5.21±2.83a	5.13±1.94a	43.52±2.54a	74.11±2.56a	62.07±3.32a	65.54±3.70a
12' <sup>1)</sup>	6.23±1.89b	7.40±1.87b	24.94±2.16a	22.97±8.35a	45.20±1.76b	95.38±3.82b	104.58±2.02a	110.84±0.48a

  

时间/d Time	不同处理菊芋叶片中胞间 CO <sub>2</sub> 浓度/(μmol·mol <sup>-1</sup> ) <sup>2)</sup> Intercellular CO <sub>2</sub> concentration of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>				不同处理菊芋叶片中水分利用效率变化/% <sup>2)</sup> Water use efficiency of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3
1	446.51±2.67d	463.33±3.85c	486.88±7.32a	476.79±3.46b	2.62±0.17a	1.00±0.16b	0.53±0.10c	0.67±0.17c
2	492.69±5.73c	581.63±2.79ab	582.69±1.84a	575.29±1.93b	1.64±0.20a	0.89±0.21b	0.93±0.14b	1.01±0.15b
3	643.07±3.35b	640.79±3.32bc	653.34±1.91a	636.90±1.57c	1.94±0.23a	1.31±0.12b	1.46±0.12b	1.41±0.14b
5	643.27±4.66d	673.54±1.76c	732.33±0.67a	726.18±0.88b	4.45±0.54a	2.85±0.27b	1.01±0.01c	0.61±0.04c
7	931.85±0.96b	962.65±1.08a	914.09±1.81c	875.47±1.67d	1.17±0.17a	0.74±0.05c	0.97±0.07b	0.99±0.14b
9	603.32±0.53a	456.13±1.39c	472.99±0.82b	400.13±1.93d	1.10±0.29a	1.07±0.01a	0.80±0.15b	0.20±0.01c
12	410.17±0.89c	428.16±1.98b	439.12±0.49a	297.36±1.39d	1.32±0.24a	0.72±0.17b	0.75±0.02b	0.86±0.17b
15	782.93±0.44a	771.51±1.91a	821.28±51.43a	876.32±1.57a	1.19±0.03a	0.90±0.04b	0.90±0.18b	0.79±0.08b
18	464.45±20.08c	511.58±1.51b	540.23±23.97b	594.61±1.82a	1.19±0.19a	0.72±0.01b	0.48±0.02c	0.27±0.06d
22	613.45±0.55c	755.27±0.47b	757.03±0.25b	762.43±1.78a	0.81±0.08a	0.73±0.19ab	0.70±0.09ab	0.55±0.08b
26	680.34±1.75d	694.91±0.61c	719.96±3.73b	728.51±1.51a	0.55±0.08a	0.50±0.04a	0.58±0.12a	0.59±0.07a
4' <sup>1)</sup>	558.40±91.46a	430.87±19.02b	398.97±2.33b	398.68±1.26b	1.88±0.18a	1.68±0.17a	1.93±0.12a	1.58±0.30a
8' <sup>1)</sup>	1 011.62±0.69d	1 088.35±2.58c	1 121.77±1.39b	1 136.28±2.82a	0.61±0.07a	0.57±0.09a	0.61±0.14a	0.70±0.07a
12' <sup>1)</sup>	1 133.96±2.77b	1 117.38±1.77c	1 148.12±0.68a	1 147.39±0.53a	0.36±0.06a	0.33±0.10a	0.31±0.01a	0.28±0.01a

<sup>1)</sup> 4', 8', 12': 分别为复水 4, 8 和 12 d Rewatering for 4, 8, and 12 d, respectively.

<sup>2)</sup> CK: 对照 The control; T1: 轻度干旱胁迫 Mild drought stress; T2: 中度干旱胁迫 Moderate drought stress; T3: 重度干旱胁迫 Severe drought stress. 同行中不同小写字母表示不同处理间差异显著 (P<0.05) Different lowercases in the same row indicate the significant (P<0.05) difference among different treatments.

间 T1、T2 和 T3 组菊芋叶片中蒸腾速率均高于 CK 组,且随着干旱胁迫程度的增加蒸腾速率明显升高,其中,同一时间 T3 组的蒸腾速率总体上显著高于 CK 组。

2.2.4 气孔导度的变化 由表 2 还可以看出:不同干旱胁迫处理下,菊芋叶片中气孔导度随着干旱胁迫时间延长呈波动变化,但在干旱胁迫后期有不同程度的升高,且复水后气孔导度先较干旱胁迫 26 d 明显降低,然后随着复水时间延长逐渐升高。随着干旱胁迫程度的增加,同一时间菊芋叶片中气孔导度总体上逐渐升高,复水后 3 个处理组间气孔导度无显著差异。干旱胁迫 1~18 d,同一时间 3 个处理组菊芋叶

片中气孔导度总体上显著高于 CK 组;干旱胁迫 22 和 26 d 及复水后,同一时间 T3 组的气孔导度总体上显著高于 T1 和 T2 组及 CK 组。

2.2.5 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的变化 由表 2 还可以看出:不同干旱胁迫处理下,菊芋叶片中胞间 CO<sub>2</sub> 浓度随着干旱胁迫时间延长呈波动变化,且复水后胞间 CO<sub>2</sub> 浓度先较干旱胁迫 26 d 显著降低,然后随着复水时间延长逐渐升高。干旱胁迫 1~12 d,同一时间 T3 组菊芋叶片中胞间 CO<sub>2</sub> 浓度总体上较低;干旱胁迫 15~26 d, T3 组的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度均显著高于 T1 和 T2 组及 CK 组;复水后,3 个处理组及 CK 组间胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的差异随着复水时间延长而缩小。

2.2.6 水分利用效率的变化 由表2还可以看出:不同干旱胁迫处理下,菊芋叶片中水分利用效率随着干旱胁迫时间延长总体上呈降低趋势,且复水后水分利用效率先较干旱胁迫26 d明显升高,然后随着复水时间延长逐渐降低。干旱胁迫1~22 d,同一时间3个处理组菊芋叶片中水分利用效率均较CK组显著降低;干旱胁迫26 d及复水后,同一时间3个处理组及CK组间的水分利用效率差异不显著。

### 2.3 干旱胁迫及复水对菊芋叶片生理指标的影响

干旱胁迫及复水对菊芋叶片生理指标的影响见表3。

2.3.1 总超氧化物歧化酶(T-SOD)活性的变化 由表3可以看出:不同干旱胁迫处理下,菊芋叶片中T-SOD活性随着干旱胁迫时间延长总体上呈明显升高的趋势,且复水后T-SOD活性总体上继续升高但趋于稳定。在干旱胁迫及复水期间,同一时间3个处理组菊芋叶片中T-SOD活性总体上高于对照(CK)组,且重度干旱胁迫(T3)组总体上最高。

2.3.2 过氧化物酶(POD)活性的变化 由表3还可以看出:总体上看,轻度干旱胁迫(T1)和CK组菊芋叶片中POD活性随着干旱胁迫时间延长无明显变化,中度干旱胁迫(T2)和T3组的POD活性先升高后降低;复水后T1和T2组及CK组的POD活性先降低后升高,T3组的POD活性则继续降低。干旱胁迫1~18 d,同一时间T3组菊芋叶片中POD活性总体上显著高于

T1和T2组及CK组;在干旱胁迫22~26 d及复水后,同一时间CK组的POD活性总体上最高。

2.3.3 过氧化氢酶(CAT)活性的变化 由表3还可以看出:不同干旱胁迫处理下,菊芋叶片中CAT活性随着干旱胁迫时间延长总体上呈降低趋势,其中,在干旱胁迫26 d显著降低;复水后,CAT活性迅速升高且趋于稳定。在干旱胁迫及复水期间,同一时间CK组菊芋叶片中CAT活性最高,T3组的CAT活性总体上最低,且干旱胁迫9~26 d及复水后总体上显著低于T1和T2组及CK组。

2.3.4 丙二醛(MDA)含量的变化 由表3还可以看出:不同干旱胁迫处理下,菊芋叶片中MDA含量随着干旱胁迫时间延长总体上呈先升高后降低的变化趋势,其中,在干旱胁迫26 d显著降低;且复水后MDA含量无明显变化。总体上看,在干旱胁迫7~22 d,同一时间T3组菊芋叶片中MDA含量最高,T1和T2组的MDA含量居中,CK组的MDA含量最低;在干旱胁迫26 d及复水后,同一时间3个处理组及CK组间MDA含量的差异相对较小。

2.3.5 脯氨酸(Pro)含量的变化 由表3还可以看出:不同干旱胁迫处理下,T1和CK组菊芋叶片中Pro含量随着胁迫时间延长总体上无明显变化,且复水后也无明显变化;T2和T3组的Pro含量随着干旱胁迫时间延长呈逐渐升高的趋势,但复水后显著降低。在干旱胁迫1~5 d,同一时间T1和CK组菊芋叶

表3 干旱胁迫及复水对菊芋叶片生理指标的影响( $\bar{X} \pm SD$ )

Table 3 Effects of drought stress and rewatering on physiological indexes of leaves of *Helianthus tuberosus* Linn. ( $\bar{X} \pm SD$ )

时间 Time	不同处理菊芋叶片中总超氧化物歧化酶(T-SOD)活性/ $(U \cdot g^{-1})^2$ Superoxide dismutase (T-SOD) activity of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>				不同处理菊芋叶片中过氧化物酶(POD)活性/ $(U \cdot g^{-1})^2$ Peroxidase (POD) activity of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3
1	51.70±2.88ab	50.85±3.47ab	52.04±1.96a	46.60±2.18b	6.58±0.23a	5.78±0.14b	6.58±0.50a	6.76±0.48a
2	59.22±3.07b	52.81±2.31c	60.50±2.65b	63.50±3.82a	5.30±0.30b	6.15±0.29a	5.85±0.57ab	5.76±0.39ab
3	65.17±2.67b	64.15±4.70b	68.31±1.13b	83.69±2.42a	6.31±0.46ab	5.78±0.17b	6.64±0.19a	6.92±0.59a
5	54.62±4.28d	83.98±5.21c	97.68±4.57b	125.37±2.44a	6.68±0.36b	5.53±0.58c	7.50±0.28b	8.95±0.87a
7	69.27±1.24b	71.20±2.22b	124.42±0.19a	122.43±10.00a	7.61±0.53b	6.88±0.62b	7.46±0.59b	8.80±0.20a
9	76.55±7.25b	74.01±6.69b	126.20±2.31a	114.50±11.78a	6.69±0.62c	5.58±0.40d	8.62±0.38b	10.43±0.64a
12	62.01±2.00d	71.20±0.71c	125.69±3.44b	147.32±2.13a	7.15±0.29c	7.76±0.29c	8.42±0.50b	11.62±0.27a
15	51.77±2.12d	70.36±4.05c	103.95±5.38b	144.39±9.97a	7.15±0.38c	7.05±0.18c	10.23±0.62b	13.78±0.56a
18	96.44±6.42b	104.27±4.62b	142.14±0.98a	147.73±3.95a	6.88±0.16d	7.76±0.16c	9.26±0.38b	11.75±0.20a
22	116.71±3.81c	145.90±3.09b	147.63±8.41b	172.43±8.89a	7.14±0.49ab	6.31±0.49b	7.44±0.39a	6.83±0.30ab
26	134.61±6.79a	130.60±7.20a	146.17±12.98a	142.84±2.48a	7.57±0.27a	7.84±0.39a	6.96±0.20b	6.38±0.11c
4 <sup>(1)</sup>	141.74±10.81c	173.11±1.41a	158.48±0.57b	166.83±6.28ab	6.39±0.36ab	7.08±0.52a	4.79±0.39c	5.79±0.49d
8 <sup>(1)</sup>	163.24±3.60b	145.92±8.73c	131.29±2.45d	186.06±3.22a	7.39±0.28a	6.16±0.19bc	6.58±0.20b	5.71±0.38c
12 <sup>(1)</sup>	169.72±1.22bc	160.95±1.87c	175.15±11.32ab	186.94±8.54a	7.45±0.36a	7.32±0.65a	6.77±0.55a	5.18±0.14b

续表3 Table 3 (Continued)

时间/d Time	不同处理菊芋叶片中过氧化氢酶(CAT)活性/(U·mg <sup>-1</sup> ) <sup>2)</sup> Catalase (CAT) activity of leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>				不同处理菊芋叶片中丙二醛(MDA)含量/(nmol·g <sup>-1</sup> ) <sup>2)</sup> Malondialdehyde (MDA) content in leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3
1	50.21±0.63a	47.35±0.31b	44.01±0.57c	43.86±0.36c	38.93±1.28b	40.71±2.56ab	43.28±1.41a	37.36±2.93b
2	45.57±0.72a	40.80±0.13c	41.04±0.29c	42.14±0.31b	39.28±2.20c	47.46±3.84b	46.36±2.35b	57.00±2.97a
3	39.27±0.08a	34.59±0.13b	31.19±0.82c	33.86±0.36b	44.45±3.79b	33.29±2.42c	63.58±3.34a	62.52±4.49a
5	45.46±0.58a	36.34±0.38c	40.90±0.19b	41.28±0.21b	52.44±3.30b	71.93±3.71a	76.99±4.15a	55.15±9.99b
7	44.38±0.18a	40.92±0.35bc	40.46±0.39c	41.49±0.74b	64.91±4.54a	66.21±32.72a	62.76±6.57a	92.70±6.99a
9	35.59±0.15a	28.46±0.27d	32.59±0.37b	30.62±0.42c	76.23±6.80c	90.11±8.28bc	98.47±10.26b	148.87±7.03a
12	34.01±0.16a	33.04±0.19b	30.11±0.42c	25.48±0.78d	106.54±3.04c	135.02±8.56b	110.47±13.79c	173.63±13.02a
15	34.98±0.92a	33.68±0.36b	26.26±0.11c	27.11±0.14c	101.05±6.92d	161.85±10.67c	258.29±8.82b	309.48±11.17a
18	34.80±0.30a	24.14±0.29c	25.72±0.51b	22.53±0.16d	188.48±10.90b	342.78±13.12a	355.38±2.93a	359.91±23.60a
22	35.73±0.40a	31.38±0.32b	24.00±0.39c	18.85±0.40d	190.30±4.03d	342.12±15.60c	377.04±4.65b	636.85±21.14a
26	37.11±0.19a	23.88±0.23b	12.16±0.19c	3.65±0.77d	90.99±7.07a	84.03±2.63a	74.77±2.45b	84.21±2.09a
4 <sup>1)</sup>	35.30±0.59a	33.53±0.52b	32.24±0.30c	32.61±0.51bc	89.71±4.66a	91.34±4.73a	82.30±5.57ab	74.38±4.87b
8 <sup>1)</sup>	38.73±0.25a	36.77±0.60b	38.97±0.21a	37.18±0.22b	99.73±5.47a	103.43±4.43a	85.75±2.23b	97.96±5.33a
12 <sup>1)</sup>	32.85±0.85a	32.16±0.10a	31.17±0.31b	30.02±0.31c	86.58±6.57b	94.99±3.70a	96.21±3.41a	86.11±2.23b

  

时间/d Time	不同处理菊芋叶片中脯氨酸(Pro)含量/(μg·g <sup>-1</sup> ) <sup>2)</sup> Proline (Pro) content in leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>				不同处理菊芋叶片中可溶性蛋白质含量/(mg·g <sup>-1</sup> ) <sup>2)</sup> Soluble protein content in leaves of <i>H. tuberosus</i> in different treatments <sup>2)</sup>			
	CK	T1	T2	T3	CK	T1	T2	T3
1	44.11±1.76a	38.02±1.76b	37.03±0.79bc	34.79±0.64c	4.76±0.21a	4.57±0.15a	4.30±0.38a	4.41±0.14a
2	23.45±0.97b	25.65±0.64a	22.09±1.90b	23.37±0.28b	6.23±0.16a	6.52±0.28a	6.56±0.18a	5.08±0.45b
3	61.07±2.98a	27.79±0.73b	14.17±0.39d	19.12±1.48c	5.94±0.31a	5.35±0.29b	4.69±0.21c	4.78±0.22c
5	21.04±1.46b	24.14±0.30a	18.59±0.29c	16.85±0.30cd	5.67±0.03a	5.90±0.17a	5.77±0.29a	4.77±0.16b
7	25.53±0.86c	24.10±0.65c	30.58±1.84b	65.85±11.49a	8.80±0.30a	8.33±0.59a	6.79±0.35b	5.67±0.23c
9	66.44±2.72b	68.83±1.79b	48.57±1.44c	75.93±1.39a	5.36±0.43a	5.36±0.34a	4.87±0.28a	4.97±0.06a
12	32.15±0.59b	40.89±0.62b	33.44±0.26b	266.57±11.49a	6.63±0.25a	4.94±0.15b	4.87±0.17b	4.94±0.39b
15	54.02±4.02b	50.93±2.02b	43.64±1.55b	502.38±18.38a	6.87±0.17a	5.46±0.27b	3.46±0.09c	2.71±0.22d
18	31.87±0.79c	29.58±0.31c	148.74±5.74b	629.34±13.98a	6.50±0.20a	6.50±0.32a	5.23±0.11b	3.19±0.37c
22	38.98±0.69c	27.46±0.42d	343.64±1.04b	981.75±12.02a	6.31±0.39a	6.31±0.22a	5.00±0.37b	2.38±0.30c
26	41.04±1.66d	55.41±0.69c	638.94±3.03b	1049.34±6.68a	5.62±0.67a	5.62±0.17a	4.44±0.29b	2.22±0.17c
4 <sup>1)</sup>	102.41±2.10a	48.84±1.08b	52.11±1.49b	102.36±3.38a	2.21±0.19b	2.21±0.09b	3.45±0.13a	3.19±0.13a
8 <sup>1)</sup>	50.81±2.59c	65.60±0.99a	47.13±0.93d	56.52±1.94b	2.75±0.24a	2.75±0.16a	2.55±0.23a	2.43±0.27a
12 <sup>1)</sup>	75.24±2.36a	136.07±1.54b	89.71±2.89c	66.74±0.73d	3.06±0.19b	3.06±0.19b	3.88±0.37a	3.48±0.12ab

<sup>1)</sup> 4', 8', 12': 分别为复水 4, 8 和 12 d Rewatering for 4, 8, and 12 d, respectively.

<sup>2)</sup> CK: 对照 The control; T1: 轻度干旱胁迫 Mild drought stress; T2: 中度干旱胁迫 Moderate drought stress; T3: 重度干旱胁迫 Severe drought stress. 同行中不同小写字母表示不同处理间差异显著 (P<0.05) Different lowercases in the same row indicate the significant (P<0.05) difference among different treatments.

片中 Pro 含量总体上显著高于 T2 和 T3 组;在干旱胁迫 7~26 d,同一时间 T2 和 T3 组的 Pro 含量总体上显著高于 T1 和 CK 组。

2.3.6 可溶性蛋白质含量的变化 由表 3 还可以看出:不同干旱胁迫处理下,3 个处理组菊芋叶片中可溶性蛋白质含量随着干旱胁迫时间延长总体上无明显变化,仅在干旱胁迫中期略有升高;且在复水后趋于稳定。总体上看,在干旱胁迫 1~26 d,同一时间 CK 组菊芋叶片中可溶性蛋白质含量较高,T1 和 T2 组的可溶性蛋白质含量居中,T3 组的可溶性蛋白质

含量较低;复水后同一时间 3 个处理组及 CK 组间可溶性蛋白质含量的差异相对较小。

### 3 讨 论

本研究中,轻度干旱胁迫对菊芋的株高和节间长总体上无显著影响,但重度干旱胁迫下,随着干旱胁迫时间的延长菊芋受到了不可逆的影响,且复水后没有明显变化,说明菊芋具有一定的抗旱性。

干旱胁迫下,植物的生理生化指标会受到不同程

度的影响,其中,脯氨酸(Pro)含量、丙二醛(MDA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性和过氧化物酶(POD)活性等指标可作为抗旱性鉴定的重要指标<sup>[17-20]</sup>。本研究中,不同干旱胁迫处理下,菊芋品种‘青芋 2 号’叶片中叶绿素含量仅在重度干旱胁迫 18 d 有一定升高,在轻度和中度干旱胁迫下无明显变化,且复水后,叶绿素含量趋于稳定,说明菊芋可以通过调控叶绿素合成应对干旱胁迫。

气孔导度是衡量植物与环境间水分和 CO<sub>2</sub> 的平衡及循环的重要指标<sup>[21]</sup>,改善叶片中气孔导度可促进植物对水分和 CO<sub>2</sub> 的吸收,从而改善植物的光合作用,有利于植物的生长<sup>[22-23]</sup>。已有研究表明:随着干旱胁迫的加剧,芸豆(*Phaseolus vulgaris* Linn.)<sup>[24]</sup>、玉米(*Zea mays* Linn.)<sup>[25]</sup>、油菜(*Brassica napus* Linn.)<sup>[26-27]</sup>、沙芥[*Pugionium cornutum* (Linn.) Gaertn.]<sup>[28]</sup>、大豆<sup>[8]</sup>、葡萄(*Vitis riparia* × *V. labrusca*)<sup>[29]</sup>、云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei* Lindl.)<sup>[30]</sup>和石灰花楸[*Sorbus folgneri* (Schneid.) Rehd.]<sup>[31]</sup>等植物叶片中气孔导度均呈逐渐下降的趋势。本研究采用出苗 80 d 后的菊芋植株为研究材料,此时块茎已经形成,具有一定的抗旱性。总体上看,随着干旱胁迫程度的增加,菊芋叶片中气孔导度有不同程度的升高,进而导致蒸腾速率的升高;复水后气孔导度先降低后升高,推测可能由于菊芋较抗旱,在干旱胁迫下,气孔处在关闭或半关闭状态。菊芋叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度随着干旱胁迫时间延长呈波动变化,且复水后胞间 CO<sub>2</sub> 浓度先较干旱胁迫 26 d 显著降低,然后随着复水时间延长逐渐升高,说明光合作用的下降不是由气孔关闭引起的,主要由非气孔限制导致,即叶肉细胞光合活性降低的缘故<sup>[32]</sup>。干旱胁迫处理下,菊芋叶片中水分利用效率较对照明显降低,且在干旱胁迫后期,随着干旱胁迫程度的增加,水分利用效率总体上呈降低趋势,可能由于在干旱胁迫后期菊芋植株出现了部分不可逆的生理变化。

研究结果显示:随着干旱胁迫程度的增加,菊芋叶片中 MDA 含量呈升高趋势,且随着干旱胁迫时间延长总体上先升高后降低,干旱胁迫 26 d 及复水后,MDA 含量趋于稳定,说明干旱胁迫加剧了菊芋叶片中膜脂过氧化和细胞膜系统的破坏程度。在干旱胁迫中期和后期,中度和重度干旱胁迫下菊芋叶片中 Pro 含量较高,说明 Pro 含量增加有利于菊芋抵御干旱胁迫,这与马彦军等<sup>[33]</sup>对胡枝子(*Lespedeza bicolor*

*Turcz.*)的研究结果一致。不同干旱胁迫处理下,随着干旱胁迫时间延长,菊芋叶片中总超氧化物歧化酶(T-SOD)活性总体上明显升高,且复水后 T-SOD 活性总体上继续升高,但趋于稳定,POD 活性在中度和重度干旱胁迫下总体上先升高后降低,表明菊芋在干旱胁迫初期均通过升高体内保护酶活性来清除自由基,降低膜脂过氧化作用,维持膜结构的稳定性,从而抵御逆境,降低伤害<sup>[34]</sup>;但随着干旱胁迫时间逐渐延长,膜系统受损,胞内代谢紊乱,T-SOD 和 POD 活性降低,表明植物抗氧化保护系统的抵抗修复能力存在阈值<sup>[35]</sup>。随着干旱胁迫时间延长,菊芋叶片中可溶性蛋白质含量在干旱胁迫中期略有升高,但在复水后趋于稳定,说明可溶性蛋白质参与调控植物抗旱。逆境胁迫条件下,植物通过诱导新的可溶性蛋白质合成参与细胞的渗透调节,以增强保护酶和渗透调节物质合成酶的活性,促进可溶性蛋白质含量升高<sup>[36]</sup>。此外,植物还通过积累可溶性蛋白质提高细胞的保水能力,以保护植物生长所需的生命物质<sup>[37]</sup>。

菊芋的抗旱性是一个复杂的生理过程,与其品种和生存环境都有密切的关系,本文仅选择 1 个菊芋品种作为实验材料,对其生长及叶片光合和生理特性进行研究,研究结果缺乏代表性。如何更好地评价菊芋的抗旱性及其抗旱机制,还有待对菊芋其他品种及其他方面进行更深入的研究。

#### 参考文献:

- [1] 赵孟良,刘明池,钟启文,等. 不同来源菊芋种质资源品质性状多样性分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018, 46(2): 104-112.
- [2] 赵孟良,刘明池,钟启文,等. 29 份菊芋种质资源氨基酸含量和营养价值评价[J]. 种子, 2018, 37(3): 55-60.
- [3] 刘祖昕,谢光辉. 菊芋作为能源植物的研究进展[J]. 中国农业大学学报, 2012, 17(6): 122-132.
- [4] 王丽慧,李屹,赵孟良,等. 刈割次数对菊芋生物量及营养价值影响研究[J]. 饲料工业, 2015, 36(3): 12-15.
- [5] 赵莉,牟书勇,张鲜花. 干旱胁迫下新疆野生鸭茅(*Dactylis glomerata*)苗期抗旱性生理特性[J]. 干旱区研究, 2015, 32(5): 953-957.
- [6] 林巧,王鹏新,张树誉,等. 不同时间尺度条件植被温度指数干旱监测方法的适用性分析[J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 186-192.
- [7] 季杨,张新全,彭燕,等. 干旱胁迫对鸭茅幼苗根系生长及光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(10): 2763-2769.
- [8] 王兴荣,张彦军,李玥,等. 干旱胁迫对大豆生长的影响及



- 抗旱性评价方法与指标筛选[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(1): 49-56.
- [9] 徐丽霞, 仪慧兰, 郭二虎, 等. 干旱胁迫对谷子抽穗期生理生化及产量的影响[J]. 山西大学学报(自然科学版), 2016, 39(4): 672-678.
- [10] 包秀霞, 包秀平, 廉勇. 干旱胁迫对内蒙古草原多根葱生理生化指标的影响[J]. 华北农学报, 2017, 32(1): 233-238.
- [11] 赵孟良, 王丽慧, 孙雪梅, 等. 干旱胁迫下菊芋可溶性碳水化合物积累及分配规律[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(2): 340-343.
- [12] 黄高峰. 干旱胁迫下菊芋生理生化响应与主栽品种抗旱性比较[D]. 西宁: 青海大学农牧学院, 2011: 25-30.
- [13] 李屹, 王丽慧, 赵孟良, 等. 干旱胁迫下菊芋叶片光合变化规律研究[J]. 湖北农业科学, 2015, 54(4): 886-892.
- [14] 黄高峰, 王丽慧, 方云花, 等. 干旱胁迫对菊芋苗期叶片保护酶活性及膜脂过氧化作用的影响[J]. 西南农业学报, 2011, 24(2): 552-555.
- [15] 李志虹, 高凯, 王琳, 等. 干旱-复水对菊芋苗期根、茎、叶生长及叶绿素含量的影响[J]. 中国农业信息, 2016(21): 117-121, 123.
- [16] 朱铁霞, 王琳, 高阳, 等. 干旱-复水对菊芋苗期根、茎、叶形态特征的影响[J]. 草业科学, 2017, 34(11): 2309-2315.
- [17] 莫言玲, 郑俊骞, 杨瑞平, 等. 不同西瓜基因型对干旱胁迫的生理响应及其抗旱性评价[J]. 应用生态学报, 2016, 27(6): 1942-1952.
- [18] 何彩云, 李梦颖, 罗红梅, 等. 不同沙棘品种抗旱性的比较[J]. 林业科学研究, 2015, 28(5): 634-639.
- [19] 郝曦煜, 王红丹, 尹智超, 等. PEG胁迫对小豆苗期抗旱生理指标的影响及抗旱鉴定体系建立[J]. 作物杂志, 2017(4): 134-142.
- [20] 芮海云, 张兴兴, 沈振国, 等. 箭筈豌豆镉胁迫下的失水胁迫和渗透调节物质的积累[J]. 作物杂志, 2017(3): 69-74.
- [21] 李思, 张莉, 姚雅琴. 干旱对冬小麦叶片气孔、活性氧和光合作用的影响[J]. 河北大学学报(自然科学版), 2015, 35(3): 487-493.
- [22] 高冠龙, 张小由, 常宗强, 等. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展[J]. 生态学报, 2016, 36(6): 1491-1500.
- [23] FRANKS P J, DRAKE P L, BEERLING D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: an analysis using *Eucalyptus globulus*[J]. Plant, Cell and Environment, 2009, 32(12): 1737-1748.
- [24] MIYASHITA K, TANAKAMARU S, MAITANI T, et al. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress [J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53: 205-214.
- [25] 于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 等. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应[J]. 生态学报, 2015, 35(9): 2902-2909.
- [26] 蒙祖庆, 宋丰萍, 刘振兴, 等. 干旱及复水对油菜苗期光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国油料作物学报, 2012, 34(1): 40-47.
- [27] 白鹏, 冉春艳, 谢小玉. 干旱胁迫对油菜蕾薹期生理特性及农艺性状的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(18): 3566-3576.
- [28] 庞杰, 张凤兰, 郝丽珍, 等. 沙芥幼苗叶片解剖结构和光合作用对干旱胁迫的响应[J]. 生态环境学报, 2013, 22(4): 575-581.
- [29] 纪文龙, 范意娟, 李辰, 等. 干旱胁迫下葡萄叶片气孔导度和水势动态的变化规律[J]. 中国农业大学学报, 2014, 19(4): 74-80.
- [30] 柯世省, 魏燕, 陈贤田, 等. 云锦杜鹃气孔导度和蒸腾速率对水分的响应[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(21): 6363-6365, 6369.
- [31] 陈昕, 徐宜凤, 张振英. 干旱胁迫下石灰花楸幼苗叶片的解剖结构和光合生理响应[J]. 西北植物学报, 2012, 32(1): 111-116.
- [32] 姚庆群, 谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制[J]. 热带农业科学, 2005, 25(4): 80-85.
- [33] 马彦军, 马瑞, 曹致中, 等. PEG胁迫对胡枝子幼苗叶片生理特性的影响[J]. 中国沙漠, 2012, 32(6): 1662-1668.
- [34] 梁新华, 史大刚. 干旱胁迫对光果甘草幼苗根系MDA含量及保护酶POD、CAT活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(3): 108-110.
- [35] 徐萍, 李进, 吕海英, 等. 干旱胁迫对银沙槐幼苗叶绿体和线粒体超微结构及膜脂过氧化的影响[J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 120-130.
- [36] 李伟. 不同种源连香树对干旱胁迫的生理响应研究[D]. 雅安: 四川农业大学林学院, 2009: 40-44.
- [37] 任才. 干旱胁迫对三种百里香种子萌发及植株生理特性的影响[D]. 太原: 山西农业大学林学院, 2017: 11-25.

(责任编辑: 张明霞)