文章编号:1000-7601(2019)04-0154-09 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.04.21

干旱与复水对马铃薯块茎膨大期碳氮转运的影响

乔焕焕[1,2], 李红兵[2], 郑太波[3], 邓西平[2]

1.西北农林科技大学生命科学学院,陕西 杨凌 712100;
2.黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,西北农林科技大学水土保持研究所,陕西 杨凌 712100;
3.延安市农科所,陕西 延安 716000)

摘 要:为探讨干旱及复水对马铃薯块茎膨大期碳氮物质转运影响的生理机制,采用盆栽控水法研究了干旱胁迫、旱后复水过程中马铃薯叶片与块茎中碳水化合物、氮素同化物以及碳氮转运相关酶活性的变化规律。结果表明:干旱胁迫下马铃薯叶片蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性显著增强,增幅为 54.9%,可溶性糖与蔗糖含量显著增加,分别增加 84%、25%;块茎蔗糖与淀粉含量显著下降,分别降低 25%、11.8%。复水后叶片可溶性糖含量变化较小,叶片 SPS 活性仍保持较高水平;块茎中蔗糖合成酶(SS)活性下降 6.25%($P<0.05$),蔗糖与淀粉含量分别增加 21.8%、29.8%。干旱胁迫下马铃薯叶片中硝酸还原酶(NR)活性下降 49.3%,谷氨酰胺合成酶(GS)活性与对照差异不显著,叶片游离氨基酸与可溶性蛋白质含量分别降低 29.4%、38.4%,全氮含量降低 13%;块茎中游离氨基酸与可溶性蛋白质含量增加 16.8%、270.9%。复水后叶片中 NR 与 GS 活性高出对照 3.5%、12.1%,叶片游离氨基酸、可溶性蛋白质以及全氮含量仍保持较低水平;块茎游离氨基酸、可溶性蛋白含量较高,增幅分别为 24.6%、178.4%,全氮含量增加,与对照差异不显著。说明干旱胁迫显著阻碍了马铃薯碳水化合物与氮素同化物的合成与转运,使马铃薯叶片碳水化合物积累,但干旱促进了氮素向块茎转运,块茎中的碳氮比下降;复水后马铃薯植株能够快速修复干旱胁迫造成的损伤,表现为块茎中淀粉含量增多,块茎碳氮比增加。

关键词:干旱胁迫;复水;马铃薯;块茎膨大期;碳氮转运;碳氮平衡

中图分类号:S532 **文献标志码**:A

Effects of drought stress and rehydration on carbon and nitrogen translocation in potato tuber swelling stage

QIAO Huan-huan[1,2], LI Hong-bing[2], ZHENG Tai-bo[3], DENG Xi-ping[2]

(1.*College of Life Science*, *Northwest A & F University*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100;
2. *State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau*, *Institute of Soil and Water Conservation*, *Northwest A & F University*, *Yangling*, *Shaanxi* 712100;
3. *The Institute of Yanan Agricultural Science and Technology*, *Yanan*, *Shaanxi* 716000)

Abstract: To explore the physiological mechanism of carbon and nitrogen transport in potato tuber swelling stage to the drought stress and rehydration treatment, using potted plant experiment to study the changes of carbohydrates, nitrogen assimilates, and enzyme activity in potato leaves and tubers during drought stress and rehydration after drought. The results indicated that the activity of sucrose phosphate synthase (SPS) in potato leaves increased by 54.9%, and the contents of soluble sugar and sucrose increased by 84% and 25%, respectively during drought stress; the content of sucrose and starch in tuber decreased by 25% and 11.8%, respectively. After rehydration, the content of soluble sugar in leaves changed slightly, and the activity of SPS in leaves remained high; the sucrose

收稿日期:2018-11-01 **修回日期**:2018-12-26

基金项目:国家自然科学基金项目(51479189);国家重点基础研究发展计划(2015CB150402);国家“十二五”科技支撑计划课题(2015BAD22B01)

作者简介:乔焕焕(1993-),女,陕西榆林人,硕士,研究方向为植物水分与抗旱分子生物学。E-mail:huanhqiao@163.com

通信作者:李红兵(1973-),男,陕西扶风人,博士,副研究员,研究方向为植物抗逆的生理和分子机理。E-mail:lhb_7381@nwsuaf.edu.cn
邓西平(1959-),男,陕西西安人,博士,研究员,研究方向为植物水分生理。E-mail:dengxp@ms.iswc.ac.cn

synthase (SS) activity in tubers decreased by 6.25%, sucrose and starch content increased by 21.8% and 29.8%, respectively. Under drought stress, the activity of nitrate reductase (NR) in potato leaves decreased by 49.3%, while the activity of glutamine synthase (GS) was not significantly different from that of control. The content of free amino acid, soluble protein, and total nitrogen in potato leaves decreased by 29.4%, 38.4%, and 13%, respectively. The content of free amino acid and soluble protein in tubers increased by 16.8% and 270.9%, respectively. After rehydration, the activities of NR and GS in leaves were significantly higher than those in the control by 3.5% and 12.1%. The contents of free amino acids, soluble proteins, and total nitrogen in leaves remained low. The contents of free amino acids and soluble proteins in tubers increased by 24.6% and 178.4%, respectively, with no significant difference from those in the control. The results showed that drought stress significantly hindered the synthesis and transport of carbohydrates and nitrogen assimilates in potato leaves, and accumulated carbohydrates in potato leaves, but, drought stress promoted the transport of nitrogen to tubers, and decreased the ratio of carbon to nitrogen in tubers. The potato plants could quickly repair the damage caused by drought stress after rehydration, which showed that starch content in tubers increased and the ratio of carbon to nitrogen in tubers increased.

Keywords: drought stress; rehydration; tuber swelling period; carbon and nitrogen translocation; C/N

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)栽培面积广,是世界上非常重要的粮食作物之一。马铃薯是我国第四大主要粮食作物。马铃薯通常种植于降雨量不稳定的干旱和半干旱地区,而马铃薯是典型的喜湿作物,其根系较浅,对水分亏缺非常敏感,因而其生长与生产力非常容易受到水分胁迫的影响[1]。马铃薯生长周期中,块茎膨大期是块茎增长最为关键的时期,此时的耗水量占全生育期的 45%~50% 以上,是全生育期中需水量最多的时期,也是对水分最为敏感的时期[2]。研究发现,马铃薯块茎形成期缺水,茎叶生长受到限制,根系的伸展受阻,降低马铃薯单株块茎数[3]。

自然条件下的植物经常处于干湿交替循环变化的环境中[1]。植物对干旱胁迫的抵抗能力和旱后复水的快速恢复能力是植物抗旱能力的表现,其中旱后复水的恢复能力在植物抗旱中的意义也非常重要,因为旱后复水经常使植物的生理生态功能得到一定程度的恢复[4]。近年来关于干旱胁迫及旱后复水处理影响植物碳氮物质含量及其关键酶活性的研究受到关注。如干旱胁迫影响烟草光合作用,导致烟叶早衰,复水能缓解干旱胁迫导致的烟叶早衰;干旱胁迫使烟叶碳氮代谢关键酶(硝酸还原酶、转化酶和淀粉酶)活性减弱,而复水在一定程度上能恢复淀粉酶活性[5]。陈朝应[6]等研究发现,干旱胁迫导致烤烟总糖与淀粉含量降低,碳代谢过程受到抑制,但总氮与烟碱含量呈增加趋势,氮代谢增强,碳氮失衡;复水后,碳氮化合物含量都发生了相应变化,烤烟碳氮失衡状况有所缓和。另外,有研究表明,干旱胁迫导致玉米碳氮比失衡,但复水后碳氮比并没有快速恢复到正常水平,而是持续了较长时间,恢复速度较慢[7]。

目前对马铃薯的研究多关注干旱胁迫与复水[8-9]、激素[10]、氮素[11]等处理对马铃薯不同生育期生长发育及生理代谢等的影响,而干旱胁迫尤其是旱后复水对马铃薯块茎膨大期碳氮转运的影响鲜有报道。本研究以冀张薯 8 号马铃薯组培苗为材料,通过盆栽控水试验,研究干旱胁迫和复水对马铃薯碳氮转运过程中碳氮物质含量及其代谢过程中关键酶活性的影响,以期揭示马铃薯叶片和块茎中碳氮物质转运对干旱复水的响应机制,为干旱半干旱地区马铃薯高产栽培提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试材料

供试马铃薯为陕北普遍种植的品种冀张薯 8 号,由延安市农科所薯类研究组提供;供试土壤为陕北黄绵土。

1.2　试验设计

于 2017 年在西北农林科技大学水土保持研究所干旱大厅气候室内进行盆栽试验。土壤含有机质 3 g·kg^{-1}、全氮 0.2 g·kg^{-1}、全磷 0.59 g·kg^{-1}、全钾 18.7 g·kg^{-1}、速效磷 4 mg·kg^{-1}、速效钾 175.8 mg·kg^{-1}。盆钵上径 32 cm,底径 22 cm,高 27 cm,每盆装土 10 kg ,每盆土中分别施尿素 6.42 g(纯氮 0.3 g·kg^{-1}),硫酸钾 5.55 g(K_2O 0.3 g·kg^{-1}),过磷酸钙5.47 g($P_2O_5$0.2 g·kg^{-1}),土壤经自然风干、过筛后装盆。供试组培苗于 3 月 23 日在玻璃瓶中继代培养,置于人工培养室,每天光周期为光/暗:14 h/10 h,光照强度 750 μmol·m^{-2}·s^{-1},昼夜温度为 20℃/18℃;4 月 12 日开始于纸杯中炼苗,置于人工

气候室培养,培养条件同上;5 月 9 日挑选长势一致的健壮苗移栽于盆钵中,每盆一株。移栽一周后,每盆覆土 1 kg,现花蕾时,为防止马铃薯匍匐茎露出地面而影响马铃薯正常生长发育,每盆再覆土 2 kg。

试验设干旱、干旱-复水和正常供水 3 个处理,干旱与干旱-复水各设置 10 个重复,正常供水 30 个重复,共 50 盆。土壤水分设两个水平:正常供水的土壤含水量为土壤最大田间持水量(净含水量为 22%)的 80%;干旱胁迫的土壤含水量为土壤最大田间持水量的 40%。待植株开花一周时(6 月 24 日,马铃薯块茎膨大期)开始试验处理(开花数量达 70%),盆栽称重法控制土壤含水量,每天 18∶00 左右补水。

试验于 7 月 1 日开始采样,取样时间为上午 10∶00 左右。取样时取每株第三或第四功能叶,立即于液氮冷冻后,-80℃冰箱中保存;将块茎挖出,清洗干净,切成小块,同样于液氮中冷冻后,存于-80℃冰箱中,用于测定可溶性糖、淀粉、可溶性蛋白等物质含量及酶活性,取样时间见表 1。

表 1 试验设计与取样时间

Table 1 Design and sampling time of experiment

试验处理 Treatment	取样时间 Sampling time/d		
	0	7	8
对照组 Control group	取样 Sampling	取样 Sampling	取样 Sampling
干旱胁迫 Drought stress	-	取样 Sampling	-
旱后复水 Rehydration	-	-	取样 Sampling

1.3 碳素代谢相关指标

淀粉与可溶性糖的测定采用蒽酮比色法[12];蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性酶液的提取参考王文静[13]的方法,测定过程参照於新建[14]和 Wardlaw 等[15]的方法。

1.4 氮素代谢相关指标

游离氨基酸测定采用茚三酮显色法;可溶性蛋白测定采用考马斯亮蓝法;全氮测定采用凯氏定氮法,参照《土壤农化分析》[16]测定;硝酸还原酶采用磺胺比色法,参照高俊凤[12]测定方法。

谷氨酰胺合成酶测定:称取植物材料 0.1 g 鲜样于研钵中,加 0.3 mL 提取缓冲液 (0.05 mol · L^{-1} Tris-HCl, pH8.0, 2 mmol · L^{-1} DTT, 2 mmol · L^{-1} Mg^{2+}, 0.4 mol · L^{-1}蔗糖),置冰浴上研磨匀浆,转移于离心管中,4℃下 15 000 g 离心 20 min,上清液即为粗酶液。吸取 0.125 mL 反应混合液 B(反应液 A 的成分再加入 80 mmol · L^{-1}盐酸羟胺,pH 7.4),加入 0.05 mL 粗酶液和 0.05 mL ATP 溶液,混匀,37℃下水浴保温 30 min,加入 0.07 mL 显色剂(0.2 mol · L^{-1} TCA, 0.37 mol · L^{-1} $FeCl_3$, 0.6 mol · L^{-1} HCl),摇匀并放置 5 min 后,于 5 000 g 离心 10 min,取上清液测定 540 nm 处的吸光值,以加入 0.125 ml 反应混合液 A(0.1 mol · L^{-1} Tris-HCl 缓冲液, pH7.4, 80 mmol · L^{-1} Mg^{2+}, 20 mmol · L^{-1}谷氨酸钠盐, 20 mmol · L^{-1}半胱氨酸, 2 mmol · L^{-1} EDTA)的为对照。

1.5 数据处理

所有指标测定均设 3 次生物学重复,计算平均值和标准误差。数据处理采用 Excel 2013 软件整理,SPSS 16.0 进行数据统计分析,应用 Duncan 多重对比法分析数据,$P<0.05$ 的统计检验是差异显著的,运用 SigmaPlot 12.0 软件制图。

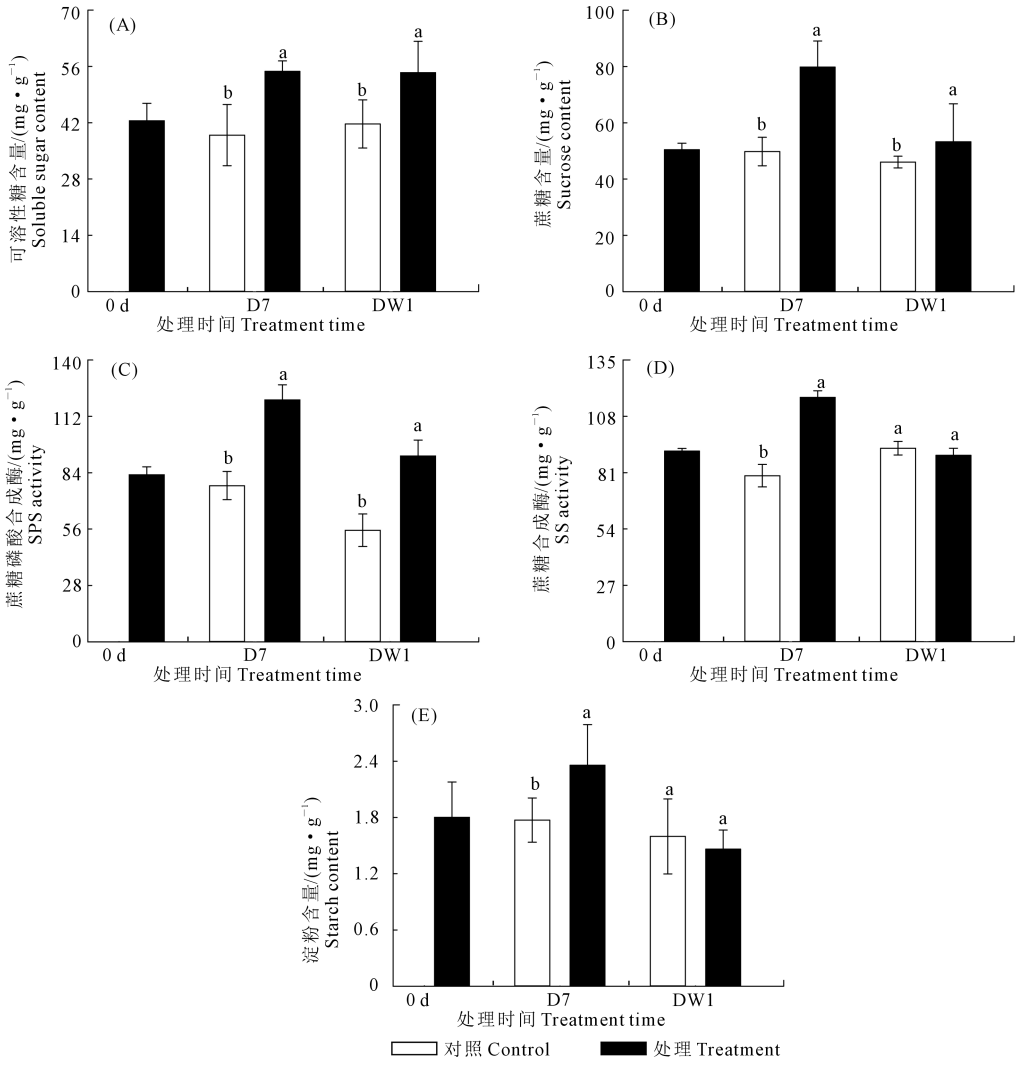
2 结果与分析

2.1 干旱胁迫与旱后复水对马铃薯块茎膨大期碳水化合物积累与分配的影响

2.1.1 干旱胁迫与复水对马铃薯叶片中碳水化合物积累与分配的影响 由图 1A 可知,干旱胁迫后马铃薯叶片中可溶性糖含量显著高于对照,复水后叶片可溶性糖含量仍保持较高水平,未恢复至正常水平。蔗糖是主要的可溶性糖,水分胁迫对源叶中蔗糖含量的影响非常显著。图 1B 表明,无论是干旱胁迫还是解除干旱胁迫,蔗糖含量均显著高于对照水平,但复水后蔗糖含量较干旱条件下有所下降。蔗糖磷酸合成酶(SPS)存在于植物细胞质,主要参与蔗糖合成。由图 1C 可知,干旱胁迫与复水条件下,马铃薯叶片中 SPS 活性均显著高于对照,复水后 SPS 活性仍高于对照,这与蔗糖的变化相一致。

蔗糖合成酶(SS)既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解,是一种可逆酶,但通常认为 SS 主要起分解蔗糖的作用[18]。由图 1D 可知,干旱胁迫后 SS 活性较对照显著升高,复水后与对照差异不显著。叶片淀粉含量在干旱胁迫下显著升高(图 1E),在干旱胁迫解除后,淀粉含量却显著降低。

2.1.2 干旱胁迫与复水对马铃薯块茎中碳水化合物积累与分配的影响 块茎中可溶性糖含量不仅反映源端光合同化物的供应能力,也可反映库端对光合同化物的转化利用能力。图 2A 表明,马铃薯受到干旱胁迫时,块茎中可溶性糖含量高于对照水平,恢复正常土壤水分状况后,马铃薯块茎中可溶性糖含量仍保持较高水平。



注:0 d:处理前;D7:干旱胁迫 7 d;DW1:干旱胁迫 7 d 后复水 1 d;不同字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: 0d: before the treatment; D7: drought stress for 7 days; DW1: rehydration for 1 day after drought stress of 7 days; Different letters indicate significant difference between different treatments ($P<0.05$). The same below.

图 1　干旱胁迫及复水对马铃薯叶片中蔗糖磷酸合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)活性、可溶性糖、蔗糖及淀粉含量的影响

Fig.1　Effects of drought stress and rehydration on sucrose phosphate synthase (SPS) activity, sucrose synthase (SS) activity, soluble sugar, sucrose, and starch content of leaves in potato

干旱胁迫下块茎中 SS 与 SPS 活性均显著增强(图 2B 和图 2C),但 SS 活性高于 SPS,蔗糖的降解速度大于合成速度,因而 SS 活性增强加快了蔗糖的降解,蔗糖含量显著降低(图 2D)。淀粉含量是碳水化合物积累的重要指标之一,干旱胁迫后淀粉含量呈显著下降趋势(图 2E)。复水后,SS 与 SPS 活性迅速下降,但蔗糖含量显著增多,淀粉含量也相应增加。

2.2　干旱胁迫与旱后复水对马铃薯块茎膨大期氮素同化物积累与分配的影响

2.2.1　*干旱胁迫与复水对马铃薯叶片中氮素同化物积累与分配的影响*　图 3A 表明,干旱胁迫后马铃薯叶片硝酸还原酶(NR)活性显著降低,复水后 NR 活性与对照差异不显著。图 3B 显示,干旱胁迫下叶片谷氨酰胺合成酶(GS)活性与对照差异不显著,复水后 GS 活性显著高于对照水平。图 3C 和图 3D 显示,干旱胁迫条件下,叶片中游离氨基酸与可溶性蛋白含量均显著低于对照水平,全氮含量也呈相同趋势(图 3E),复水后游离氨基酸、可溶性蛋白以及全氮含量均仍保持较低水平,显著低于对照。

2.2.2　*干旱胁迫与复水对马铃薯块茎中氮素同化物积累与分配的影响*　图 4A、图 4B 表明,块茎中游离氨基酸与可溶性蛋白含量在干旱胁迫下均显著高于对照;由图 4C 可知,干旱胁迫下块茎中全氮含量也显著高于对照,复水后全氮含量与对照差异不显著,而可溶性蛋白质与游离氨基酸含量仍显著高于

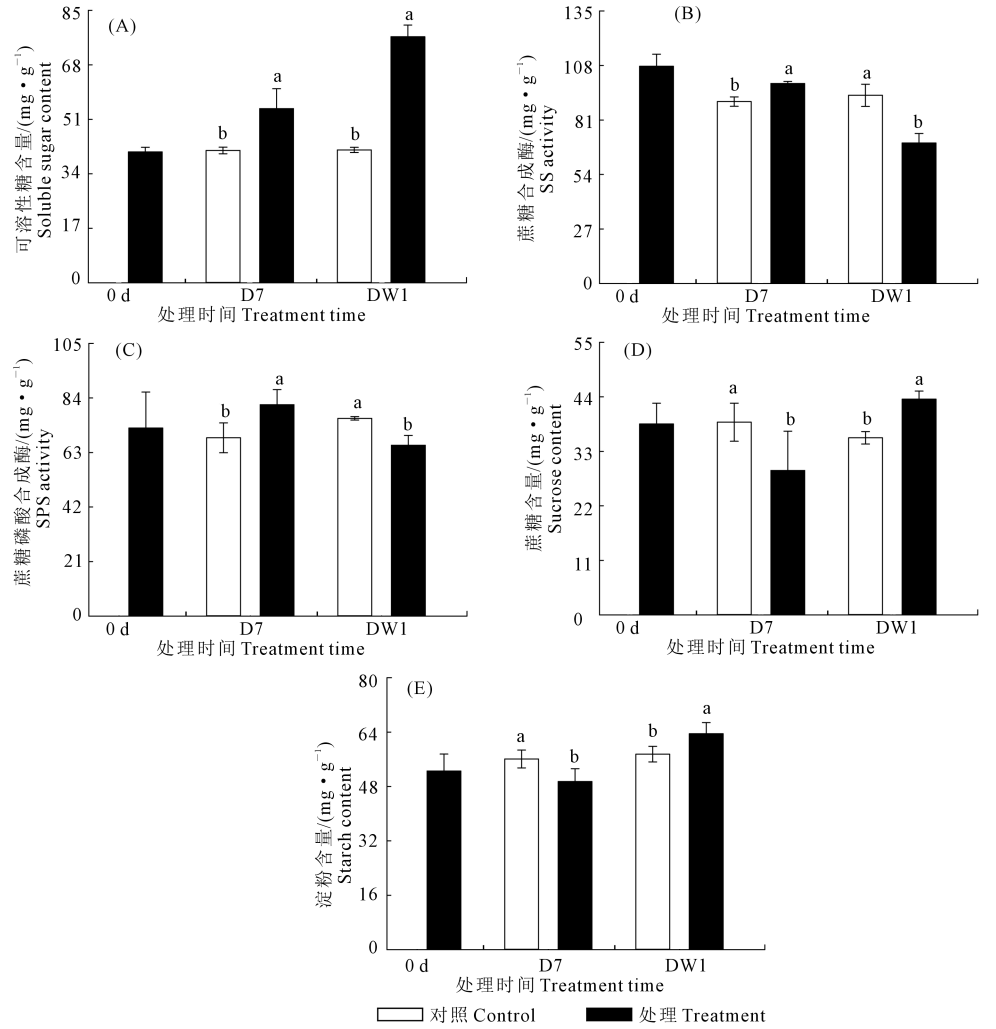


图 2 干旱及复水对马铃薯块茎中蔗糖磷酸合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)活性、可溶性糖、蔗糖及淀粉含量的影响

Fig.2 Effects of drought stress and rehydration on sucrose phosphate synthase (SPS) activity, sucrose synthase (SS) activity, soluble sugar, sucrose, and starch content of tuber in potato tuber

对照。表明干旱胁迫促进马铃薯块茎中氮素同化物的合成与积累,复水后对氮素同化物的合成与分配影响较小。

2.3 干旱胁迫与复水对马铃薯叶片和块茎中碳氮平衡的影响

以可溶性糖及淀粉含量之和与全氮含量的比值表示碳氮比。由图 5A 中可知,干旱胁迫下马铃薯叶片中碳氮比增加,复水后仍保持较高水平;块茎中碳氮比在干旱胁迫后显著下降,复水后可迅速恢复正常水平,并显著高于对照(图 5B)。表明马铃薯在干旱胁迫与复水过程中影响了碳水化合物与氮素同化物的合成与分配,使碳氮比发生改变。

3 讨 论

3.1 干旱胁迫及复水对马铃薯碳水化合物转运的影响

植物生长发育与碳水化合物的转运紧密相关,光合作用产生的碳水化合物为植物新陈代谢提供能量来源,同时碳水化合物参与植物源组织和库组织间的调控与分配[17-18]。研究认为非结构性碳水化合物是植物碳水化合物在生产过剩时积累的暂时储存物质[19],包含蔗糖、果糖及淀粉等[20]。而干旱胁迫将干扰碳水化合物的合成、积累与转运过程。

可溶性糖在一定程度上可反映植物受逆境胁迫的程度。本研究发现,水分胁迫下马铃薯叶片中可溶性糖含量显著增加,同时块茎中可溶性糖也大量积累,表明此时马铃薯受干旱胁迫的程度较为严重,而且干旱胁迫促进了可溶性糖从叶片向块茎中转运,参与细胞渗透调节过程,防止细胞大量脱水。另外,干旱胁迫后马铃薯叶片 SPS 活性高于 SS,蔗糖合成速率大于降解速率,蔗糖大量积累,但块茎中蔗糖含量显著降低。表明干旱胁迫后,马铃薯叶片中合成的蔗糖主要积累于叶片中,同时,干旱胁迫下马铃薯叶片中淀粉发生积累,块茎中淀粉的合

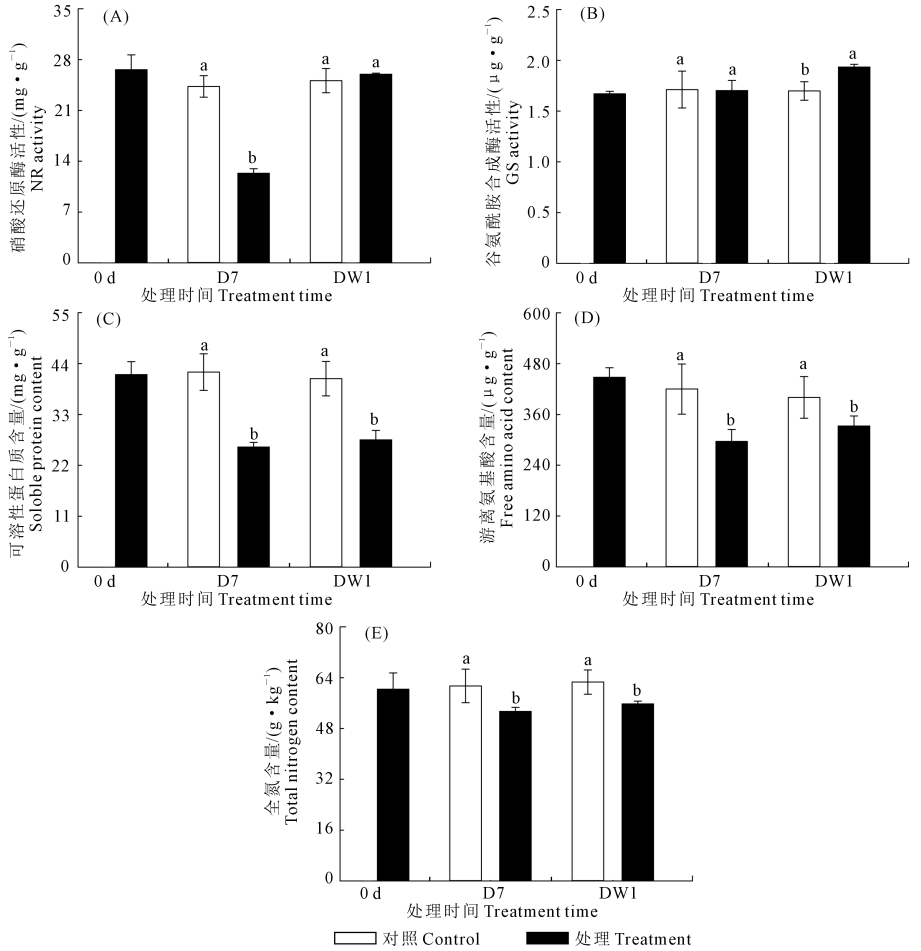


图 3　干旱胁迫及复水对马铃薯叶片中硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性、可溶性蛋白质、游离氨基酸以及全氮含量的影响

Fig.3　Effects of drought stress and rehydration on nitrate reductase and glutamine synthesis (GS) activity, soluble protein, free amino acid and total nitrogen content of leaves in potato tuber swelling stage

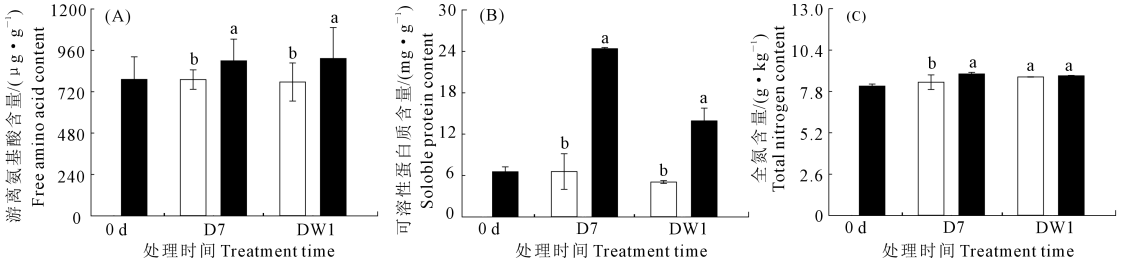


图 4　干旱胁迫及复水对马铃薯块茎中可溶性蛋白、游离氨基酸以及全氮含量的影响

Fig.4　Effects of drought stress and rehydration on soluble protein content, free amino acid content, and total nitrogen content in tuber of potato tuber

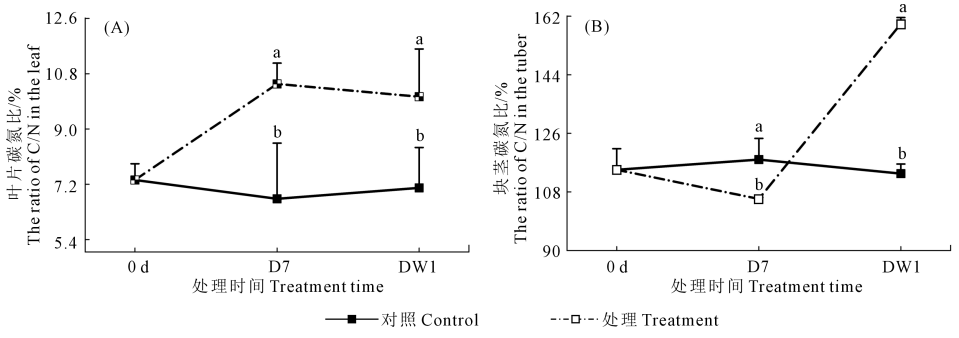


图 5　干旱胁迫及复水对马铃薯叶片与块茎中碳氮比的影响

Fig.5　Effects of drought stress and rehydration on the ratio of C/N of leaves and tuber of potato

成却受到制约,说明干旱胁迫显著阻碍了马铃薯叶片中碳水化合物向块茎转运,影响了碳水化合物转运过程相关酶的活性,这与 Zrenner R 等[21]对菠菜的研究结果一致。复水后,叶片与块茎中可溶性糖含量仍保持较高水平,这可能与复水时间较短有关,可溶性糖的合成与转运尚未恢复正常水平。而叶片 SPS 活性显著增强,促进了叶片中蔗糖的合成与转运,此时块茎中蔗糖含量也迅速增加,充分说明旱后复水恢复了碳水化合物从叶片向块茎的转运。在蔗糖充分供应的前提下,块茎中 SS 活性显著增强,淀粉的合成得以恢复,淀粉快速积累。由此表明,干旱胁迫后复水能够在一定程度上恢复马铃薯碳水化合物从叶片向块茎的转运,修复干旱胁迫对马铃薯植株造成的损伤,保障了马铃薯植株碳水化合物转运过程正常运行。

3.2 干旱胁迫及复水对马铃薯氮素同化物转运的影响

氮素在植物生命活动中发挥重要作用[22]。植物主要通过根系吸收土壤氮素中的无机氮。而叶片是植物氮同化的主要部位,植物同化氮素主要是经由硝酸还原酶(NR)与谷氨酰胺合成酶(GS)等关键酶进行。随后将同化后的物质转运到植株的各个部位,参与生长代谢过程[23-25]。植物处于逆境胁迫时氮素转运同样会发生较大的改变[26]。

NR 是植物体内氮素同化过程的第一个诱导酶,也是限速酶,其活性高低可反映马铃薯氮素利用效率。本研究中,干旱胁迫导致叶片蒸腾拉力减慢,减弱了马铃薯根部对 NO_3^- 的吸收能力以及向叶片的转运能力[27-28],马铃薯叶片 NR 活性在干旱胁迫条件下显著降低,表明干旱胁迫显著减弱了马铃薯叶片 NR 对 NO_3^- 的还原能力,而此时叶片 GS 活性与对照差异不显著。但曹让等[29]研究表明,干旱胁迫使棉花 NR 与 GS 活性均显著下降,表现出协同作用,与本试验结论不同,其原因可能是干旱胁迫加强了叶片光呼吸作用,造成 NH_4^+ 的积累,也可能是干旱胁迫条件下,植物体内渗透物质含量升高以维持细胞正常膨压,如脯氨酸等渗透物质的合成依赖 GS 活性[30]。

高等植物从土壤吸收的氮在叶肉细胞中同化后,用于叶片蛋白质的合成或以氨基酸的形式通过韧皮部输送到库组织[31]。研究发现,土壤干旱使叶片内氨基酸合成受阻,进而影响叶片中蛋白质的合成。此外,干旱胁迫下蛋白质水解是植株适应环境的一个重要的代谢变化,释放的氨基酸向块茎转运,合成新的蛋白质,同时某些特定的蛋白也可能被激活[32-33],因而块茎中氮素同化物含量均显著增加。说明干旱胁迫促进马铃薯叶片氮素向块茎重新分配,以适应干旱胁迫环境。

复水后,马铃薯叶片 GS 与 NR 活性均显著增强,表明复水恢复了马铃薯根部对硝态氮的吸收能力,随着底物浓度(NO_3^-)增加, NR 与 GS 活性得以迅速增强。但叶片内氮素同化物含量仍保持较低水平。块茎中的氮素同化物含量仍较高,而全氮含量与对照无显著差异。这说明复水后虽然恢复了氮素的吸收与同化能力,但氮素同化物的合成与转运尚未恢复正常水平,可能是复水时间较短所致。

3.3 干旱胁迫及复水对马铃薯碳氮平衡的影响

全球环境的改变导致陆地生态系统的结构和功能发生变化,而植物的碳氮营养及其分配对环境变化的调节作用是其最为重要的过程之一[34-35]。其中碳氮平衡对作物生长代谢的调控发挥重要作用[36]。而碳氮比可反映植株碳氮转运协调程度[37]。但水分亏缺会显著影响植株体内碳氮转运过程,进而影响到氮素同化物和碳水化合物的组分平衡。

Chen 等[38]对高粱进行干旱胁迫处理后,发现高粱叶片中碳氮比增加。本研究经干旱胁迫处理后,马铃薯植株碳水化合物与氮素同化物的合成与转运均受到显著影响,表现为可溶性糖在叶片中大量合成,而氮素同化物的积累减少,块茎中淀粉的合成受阻,全氮含量却增加,导致马铃薯叶片与块茎碳氮失衡,叶片碳氮比增加,这与上述研究结果一致。叶片碳氮比增加的原因:一方面在于干旱胁迫下碳水化合物由于转运不畅而大量积累,而且碳素转运过程需要氮素转运途径提供相应的氨基酸,用以合成光合作用有关的蛋白质;另一方面在于干旱胁迫降低了叶片中氮素的积累与同化,导致氮素同化物积累不足。同时,马铃薯块茎中碳氮比下降原因在于:块茎中氮素的同化增强,需要碳水化合物转运过程提供能量,导致能量消耗过大,同时消耗大量光合产物,使块茎中碳水化合物供应不足,碳氮失衡,可能是淀粉贮存含量下降的原因之一。

复水后马铃薯叶片中碳氮比仍保持较高水平,但复水对马铃薯块茎碳氮比影响非常显著。这是因为复水恢复了碳水化合物的合成与转运,块茎中的淀粉大量积累,进而使干旱胁迫导致的低水平的碳氮比迅速升高。另外,由上述可知,复水恢复了氮素的吸收与同化能力,且全氮含量已恢复正常水平,表明旱后复水在某种程度上恢复了马铃薯碳水化合物与氮素同化物的合成、分配及转运过程,修复了干旱胁迫对植物造成的损伤。但是,可能由于

复水处理时间较短,氮素同化物在复水后的变化并不显著,所以,后期试验可以适当延长复水后取样时间,以期对碳氮转运在复水后修复过程中的作用有更加深入地了解。

4　结　论

研究发现,干旱胁迫下马铃薯叶片蔗糖与淀粉进行积累,块茎中淀粉含量降低,淀粉合成受到制约,复水后,叶片 SPS 活性显著增强,叶片蔗糖的合成与转运过程得以恢复,促进块茎蔗糖含量增加,在蔗糖充分供应的前提下,块茎淀粉迅速积累。由此表明,干旱胁迫显著阻碍了马铃薯叶片中碳水化合物向块茎转运,复水后能够在一定程度上恢复马铃薯碳水化合物从叶片向块茎的转运,修复干旱胁迫对马铃薯植株造成的损伤,保障了马铃薯植株碳水化合物转运过程正常运行。

另外,干旱胁迫下马铃薯叶片 NR 活性降低,使叶片中氮素还原过程受阻,叶片游离氨基酸、可溶性蛋白质与全氮含量均显著降低,而块茎中游离氨基酸与可溶性蛋白质含量增加,说明干旱胁迫促进马铃薯叶片氮素向块茎重新分配。复水后叶片中 NR 与 GS 活性显著增强,而叶片游离氨基酸、可溶性蛋白质以及全氮含量仍保持较低水平,块茎游离氨基酸、可溶性蛋白含量较高。表明旱后复水虽然恢复了氮素的吸收与同化能力,但氮素同化物的合成与转运尚未恢复正常水平,这可能是复水时间较短所致。

由此表明,干旱胁迫下马铃薯叶片可溶性糖积累,氮素同化物减少积累,而块茎中呈相反现象,因而马铃薯叶片与块茎中碳氮失衡,叶片碳氮比增加,块茎碳氮比降低。复水后,上述情况均得到一定程度的缓解,表现为块茎碳氮比增加。因此,旱后复水可在一定程度上修复干旱胁迫造成的损伤。

参 考 文 献:

[1] Xu Z, Zhou G, Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering [J]. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(6):649-654.

[2] Fabeiro C, Olalla F M D S, Juan J A D. Yield and size of deficit irrigated potatoes [J]. Agricultural Water Management, 2001, 48(3): 255-266.

[3] Shock C C, Zalewski J C, Stieber T D, et al. Impact of early-season water deficits on Russet Burbank plant development, tuber yield and quality [J]. American Potato Journal, 1992, 69(12):793-803.

[4] 曹丹, 陈道钳, 吴茜, 等. 复水对旱后不同玉米品种植株生长恢复能力及其生理响应特性的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(6): 1222-1228.

[5] 徐宇航, 王守华, 张念, 等. 烤烟成熟期控水对烟叶碳氮代谢关键酶活的影响 [J]. 中国农学通报, 2013, 29(13):95-99.

[6] 陈朝应, 顾怀胜, 徐宇航, 等. 烤烟成熟期控水对烟叶主要碳氮化合物含量的影响 [J]. 中国农学通报, 2013, 29(13):163-167.

[7] 熊炳霖, 王仕稳, 王鑫月, 等. 干旱胁迫下氮肥对玉米叶片衰老影响及与碳氮平衡的关系 [J]. 玉米科学, 2016, 24(3):138-146.

[8] 刘素军, 蒙美莲, 陈有君, 等. 水分胁迫下马铃薯叶片光合特性的变化及其响应机制研究 [J]. 西北农林科技大学(自然科学版), 2018, 8(46):29-30.

[9] 刘素军, 孟丽丽, 蒙美莲, 等. 马铃薯对块茎形成期水分胁迫及胁迫后复水的生理响应研究 [J]. 灌溉排水学报, 2015, 34(10): 45-51.

[10] 张倩倩, 贾慧, 贺学勤, 等. 硝普纳对干旱、复水循环状态下不同马铃薯品种光合特性的影响 [J]. 核农学报, 2017, 31(11): 147-154.

[11] 魏峭嵘, 曹敏建, 石瑛, 等. 氮素水平对马铃薯全生育期光合特性及产量的影响[J]. 基因组学与应用生物学, 2017, 36(1): 324-330.

[12] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京:高等教育出版社, 2006.

[13] 王文静. 不同穗型冬小麦籽粒灌浆期源库强度及其与淀粉积累的关系 [J]. 作物学报, 2004, 30(9):916-921.

[14] 於新建.蔗糖合成酶与蔗糖磷酸合成酶活性的测定.植物生理学实验手册 [M].上海:上海科学技术出版社,1985.

[15] Wardlaw I F, Willenbrink J. Carbohydrate storage and mobilisation by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase [J]. Functional Plant Biology, 1994, 21(3):255-271.

[16] 鲍士旦.土壤农化分析[M].北京:中国农业出版社,2000.

[17] Osorio S, Ruan Y L, Fernie A R. An update on source-to-sink carbon partitioning in tomato [J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5 (516):516-616.

[18] Zhang Y,Sun F,Fettke J,et al. Heterologous expression of AtPAP2 in transgenic potato influences carbon metabolism and tuber development. [J]. Febs Letters, 2014, 588(20):3726-3731.

[19] Kozlowski T T. Carbohydrate Sources and Sinks in Woody Plants [J]. Botanical Review, 1992, 58(2):107-222.

[20] Hoch G, Popp M, Körner C. Altitudinal increase of mobile carbon pools in pinus cembra suggests sink limitation of growth at the swiss treeline[J]. Oikos, 2002, 98(3):361-374.

[21] Zrenner R, Stitt M. Comparison of the effect of rapidly and gradually developing water-stress on carbohydrate metabolism in spinach leaves [J]. Plant Cell & Environment, 1991, 14(9):939-946.

[22] 李灿东, 郭泰, 王志新,等. 叶面不同施氮量对大豆氮素吸收与分配的影响[J]. 核农学报, 2015, 29(3):557-562.

[23] 王志强,王春丽,王同朝,等.钙离子对盐胁迫小麦幼苗氮代谢的影响[J].生态学报,2009, 29(8):4339-4345.

[24] 李建勇, 龚继明. 植物硝酸根信号感受与传导途径[J]. 植物生理学报, 2011, 47(2):111-118.

[25] 张合琼, 张汉马, 梁永书, 等. 植物硝酸盐转运蛋白研究进展[J]. 植物生理学报, 2016,52(2):141-149.

[26] Ramanjulu S,Sudhakar C.Drought tolerance is partly related to amino acid accumulation and ammonia assimilation: A comparative study in two mulberry genotypes differing in drought sensitivity [J]. Journal of Plant Physiology, 1997, 150 (3):345-350.

[27] Robredo A, Pérez-López U, Maza H S D L, et al. Elevated CO_2, alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthe-

sis [J]. Environmental & Experimental Botany, 2007, 59(3): 252-263.
[28] Robredo A, Pérez-López U, Miranda-Apodaca J, et al. Elevated CO_2, reduces the drought effect on nitrogen metabolism in barley plants during drought and subsequent recovery [J]. Environmental & Experimental Botany, 2011, 71(3):399-408.
[29] 曹让,梁宗锁,吴洁云,等.干旱胁迫及复水对棉花叶片氮代谢的影响[J]. 核农学报, 2013, 27(2):231-239.
[30] Hodges M. Enzyme redundancy and the importance of 2- oxoglutarate in plant ammonium assimilation [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 123(3):817-824.
[31] Fernandes M S, Rossiello R O P. Mineral Nitrogen in Plant Physiology and Plant Nutrition [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 1995, 14(2):111-148.
[32] Guerrero F D, Jones J T, Mullet J E. Turgor-responsive gene transcription and RNA levels increase rapidly when pea shoots are wilted. Sequence and expression of three inducible genes [J]. Plant Molecular Biology 1990,15(15):11-16.
[33] Jones J T, Mullet J E. A salt- and dehydration-inducible pea gene, Cyp15a, encodes a cell-wall protein with sequence similarity to cysteine proteases. [J]. Plant Molecular Biology, 1995, 28(6):1055-1065.
[34] Hyvönen R, Agren G I, Linder S, et al. The likely impact of elevated [CO_2], nitrogen deposition, increased tempera-ture and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review [J]. New Phytologist, 2007, 173(2):463-480.
[35] 许振柱, 周广胜. 植物氮代谢及其环境调节研究进展 [J].应用生态学报, 2004, 15(3):511-516.
[36] 曹蓓蓓, 王仕稳, 齐凌云, 等. 小麦苗期叶片碳氮平衡与低氮诱导的叶片衰老之间的关系 [J]. 麦类作物学报, 2017, 37(5): 673-679.
[37] 高龙梅, 冯美臣, 陈鹏, 等. 不同播期冬小麦茎叶碳氮比的光谱监测 [J]. 麦类作物学报, 2014, 34(6):816-822.
[38] Chen D, Wang S, Xiong B, et al. Carbon/Nitrogen imbalance associated with drought-induced leaf senescence in sorghum bicolor [J]. PlosOne, 2015, 10(8):e0137026.

(上接第 138 页)

[15] 王艳,米国华,陈范骏,等.玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性[J].生态学报,2003,23(2):297-302.
[16] 张定一,张永清,杨武德,等.不同基因型小麦对低氮胁迫的生物学响应[J].作物学报,2006,32(1):1349-1354.
[17] 孙波,廖红,苏彦华,等.土壤-根系-微生物系统中影响氮磷利用的一些关键协同机制的研究进展[J].土壤,2015,47(2):210-219.
[18] Bao X L, Yu J, Liang W J, et al. The interactive effects of elevated ozone and wheat cultivars on soil microbial community composition and metabolic diversity [J]. Applied Soil Ecology, 2015, 87(3): 11-18.
[19] 陈伟,皇甫倩华,孙从建,等.大气 O_3 升高对小麦根际土壤微生物量和氮素转化酶活性的影响[J].土壤通报,2017,48(3):623-630.
[20] 张经廷,刘云鹏,李旭辉,等.夏玉米各器官氮素积累与分配动态及其对氮肥的响应[J].作物学报,2013,39(3):506-514.
[21] 李敏,张洪程,马群,等.不同氮肥群体最高生产力类型粳稻品种的氮素吸收利用特性[J].中国水稻科学,2012,26(2):197-204.
[22] 隋鹏祥,有德宝,安俊朋,等.秸秆还田方式与施氮量对春玉米产量及干物质和氮素积累、转运的影响[J].植物营养与肥料学报,2018,24(2):316-324.
[23] Chen W, Zhang L L, Li X Y, et al. Elevated ozone increases nitrifying and denitrifying enzyme activities in the rhizosphere of wheat after 5 years of fumigation [J]. Plant & Soil,2015,392(1-2):279-288.
[24] 赵钢,唐宇,王安虎.苦荞的成分功能研究与开发应用[J].四川农业大学学报,2001,19(4):355-358.
[25] 张楚,张永清,路之娟,等.苗期耐低氮基因型苦荞的筛选及其评价指标[J].作物学报,2017,43(8):1205-1215.
[26] 鲁如坤.土壤农业化学分析方法[M].北京:中国农业科技出版社,2000:106-109.
[27] 边雪廉,赵文磊,岳中辉,等.土壤酶在农业生态系统碳、氮循环中的作用研究进展[J].中国农学通报,2016,32(4):171-178.
[28] 梁国鹏.施氮水平下土壤呼吸及土壤生化性质的季节性变化[D].北京:中国农业科学院,2016.
[29] 张楚,张永清,路之娟,等.低氮胁迫对不同苦荞品种苗期生长和根系生理特征的影响[J].西北植物学报,2017,37(7):1331-1339.
[30] 白文琴.氮磷钾对苦荞物质积累及产量调控效应的研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2016.
[31] 路之娟,张永清,张楚,等.不同基因型苦荞苗期抗旱性综合评价及指标筛选[J].中国农业科学,2017,50(17):3311-3322.
[32] 李小涵,李富翠,刘金山,等.长期施氮引起的黄土高原旱地土壤不同形态碳变化[J].中国农业科学,2014,47(14):2795-2803.
[33] 崔艳荷,张威,何红波,等.外源氮素添加对森林土壤氨基糖转化的影响[J].生态学杂志,2016,35(4):960-965.
[34] Liang G P, Houssou A A, Wu H J, et al. Seasonal patterns of soil respiration and related soil biochemical properties under nitrogen addition in winter wheat field[J]. PlosOne,2015,10(12):e0144115.
[35] 云鹏,高翔,陈磊,等.冬小麦-夏玉米轮作体系中不同施氮水平对玉米生长及其根际土壤氮的影响[J].植物营养与肥料学报,2010,16(3):567-574.
[36] 屈佳伟,高聚林,于晓芳,等.不同氮效率玉米品种对土壤硝态氮时空分布及农田氮素平衡的影响[J].作物学报,2018,44(5): 737-749.
[37] 王启兰,曹广民,王长庭.放牧对小嵩草草甸土壤酶活性及土壤环境因素的影响[J].植物营养与肥料学报,2007,13(5):856-864.
[38] Zhang W, Liang C, Jenny K K, et al. Differentiating the mineralization dynamics of the originally present and newly synthesized amino acids in soil amended with available carbon and nitrogen substrates [J]. Soil Biology & Biochemistry,2015,85:162-169.
[39] Wu H H, Li Q, Lu C Y, et al. Elevated ozone effects on soil nitrogen cycling differ among wheat cultivars: a section of agriculture, ecosystems & environment[J]. Applied Soil Ecology,2016,108:187-194.
[40] 吕凤莲,薛萐,王国梁,等.N 添加对油松幼苗土壤酶活性和微生物生物量的影响[J].生态学杂志,2016,35(2):338-345.
[41] 孙锋,赵灿灿,李江涛,等.与碳氮循环相关的土壤酶活性对施用氮磷肥的响应[J].环境科学学报,2014,34(4):1016-1023.