文章编号:1000-7601(2022)05-0042-10 **doi**:10.7606/j.issn.1000-7601.2022.05.05

越冬前北方不同类型强冬性冬油菜形态及生理响应研究

李 鹏[1,2],马 骊[2],徐 芳[1,2],刘丽君[2],姚彦林[1,2],蒲媛媛[1,2]
王旺田[3],李学才[1,2],方 彦[2],孙万仓[1,2],武军艳[1,2]

(1. 甘肃农业大学农学院,甘肃省油菜工程技术研究中心,甘肃 兰州 730070;
2.省部共建干旱生境作物学国家重点实验室,甘肃 兰州 730070;
3.甘肃农业大学生命科学技术学院,甘肃 兰州 730070)

摘 要:为了研究比较越冬前北方两种不同类型冬油菜的生长特性,于 2020 年 10—11 月选用强冬性白菜型冬油菜和强冬性甘蓝型冬油菜品种,分析其越冬前降温过程中的形态特征、光合特性和渗透调节物质含量变化,并与越冬率进行了相关性分析。结果表明,越冬前随着温度的降低,白菜型冬油菜根冠比增加 164.7%,甘蓝型冬油菜根冠比变化不大,两个品种间差异显著,但二者组织含水量变化为 69%~89%,变化幅度较小。随着温度的降低,白菜型冬油菜和甘蓝型冬油菜的叶面积逐渐减小,下降幅度为 5%~16%,叶绿素 SPAD 值整体呈现增加的趋势;光合速率、蒸腾速率、气孔导度均逐渐下降,降幅为 54%~64%,胞间 CO_2 浓度逐渐上升 19%~29%。叶片和根部的可溶性蛋白、脯氨酸含量均增大,增幅为 26%~91%;叶片可溶性糖含量先增加后降低,根部可溶性糖含量先降低后增加。叶片的钠离子和钾离子含量逐渐降低了 20%~47%,钙离子含量先增加后降低;根部钾离子和钙离子含量先下降后上升;白菜型冬油菜根部钠离子含量呈现出逐渐上升的趋势,甘蓝型冬油菜呈现出先上升后下降的趋势。由此推断白菜型冬油菜陇油 6 号的抗寒性强于甘蓝型冬油菜 2019-QL-GAU-30。

关键词:冬油菜;越冬;白菜型;甘蓝型;形态特征;光合;渗透调节物质
中图分类号:S565.4;Q945.78 **文献标志码**:A

Comparison of morphological and physiological responses of two different species of northern winter rapeseed before overwintering

LI Peng[1,2], MA Li[2], XU Fang[1,2], LIU Lijun[2], YAO Yanlin[1,2], PU Yuanyuan[1,2]
WANG Wangtian[3], LI Xuecai[1,2], FANG Yan[2], SUN Wancang[1,2], WU Junyan[1,2]

(1. *College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Rapeseed Engineering Research Center of Gansu Province, Lanzhou, Gansu* 730070, *China*; 2. *State Key Laboratory of Aridland Crop Science, Lanzhou, Gansu* 730070, *China*; 3. *College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu* 730070, *China*)

Abstract: Two strong winter rapeseed *Brassica rapa* L. and *Brassica napus* varieties were selected from October to November 2020 to study and compare the growth characteristics of two different types of winter rape in northern China before overwintering. Changes in morphological characteristics, photosynthetic characteristics and osmotic regulation characteristics, and correlation analysis with overwintering rate were observed. The results showed that with the decrease of temperature before overwintering, the root-shoot ratio of winter rapeseed *Brassica rapa* L. increased by 164.7%, while the root-shoot ratio of winter rapeseed *Brassica napus* did not change much, and there was a significant difference between the two varieties. The tissue water content of both varieties changed

收稿日期:2021-12-08 **修回日期**:2022-06-10
基金项目:财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系(CARS-12);省部共建干旱生境作物学国家重点实验室(甘肃农业大学)主任基金(No.GSCS-2020-Z1);甘肃省自然科学基金(20JR10RA535)
作者简介:李鹏(1996-),男,甘肃张掖人,硕士研究生,研究方向为作物遗传育种。E-mail:1428863582@qq.com
通信作者:武军艳(1981-),女,甘肃平川人,副教授,博士,主要从事油菜遗传育种研究。E-mail: 94790094@qq.com

slightly, ranging between 69% and 89%. With the decrease of temperature, the leaf area of winter rapeseed *Brassica rapa* L. and winter rapeseed *Brassica napus* gradually decreased by 5%~16%, and the SPAD value of chlorophyll showed an overall increasing trend. The photosynthetic rate, transpiration rate, and stomatal conductance were all gradually decreased by 54%~64%, and the intercellular CO_2concentration gradually increased by 19%~29%. The contents of soluble protein and proline in leaves and roots increased by 26%~91%. The content of soluble sugar in leaves first increased and then decreased, and the content of soluble sugar in roots decreased first and then increased. The content of sodium ion and potassium ion in leaves gradually decreased by 20%~47%, and the content of calcium ion increased first and then decreased. The content of potassium ion and calcium ion in the root first decreased and then increased. *Brassica napus* showed a trend of rising first and then falling. Findings suggest that the cold resistance of winter rapeseed *Brassica rapa* L. Longyou 6 is stronger than that of winter rapeseed *Brassica napus* 2019-QL-GAU-30.

Keywords: winter rapeseed; overwinter; *Brassica rapa* L.; *Brassica napus*; morphological characteristics; photosynthesis; osmotic regulators

油菜作为我国四大油料作物之一,是继水稻、小麦、玉米、大豆之后我国的第五大农作物。最近几年,虽然我国油菜的播种面积和产量均排在世界前列,但是国产的食用油脂依然比较少,在国内消费市场仅占 35%~40%,我国食用植物油的供给一直处于严重短缺的状态[1-3]。我国北方地区冬季寒冷春季干旱,冬季气温在 0℃以下,甚至有时候极端低温[4],低温对油菜造成的伤害已经逐渐成为了农业生产中非常重要的问题,因此对品种的抗寒性要求也越来越高。在北方地区能够安全越冬的冬油菜类型主要是白菜型冬油菜,甘蓝型冬油菜因为其越冬率太低而无法大面积推广种植[5]。但甘蓝型油菜具有抗倒伏、抗旱、产量高等优势,最近几年,随着强冬性甘蓝型冬油菜品种的选育成功,其在北方冬油菜产区部分地区开始种植,但因为其抗寒性还是不如白菜型冬油菜[6],遭遇极端低温天气时无法保证正常越冬,产量不稳定,所以改良甘蓝型冬油菜品种的抗寒性成为北方冬油菜产区重要的育种目标之一[7]。

在外界环境变化时叶片是最先感知的器官,同时又作为光合作用的主要场所,它的形态变化是植物适应环境的基础[8]。在低温胁迫下,植物直立生长相对于匍匐生长更容易受到低温损伤,匍匐生长的油菜在生长过程中会随温度降低生长点逐渐下陷[9],同时植株叶片开始卷曲皱缩,叶面积也开始逐渐减小[10]。低温胁迫下,植物体内会发生一系列生理生化反应,致使各项生理指标发生变化,这些生理指标的变化在一定程度上可以反映植物抗寒性[11]。渗透调节物质的作用主要是参与合成细胞内的有机溶质,这些有机溶质中有许多有机小分子,包括脯氨酸(Pro)、甜菜碱、甘油等,还包括一些可溶性物质,比如可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)等,在植物受到低温的影响后,这些有机小分子能够通过增加细胞的渗透势来降低细胞的冰点,防止由于过度脱水而对细胞造成危害[12-17]。钙离子作为细胞内重要的第二信使,参与了植物对环境信号的应答反应。各种生物或非生物逆境包括病原菌侵染、干旱、盐害、冷害、热害等均能诱导植物细胞质 Ca^{2+}浓度提高[18]。Ca^{2+}通过维持应激状态下的信号转导和细胞结构稳定性来减轻 Na^+的毒性作用[19]。K^+在维持细胞质中正负离子平衡、激活关键的酶促反应、维持液泡的渗透压等方面发挥着重要作用[20]。前期研究结果表明,白菜型冬油菜的抗寒性强于甘蓝型冬油菜品种,蒲媛媛等[7]、马骊等[21]发现不同抗寒性白菜型冬油菜和甘蓝型冬油菜在遭受低温冷冻之后都会通过升高叶片中可溶性物质来保护叶片细胞的膜结构,但增加量的多少又反映了白菜型与甘蓝型冬油菜遭受冷害之后自身代谢的差异。

因此,本研究选择强抗寒性白菜型油菜品种陇油 6 号和甘蓝型油菜品种 2019-QL-GAU-30,比较两个不同类型强抗寒性品种在越冬前形态变化、光合特性和渗透调节特性,探寻不同类型冬油菜抗寒性机理的差异,为选育强抗寒性甘蓝型冬油菜提供理论基础。

1　材料与方法

1.1　试验材料

本试验所用的甘蓝型冬油菜品种 2019-QL-GAU-30(2017—2020 年多点平均越冬率 83%)和白菜型冬油菜品种陇油 6 号(2017—2020 年多点平均越冬率 98%)均由甘肃农业大学油菜课题组提供,试验地海拔 2 150 m,103°40′ E, 36°03′ N,年平

均气温 6.5℃,平均降雨量 175 mm。

1.2 试验设计

试验于 2020 年 8—11 月在甘肃省永登县上川镇甘肃省油菜工程技术研究中心进行。小区面积 4 m^2,3 次重复,随机区组排列,试验材料播种方式为点播,行距 20 cm,株距 10 cm,于五叶期开始取样。具体取样日期及取样温度见表 1。(由于需要根据温度的具体变化和油菜形态特征变化进行测定和取样,故部分指标测定时间不一致)。

1.3 试验方法

1.3.1 冬油菜干物质的测定 于越冬前不同温度时期取样,每次 3 个重复,测定干物质的积累量。在尽可能不损失根系的情况下将植株完整挖出,用清水将植株冲洗干净,从子叶节处切开分成地上部与地下部,用滤纸吸干表面水分,分别用烘箱进行烘干(105℃杀青 40 min,85℃烘干至恒重)和电子天平称重(精确度0.001 g,上海越平科学仪器有限公司)。分别计算植株地上部、地下部含水量和根冠比。

1.3.2 叶面积的测定 于 10 月 18 日、11 月 15 日、11 月 22 日每一个小区选择有代表性的植株 3 株分别测定其长柄叶、短柄叶、无柄叶的最大宽和最大长并分别计算 3 种叶片的叶面积。叶面积(cm^2)=长×宽×0.75[22]。

1.3.3 叶绿素 SPAD 值的测定 选取长势相同的 6 株植株用叶绿素仪分别测定植株心叶、心外 1 叶、心外 2 叶、心外 3 叶、心外 4 叶、心外 5 叶的叶绿素 SPAD 值。

1.3.4 光合指标 P_n、G_s、T_r 和 C_i 的测定 测定日 10∶00—12∶00 采用 GFS-3000 光合仪(德国 WALZ),使用开放气路,分别测定已标记的 6 株植株第 3 片功能叶的光合指标。

1.3.5 渗透调节物质的测定 采集 3 株植株展开的第 3 片叶和地下部,用于生理指标的测定。用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量[23];用磺基水杨酸法测定脯氨酸含量[23];用蒽酮法测定可溶性糖含量[23];用硝酸消解、ICP-AES 法测定钠钾钙离子含量[24],每个指标重复测 3 次。

表 1 取样日期及对应气温表

Table 1 Sampling date and corresponding temperature

日期(m-d) Date	当天气温/℃ Temperature of the day	取样温度/℃ Sampling temperature
10-11	1~20	15
10-18	-1~18	12
10-25	0~12	10
11-01	-1~7	6
11-15	-1~12	4
11-22	-10~-4	-8
11-29	-8~5	-3

1.4 数据处理

采用 Origin 2021 进行试验数据的处理和图表制作,采用 SPSS 22.0 软件进行数据的显著性分析。

2 结果与分析

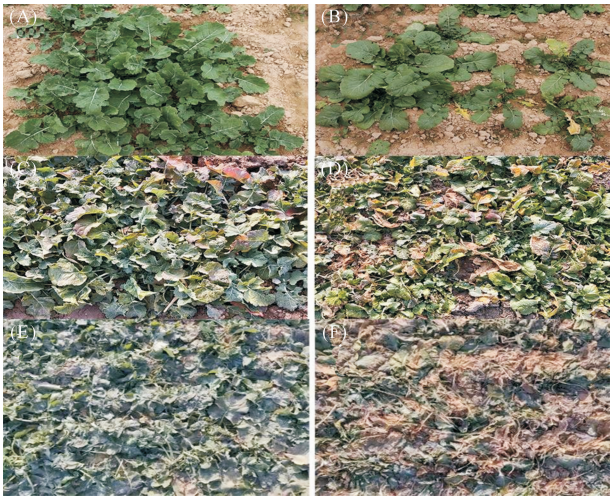
2.1 越冬前冬油菜形态变化

2.1.1 越冬前冬油菜地上部形态变化 分别在 10 月 18 日、11 月 15 日和 11 月 29 日记录了白菜型冬油菜陇油 6 号和甘蓝型冬油菜 2019-QL-GAU-30 的形态特征变化,见图 1。10 月 18 日两种冬油菜都是直立或者半直立生长,叶色为绿色(图 1A 和图 1B)。11 月 15 日两种冬油菜叶片匍匐在地面,叶片颜色变成深绿并带有紫色,老叶变黄(图 1C 和图 1D)。11 月 29 日时,白菜型冬油菜叶片萎蔫,并完全匍匐于地面,老叶变黄、干枯;甘蓝型冬油菜叶片萎蔫皱缩,匍匐于地面,叶色变深,老叶变黄干枯(图 1E 和图 1F),但是白菜型冬油菜陇油 6 号的黄化萎蔫程度大于甘蓝型冬油菜 2019-QL-GAU-30,这可能是白菜型冬油菜通过形态变化主动应对低温,而甘蓝型冬油菜是被动适应低温的一个过程。

2.1.2 越冬前冬油菜植株形态及其干、鲜质量的变化 越冬前两种冬油菜植株形态如图 2 所示。陇油 6 号和 2019-QL-GAU-30 地下部分的鲜质量和干质量都随着温度变化逐渐增大,但陇油 6 号大于 2019-QL-GAU-30;2019-QL-GAU-30 的地上部鲜质量和干质量都大于陇油 6 号。这可能是由于越冬前白菜型冬油菜陇油 6 号主动应对低温已经开始向地下部储存营养物质来保证正常的越冬,而甘蓝型冬油菜 2019-QL-GAU-30 被动应对低温还是在进行正常的营养生长。

2.1.3 越冬前冬油菜根冠比和组织含水量的变化 由图 4 可见,陇油 6 号和 2019-QL-GAU-30 的根冠比都逐渐增大,干物质逐渐向地下部分积累,为越冬准备充分的营养物质;陇油 6 号根冠比的增加量显著高于 2019-QL-GAU-30,这可能与二者抗寒方式的差异有关。叶片和根系的含水量都表现逐渐降低的趋势,但变化幅度较小,品种间差异不显著。

2.1.4 越冬前冬油菜叶面积的变化 由图 5 可见,陇油 6 号和 2019-QL-GAU-30 的长柄叶、短柄叶和无柄叶的叶面积均呈现出减小的趋势,但变化不显著。2019-QL-GAU-30 的长柄叶叶面积下降幅度大于陇油 6 号,可能是因为温度过低冬油菜营养生长受阻,叶片卷曲皱缩,阻碍了甘蓝型冬油菜长柄叶叶面积的增加。

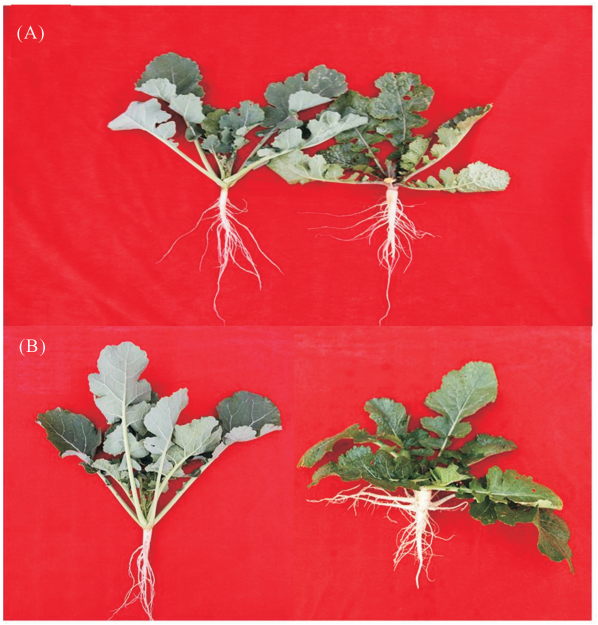


注:A 、C 和 E 分别为 2019-QL-GAU-30 在 10 月 18 日、11 月 15 日和 11 月 29 日形态特征。B、D 和 F 分别为陇油 6 号在 10 月 18 日、11 月 15 日和 11 月 29 日形态特征。

Note: A, C, and E are the morphological characteristics of 2019-QL-GAU-30 on October 18, November 15, and November 29, respectively. B, D, and F are the pattern characteristics of Longyou 6 on October 18, November 15, and November 29, respectively.

图 1　2019-QL-GAU-30(左)和陇油 6 号(右)不同时期地上部形态变化

Fig.1　Morphological changes of 2019-QL-GAU-30 (left) and Longyou 6 (right) in different periods

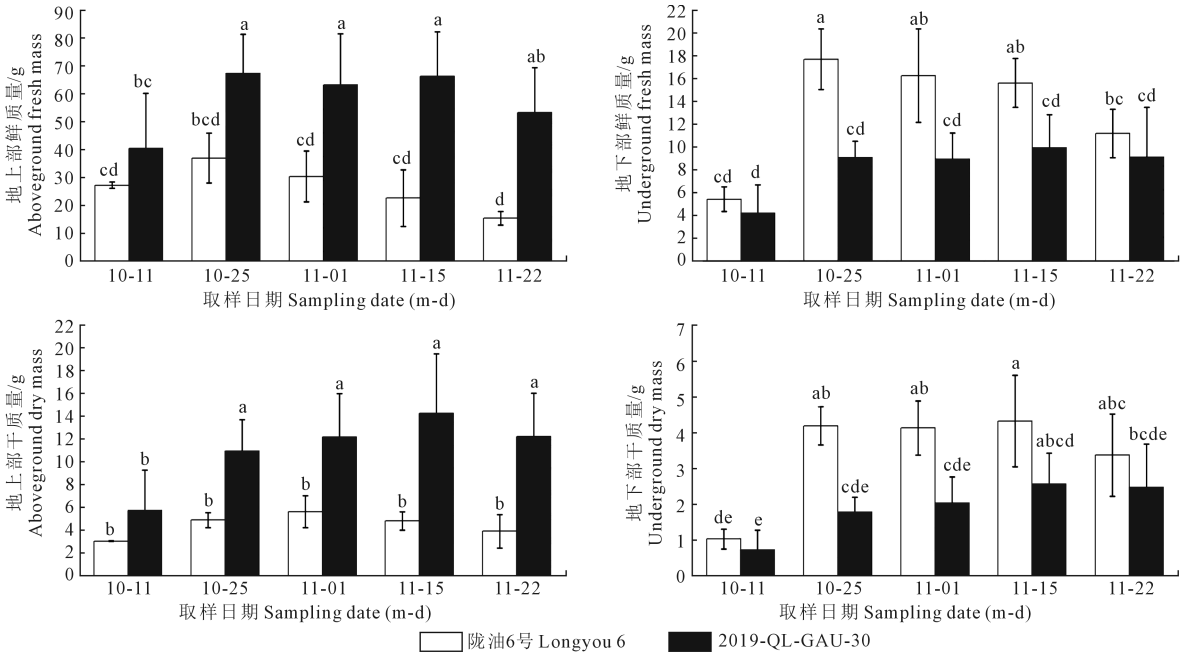


注:A、B 分别为 10 月 18 日和 11 月 1 日陇油 6 号和 2019-QL-GAU-30 整株形态特征对比。

Note: A and B are the comparison of the morphological characteristics of the whole plant of Longyou 6 and 2019-QL-GAU-30 on October 18 and November 1, respectively.

图 2　2019-QL-GAU-30(左)和陇油 6 号(右)不同时期植株形态对比

Fig.2　Comparison of plant morphology between 2019-QL-GAU-30 (left) and Longyou 6 (right) in different periods



注:不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different letters indicate significance differences between treatments ($P<0.05$), the same below.

图 3　冬油菜地上、地下部鲜质量和干质量的变化

Fig.3　Changes of fresh and dry mass of aboveground and underground parts of winter rapeseed

2.2 越冬前降温过程中冬油菜光合指标的变化

2.2.1 叶绿素 SPAD 值的变化 陇油 6 号心外 1 叶、心外 2 叶 SPAD 值表现为先增大后减小,而心外 3 叶、心外 4 叶和心外 5 叶变化不明显。这可能因为温度降低后合成叶绿素的酶活性降低导致叶绿素合成受阻。而甘蓝型冬油菜所有叶片的 SPAD 值都逐渐增大,但差异不显著,这可能是由于细胞脱水导致,这一结果与其形态变化相一致。

2.2.2 光合参数的变化 如图 6 所示,陇油 6 号和 2019-QL-GAU-30 的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度都随时间进程显著下降,而胞间 CO_2浓度显著上升,且陇油 6 号的气孔导度、净光合速率和蒸腾速率高于 20119-QL-GAU-30,但差异不显著,可能是因为低温导致气孔关闭,但陇油 6 号抗寒性较强,故气孔开度大于 2019-QL-GAU-30。

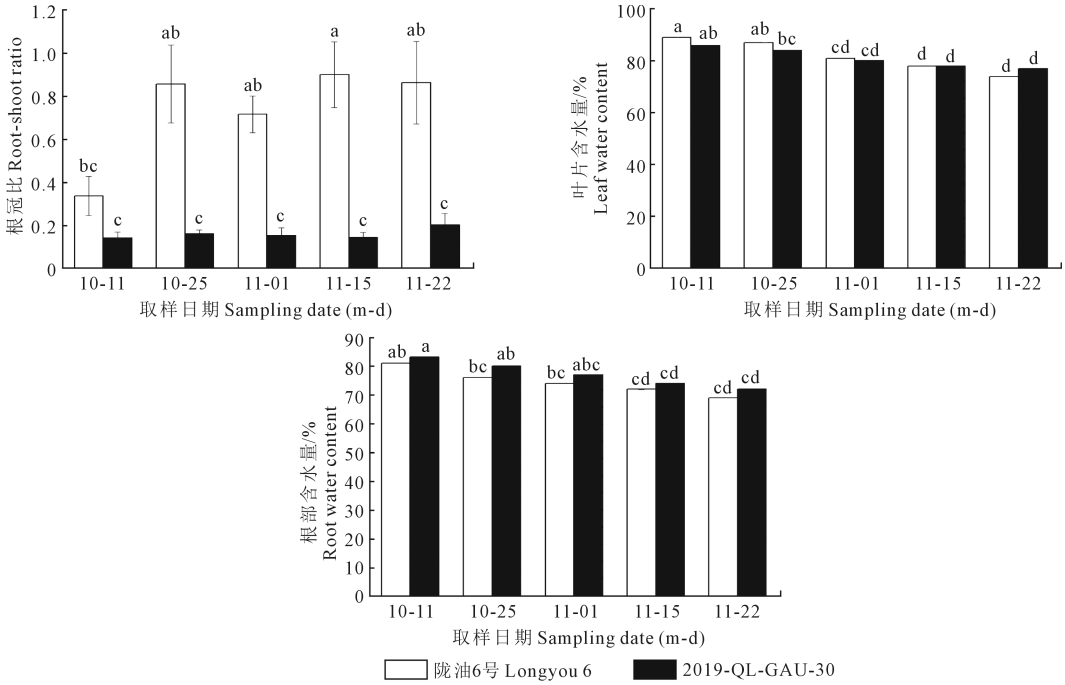


图 4 冬油菜根冠比和组织含水量的变化

Fig.4 Changes in root-shoot ratio and tissue water content of winter rapeseed

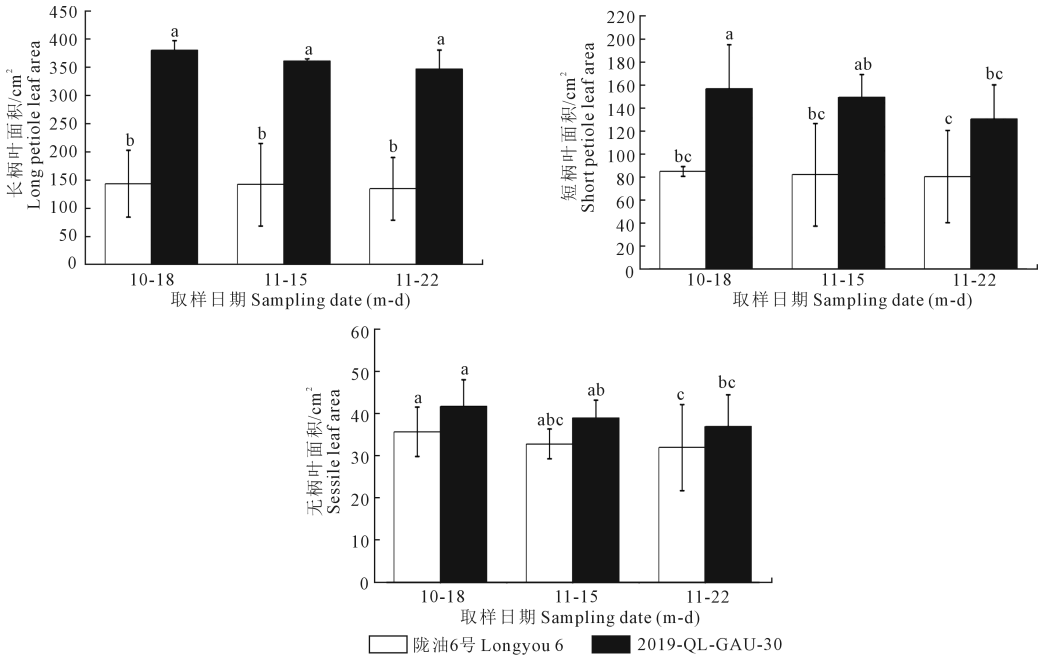


图 5 冬油菜长柄叶、短柄叶和无柄叶叶面积的变化

Fig.5 Changes in leaf area of long-stalked, short-stalked, and sessile leaves in winter rapeseed

2.3　越冬前冬油菜渗透调节物质的变化

2.3.1　叶片渗透调节物质的变化　陇油 6 号和 2019-QL-GAU-30 叶片的可溶性蛋白含量和脯氨酸含量均显著上升,但随着温度逐渐降低其积累速度变缓。可溶性糖含量先升高后降低,11 月 1 日达到最大值。叶片钠离子含量的变化都呈现出逐渐降低的趋势;而钾离子和钙离子含量的变化均为先上升后下降,且在 10 月 25 日达到最大值。

2.3.2　根部渗透调节物质的变化　陇油 6 号和 2019-QL-GAU-30 根部的可溶性蛋白含量和脯氨酸含量都表现为平缓上升的趋势;而可溶性糖含量呈现出先下降然后上升的趋势,且上升幅度较大。比较叶片和根部的可溶性蛋白含量、脯氨酸含量和可溶性糖含量,发现这 3 种渗透调节物质在根部的含量均大于叶片,这可能因为冬油菜为了能够正常越冬根部积累大量的营养物质来保证越冬期间正常的营养供给。随着气温的降低,白菜型冬油菜根部钠离子含量逐渐升高,甘蓝型冬油菜根部钠离子含量先上升然后下降,在 11 月 1 日达到最大值。两种冬油菜钾离子和钙离子的含量都是先降低然后升高,都在 11 月 1 日有最小值。与叶片离子含量相比,陇油 6 号根部 Na^+ 含量逐渐增加,这可能是低温限制了气孔的开度,降低了叶片的蒸腾速率,阻碍了 Na^+ 由根部向叶片的运输,减小了 Na^+ 对叶片的毒害作用。而叶片 Ca^{2+} 的含量远大于根部,这可能是由于较高的 Ca^{2+} 含量可以保证冬油菜正常的光合作用和增加细胞渗透势,保证正常的生长发育。

2.4　越冬率与各指标间的相关性

相关性分析结果表明,越冬率与可溶性糖含量、叶鲜质量、叶干质量和 Ca^{2+} 含量(根)呈极显著负相关($P<0.001$);越冬率与根冠比和根干质量呈极显著正相关($P<0.001$),与根鲜质量和 Ca^{2+} 含量

表 2　叶片叶绿素 SPAD 值的变化

Table 2　Changes in SPAD of chlorophyll in leaves

日期 Date (m-d)	陇油 6 号 Longyou 6						2019-QL-GAU-30					
	心叶 Central blade	心外 1 叶 First blade outside the centre	心外 2 叶 Second blade outside the centre	心外 3 叶 Third blade outside the centre	心外 4 叶 Fourth blade outside the centre	心外 5 叶 Fifth blade outside the centre	心叶 Central blade	心外 1 叶 First blade outside the centre	心外 2 叶 Second blade outside the centre	心外 3 叶 Third blade outside the centre	心外 4 叶 Fourth blade outside the centre	心外 5 叶 Fifth blade outside the centre
10-18	49.03ab	46.601ab	47.46ab	34.73b	43.28a	42.08a	40.58cd	46.60ab	46.50b	46.21a	48.76a	42.56a
10-25	55.75ab	52.30ab	57.41ab	52.81a	54.06a	55.40a	49.58abc	50.91ab	51.06ab	46.58a	47.11a	47.46a
11-01	54.60ab	55.90ab	55.01ab	46.75a	47.34a	45.26a	42.48cd	46.33c	51.06ab	46.21a	48.53a	47.35a
11-15	53.38ab	59.80ab	58.96a	52.35a	51.25a	45.70a	39.00d	50.98ab	58.23a	52.86a	50.73a	49.61a
11-22	52.78ab	55.08ab	52.08ab	43.61a	47.83a	44.46a	46.83bcd	54.50ab	50.76ab	50.50a	49.11a	48.28a
11-29	60.56a	52.20ab	55.85ab	54.78a	51.86a	53.88a	51.23bc	60.36a	60.70a	50.65a	52.48a	46.85a

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($P<0.05$).

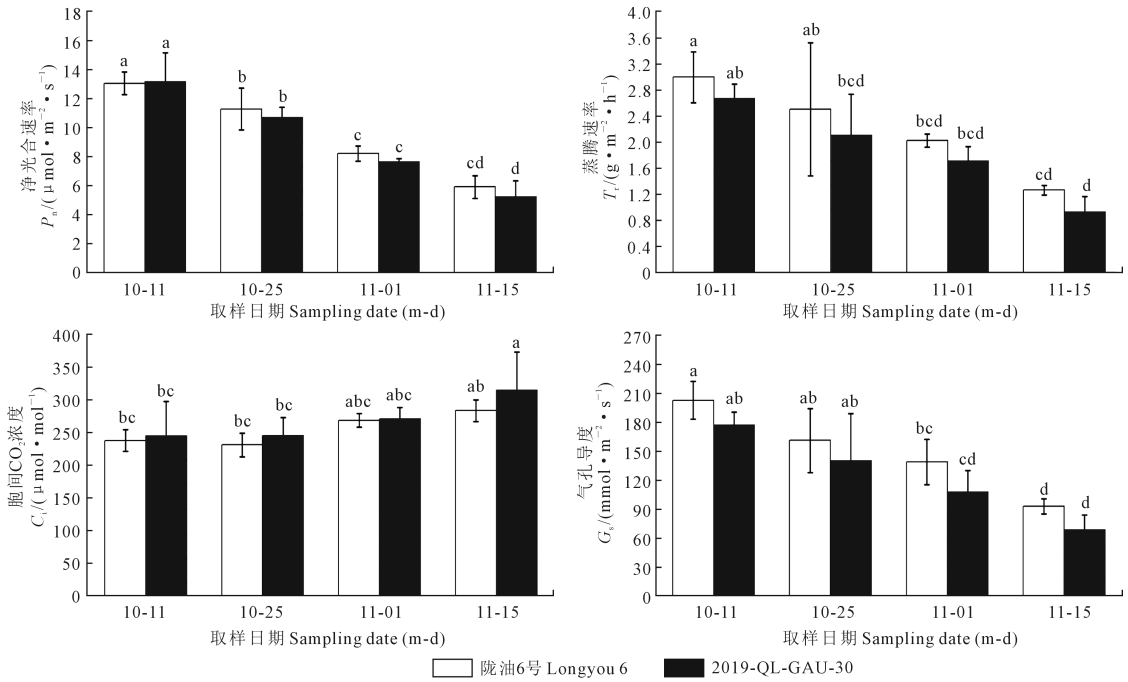


图 6　净光合速率、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔导度的变化

Fig.6　Changes in P_n, T_r, C_i and G_s

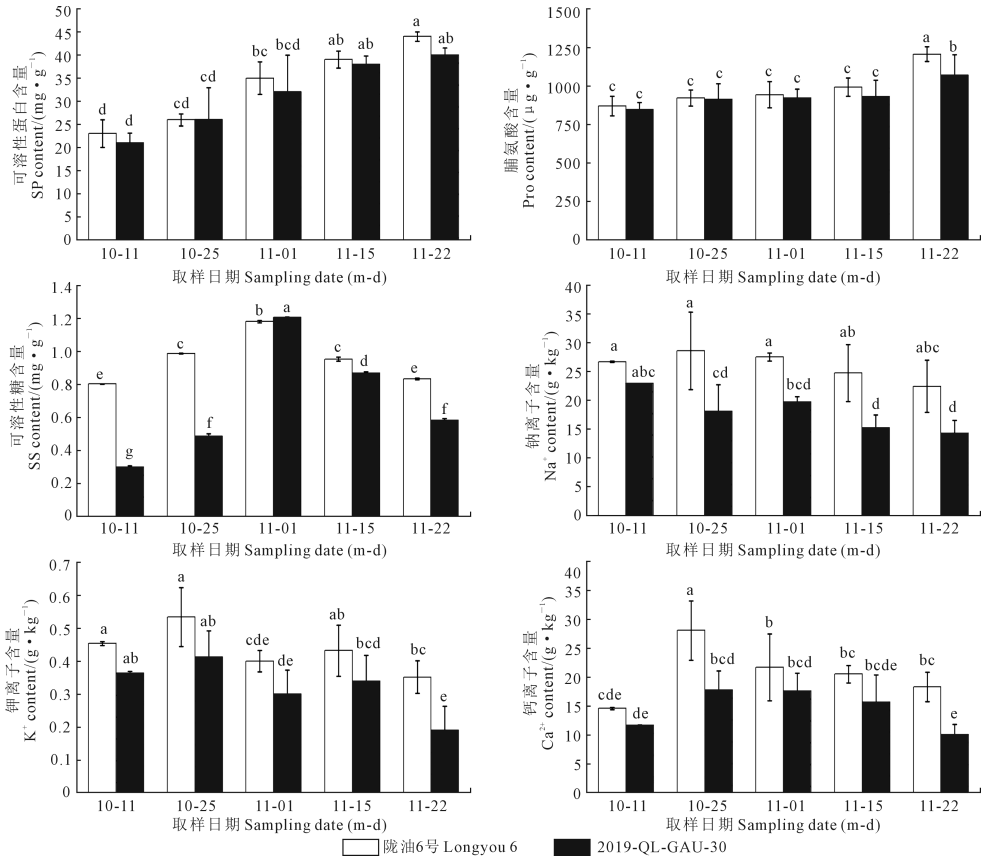


图 7 冬油菜叶片渗透调节物质的变化

Fig.7 Changes in leaf osmotic adjustment substances of winter rapeseed

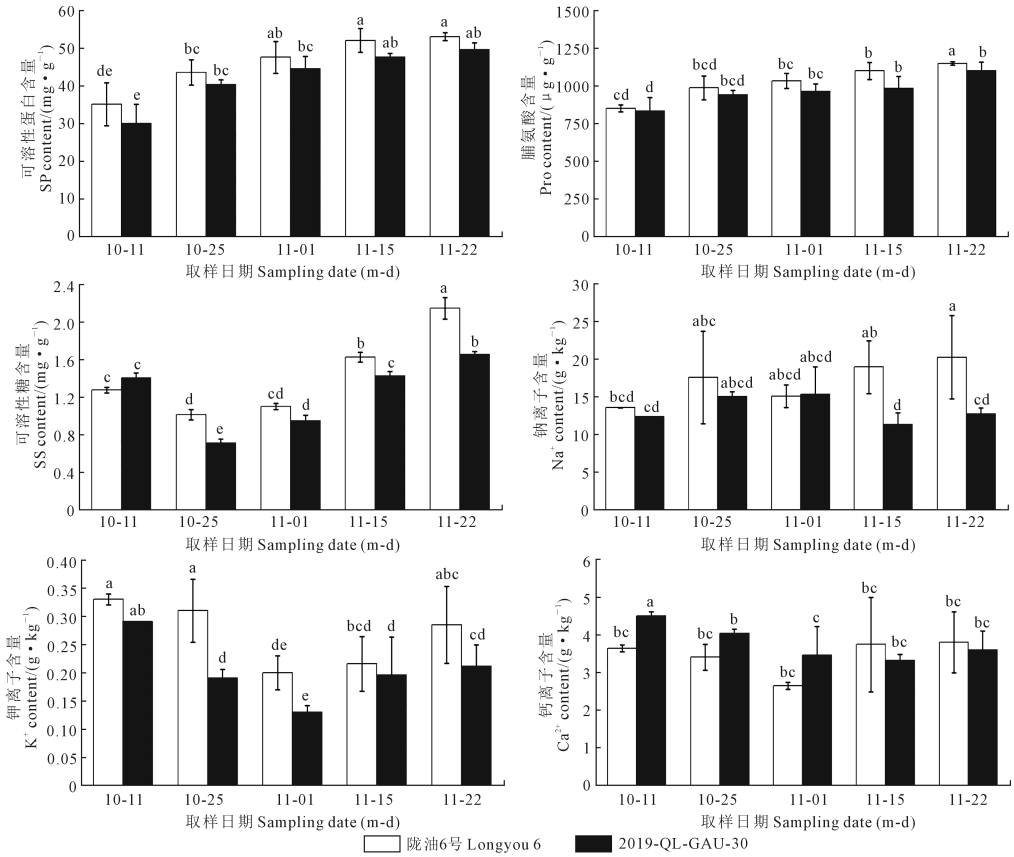


图 8 冬油菜根部渗透调节物质的变化

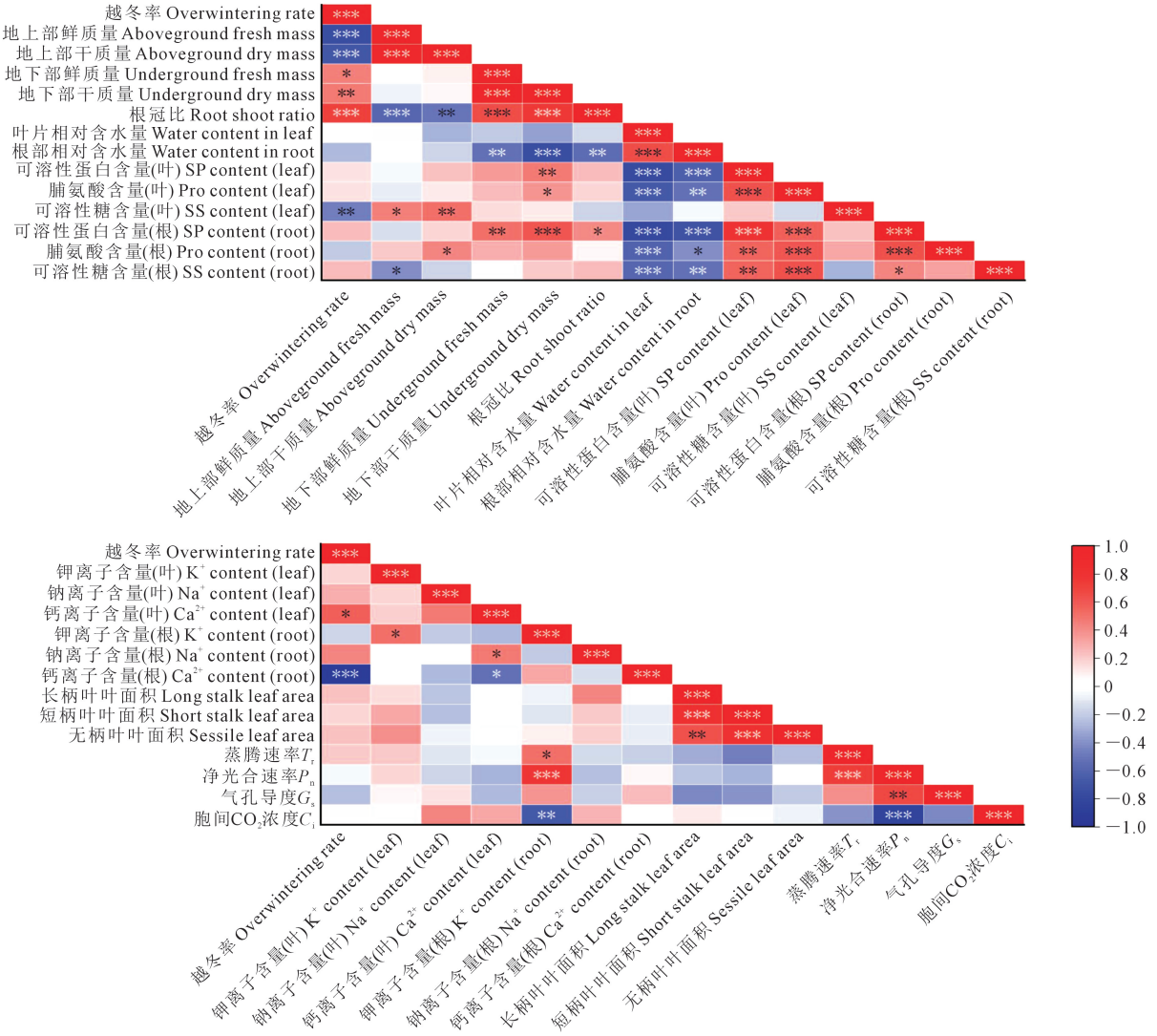
Fig.8 Changes in osmotic adjustment substances in the roots of winter rapeseed

(叶)呈显著正相关($P<0.05$)。表明叶片大量的营养物质向根部运输,根部通过积累营养物质和调节离子转运来增加冬油菜的抗寒性,以适应低温环境。

3　讨　论

3.1　低温胁迫对冬油菜形态特征的影响

由于北方地区冬季寒冷干燥,冬油菜更容易受到冻害的影响,其中越冬前是油菜最易发生冻害的 3 个关键时期之一。油菜植株的叶片、根部也是容易遭受冻害的主要部位,当油菜植株对温度敏感的部位受到冻害时,会导致叶片干枯萎蔫、烂根、死苗等,严重影响其营养生长及生殖生长[25]。在越冬前为了适应低温,冬油菜叶片形态发生变化,植株呈半直立或者匍匐生长,叶色深绿,稍微带一点紫色或红色。本研究中,随着温度的逐渐降低,两种不同类型冬油菜都能通过增大根冠比、降低组织含水量、降低叶面积来保证正常的越冬,营养物质向根部运输,根部积累大量有机物,导致根冠比增加。白菜型冬油菜陇油 6 号的根系直径、根冠比均显著大于甘蓝型冬油菜 2019-QL-GAU-30,含水量小于 2019-QL-GAU-30,可见根系、根冠比是白菜型冬油菜越冬抗寒性强的重要形态特征。这与蒲媛媛等[7]、马骊等[21]、武军艳等[26]研究结果一致。因此,选育根系粗、根冠比大的材料,对提高其越冬抗寒性可能更有利 。



注:*,**,***分别表示在 $P<0.05$,$P<0.01$,$P<0.001$ 水平差异显著。红色表示正相关性,蓝色表示负相关性;颜色深浅表示相关性系数值的大小,颜色越深,相关性越强。

Note: *, ** and *** indicate significant differences at the level of $P<0.05$, $P<0.01$ *and* $P<0.001$, respectively. Red indicates positive correlation, blue indicates negative correlation; the depth of color indicates the magnitude of the correlation coefficient value, the darker the color, the stronger the correlation.

图 9　越冬率与各指标间的相关性分析

Fig.9　Correlation analysis between overwintering rate and various indicators

3.2 低温胁迫对冬油菜光合特性的影响

光合作用是多数植物受冷胁迫影响最明显的过程之一[27-28],气孔导度控制着叶片的蒸腾能力[29],气孔导度下降导致胞间 CO_2 供应不足,因光合原料的缺乏,净光合速率的降低使光合产物的积累量减小[30]。本研究表明,随着温度的降低,两种不同类型冬油菜净光合速率、蒸腾速率和气孔导度都有不同程度的下降,而胞间 CO_2 浓度增大,这可能是冬油菜通过调整气孔的开闭状态来适应低温,这与朱惠霞等[31]研究结果一致。光合指标的变化与植株自身的形态特性也密不可分,遭受低温胁迫后,两种不同类型冬油菜光合速率都降低,白菜型冬油菜陇油6号地上部分营养物质开始向地下部运输,而甘蓝型冬油菜2019-QL-GAU-30还在进行正常的营养生长。由于陇油6号地上部分向地下部运输的营养物质多,导致陇油6号的根冠比和根干质量大于2019-QL-GAU-30,更有利于保证正常的越冬。因此推断强抗寒性冬油菜通过调节光合特性来影响其营养物质的输送、储存方式,进一步影响其生长发育特性。

3.3 低温胁迫对冬油菜渗透调节的影响

低温造成植物伤害的最初部位是细胞膜的损伤[32],植物感受低温和其他胁迫后在体内合成大量的保护性物质来调节生理生化变化,使细胞渗透势保持平衡来维持细胞膜的稳定性[33-34]。研究表明可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸的含量累积与抗寒性呈显著的正相关关系[35-36],本研究结果显示除叶片可溶性糖含量表现出先增加后减小之外,叶片和根部的其他可溶性物质均增加,这与蒲媛媛[7]、马骊[21]等研究结果一致,表明冬油菜通过增加渗透调节物质的含量来调节细胞渗透势,使细胞质的浓度升高,防止细胞内结冰,保证植株正常生长,但白菜型冬油菜陇油6号根部的可溶性物质含量均高于甘蓝型冬油菜2019-QL-GAU-30,说明陇油6号通过将营养物质运输到根部,增加根冠比和根直径保证安全越冬。通过两种冬油菜的对比,白菜型冬油菜陇油6号的叶片钙离子含量远大于甘蓝型冬油菜2019-QL-GAU-30,且根部钠离子含量大于叶片,推测冬油菜为了抵御低温,通过增加叶片钙离子含量保证冬油菜正常的光合作用和维持细胞内渗透压稳定,通过减少钠离子的含量、降低钠离子的毒害作用来维持冬油菜正常的生长发育。

4 结 论

本研究结果表明在越冬前遭受冷胁迫后白菜型冬油菜陇油6号的根冠比、累积的渗透调节物质含量、叶片积累钙离子含量、气孔导度和净光合速率都大于甘蓝型冬油菜2019-QL-GAU-30,而叶片钠离子的含量和胞间 CO_2 浓度小于2019-QL-GAU-30,由此可见较大的根冠比、较高的渗透调节物质含量、钙离子含量和净光合速率可有效提高冬油菜的抗寒性,可为选育抗寒性强的甘蓝型冬油菜提供一定的理论依据。

参 考 文 献:

[1] 殷艳,王汉中.我国油菜生产现状及发展趋势[J].农业展望,2011,7(1):43-45.
YIN Y, WANG H Z. Chinese rapeseed production status and development trend[J]. Agricultural Outlook, 2011, 7(1): 43-45.

[2] 刘成,黄杰,冷博峰,等.我国油菜产业现状、发展困境及建议[J].中国农业大学学报,2017,22(12):203-210.
LIU C, HUANG J, LENG B F, et al. Current situation, development difficulties and suggestions of Chinese rape industry[J]. Journal of China Agricultural University, 2017, 22(12): 203-210.

[3] 刘成,冯中朝,肖唐华,等.我国油菜产业发展现状、潜力及对策[J].中国油料作物学报,2019,41(4):485-489.
LIU C, FENG Z C, XIAO T H, et al. Development, potential and adaptation of Chinese rapeseed industry[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2019, 41(4): 485-489.

[4] 刘自刚,张长生,孙万仓,等.不同生态区冬前低温下白菜型冬油菜不同抗寒品种(系)的比较[J].作物学报,2014,40(2):346-354.
LIU Z G, ZHANG C S, SUN W C, et al. Comparison of winter rapeseed varieties (lines) with different cold resistance planted in the Northern-Extending regions in China under low temperature before winter[J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(2): 346-354.

[5] 马骊,孙万仓,刘自刚,等.低温胁迫下白菜型与甘蓝型冬油菜抗寒基因表达差异[J].中国油料作物学报,2016,38(2):135-141.
MA L, SUN W C, LIU Z G, et al. Expression of cold resistance genes from winter rapeseed of *Brassica rapa* and *B.napus* under chilling stress[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2016, 38(2): 135-141.

[6] 孙万仓,马卫国,雷建民,等.冬油菜在西北旱寒区的适应性和北移的可行性研究[J].中国农业科学,2007,40(12):2716-2726.
SUN W C, MA W G, LEI J M, et al. Study on adaptation and introduction possibility of winter rapeseed to dry and cold areas in northwest China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2007, 40(12): 2716-2726.

[7] 蒲媛媛,赵玉红,武军艳,等.北方强冬性甘蓝型冬油菜品种(系)抗寒性评价[J].中国农业科学,2019,52(19):3291-3308.
PU Y Y, ZHAO Y H, WU J Y, et al. Comprehensive assessment on cold tolerance of the strong winter *Brassica napus* L. cultivated in northern China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(19): 3291-3308.

[8] 邱佳妹,王康才,段云晶,等.麦冬,山麦冬叶片解剖结构与光合特性研究[J].西北植物学报,2014,34(4):727-732.
QIU J M, WANG K C, DUAN Y J, et al. Study on leaf morphology and photosynthetic characteristics of *Ophiopogon japonicus* and *Liriope spicata*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(4): 727-732.

[9] 孙万仓,武军艳,曾军,等.8个白菜型冬油菜品种抗寒性的初步评价[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2007,(S1):151-155.
SUN W C, WU J Y, ZENG J, et al. Primary evaluation of cold tolerance among eight winter *Brassica rapa*[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Science Edition), 2007, (S1): 151-155.

[10] 史占良,郭进考.冷害对小麦生长发育及产量影响的研究[J].河北农业,1997,(1):1-4.
SHI Z L, GUO J K. Effects of chilling injury on growth and yield of wheat[J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 1997,(1): 1-4.

[11] 郑国华,张贺英,钟秀容.低温胁迫下枇杷叶片细胞超微结构及膜透性和保护酶活性的变化[J].中国生态农业学报,2009,17(4):739-745.
ZHENG G H, ZHANG H Y, ZHONG X R. Changes in cell ultrastructure, membrane permeability and protective enzyme activity in Eriobotrya japonica Lindl. leaves under cold stress [J]. Chinese Journal of Eco-agriculture, 2009, 17(4): 739-745.

[12] 蔡庆生.植物生理学[M].北京:中国农业大学出版社,2011.
CAI Q S. Plant physiology[M]. Beijing:China Agricultural University Press, 2011.

[13] GILMOUR S J, LIN C, THOMASHOW M F. Purification and properties of *Arabidopsis thaliana* COR (cold-regulated) gene polypeptides COR15am and COR6.6 expressed in *Escherichia coli*[J]. Plant Physiology, 1996, 111(1): 293-299.

[14] JOHN R, ANJUM N A, SOPORY S K, et al. Some key physiological and molecular processes of cold acclimation[J]. Biologia Plantarum, 2016, 60(4): 603-618.

[15] RENAUT J, HOFFMANN L, HAUSMAN J F. Biochemical and physiological mechanisms related to cold acclimation and enhanced freezing tolerance in poplar plantlets [J]. Physiologia Plantarum, 2005, 125(1): 82-94.

[16] JIANG Y P, HUANG L F, CHENG F, et al. Brassinosteroids accelerate recovery of photosynthetic apparatus from cold stress by balancing the electron partitioning, carboxylation and redox homeostasis in cucumber [J]. Physiologia Plantarum, 2013, 148(1): 133-145.

[17] JANSKÁ A, MARŠÍK P, ZELENKOVÁ S, et al. Cold stress and acclimation-what is important for metabolic adjustment? [J]. Plant Biology, 2010, 12(3): 395-405.

[18] MEDVEDEV S S. Calcium signaling system in plants[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2005, 52: 249-270.

[19] LIU W, YUAN X T, ZHANG Y Y, et al. Effects of salt stress and exogenous Ca^{2+} on Na^{+} compartmentalization, ion pump activities of tonoplast and plasma membrane in *Nitraria tangutorum* Bobr. leaves [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36(8): 2183-2193.

[20] SONG Z Z, YANG S Y, ZUO J, et al. Over-expression of ApKUP3 enhances potassium nutrition and drought tolerance in transgenic rice [J]. Biologia Plantarum, 2014, 58(4): 649-658.

[21] 马骊.白菜型冬油菜与甘蓝型冬油菜抗寒性分析[D].兰州:甘肃农业大学,2016.
MA L. Analysis of cold resistance of winter rapeseed of *Brassica rapa* and *Brassica napus*[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016.

[22] 李锦卫,管鹤卿,廖桂平.基于计算机视觉的油菜叶面积计算方法研究[J].农业网络信息,2010,(12):15-18,23.
LI J W, GUAN H Q, LIAO G P. Research on the area measurement of rapeseed leaves based on the computer vision technology[J]. Agriculture Network Information, 2010,(12): 15-18, 23.

[23] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2000.
ZOU Q. Experimental guidance in plant physiology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000

[24] 国家卫生和计划生育委员会,国家食品药品监督管理总局.食品安全国家标准:食品中多元素的测定: GB 5009.268-2016[S].北京:中国标准出版社,2017.
State health and Family Planning Commission, State Food and Drug Administration.National food safety standard: determination of multi elements in food: GB 5009.268-2016[S]. Beijing: China Standards Press, 2017.

[25] LI P H, PALTA J P. Frost hardening and freezing stress in tuber-bearing solanum species [C]//LI P H, SAKAI A. Plant cold hardiness and freezing stress: mechanisms and crop implications, Volume 1. Salt Lake City: Academic Press, 1978: 49-71.

[26] 武军艳,方彦,张朋飞,等.北方旱寒区冬油菜根系抗寒指标分析[J].干旱地区农业研究,2014,32(6):250-255.
WU J Y, FANG Y, ZHANG P F, et al. Analysis of cold-tolerant characters of winter rape roots in northern arid-cold area[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2014, 32(6): 250-255.

[27] 王国莉,郭振飞.磷营养对水稻不同耐冷品种光合特性的影响[J].作物学报,2007,33(8):1385-1389.
WANG G L, GUO Z F. Effects of Phosphorus nutrient on photosynthetic characteristics in rice cultivars with different cold-sensitivity [J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(8): 1385-1389.

[28] 王会肖,刘昌明.作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究[J].应用生态学报,2003,14(10):1632-1636.
WANG H X, LIU C M. Experimental study on crop photosynthesis, transpiration and high efficient water use[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(10): 1632-1636.

[29] 陈根云,陈娟,许大全.关于净光合速率和胞间 CO_2 浓度关系的思考[J].植物生理学通讯,2010,46(1):64-66.
CHEN G Y, CHEN J, XU D Q. Thinking about the relationship between net photosynthetic rate and intercellular CO_2 concentration[J]. Plant Physiology Communications, 2010, 46(1): 64-66.

[30] 刘自刚,孙万仓,杨宁宁,等.冬前低温胁迫下白菜型冬油菜抗寒性的形态及生理特征[J].中国农业科学,2013,46(22):4679-4687.
LIU Z G, SUN W C, YANG N N, et al. Morphology and physiological characteristics of cultivars with different levels of cold-resistance in winter rapeseed (*Brassica campestris* L.) during cold acclimation[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(22): 4679-4687.

[31] 朱惠霞,孙万仓,邓斌,等.白菜型冬油菜品种的抗寒性及其生理生化特性[J].西北农业学报,2007,16(4):34-38.
ZHU H X, SUN W C, DENG B, et al. Study on cold hardiness and its physiological and biochemical characteristics of winter turnip rape (*Brassica campetris*)[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2007, 16(4): 34-38.

[32] DEMIRAL T, TÜRKAN I. Does exogenous glycinebetaine affect antioxidative system of rice seedlings under NaCl treatment? [J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(10): 1089-1100.

[33] KAPLAN F, KOPKA J, SUNG D Y, et al. Transcript and metabolite profiling during cold acclimation of *Arabidopsis* reveals an intricate relationship of cold-regulated gene expression with modifications in metabolite content[J]. The Plant Journal, 2007, 50(6): 967-981.

[34] ZHANG X Z, WANG K H, ERVIN E H, et al. Metabolic changes during cold acclimation and deacclimation in five bermudagrass varieties. I. proline, total amino acid, protein, and dehydrin expression [J]. Crop Science, 2011, 51(2): 838-846.

[35] 苏李维,李胜,马绍英,等.葡萄抗寒性综合评价方法的建立[J].草业学报,2015,24(3):70-79.
SU L W, LI S, MA S Y, et al. A comprehensive assessment method for cold resistance of grape vines [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(3): 70-79.

[36] KEFU Z, HAI F, UNGAR I A. Survey of halophyte species in China [J]. Plant Science, 2002, 163(3): 491-498.