

PEG胁迫下不同品系藜麦抗旱性评价

岳凯¹,魏小红¹,刘文瑜²,韩厅¹,辛夏青¹,赵颖¹

(1.甘肃农业大学生命科学技术学院,甘肃兰州730070;2.甘肃省农业科学院,甘肃兰州730070)

摘要:利用不同浓度PEG溶液模拟干旱胁迫,研究5种品系藜麦幼苗的形态、生理生化及光合特性,并对其进行耐旱性评价。结果表明:15%PEG处理下各品系藜麦株高增量、叶面积及生物量显著($P<0.05$)低于对照,其中株高增量、叶面积、生物量下降幅度最小的品系分别是NK1、NK2和NK5,分别比对照下降了44.38%、25.39%和48.23%;随着干旱胁迫加剧,各藜麦品系叶片内相对含水量显著($P<0.05$)下降,叶片的质膜透性、丙二醛(MDA)含量、脯氨酸(Pro)含量上升,15%PEG胁迫下NK2和NK3的Pro含量分别是对照的2.69和1.93倍,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性均先升后降,SOD、CAT和APX活性在5%PEG处理下达到最大值,而POD活性在10%PEG处理下达到最大;随干旱胁迫增强,5种品系藜麦幼苗的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)降低,胞间 CO_2 浓度(C_i)先降后升,叶绿素(Chl)先升后降,其中NK5品系 P_n 下降幅度最小,比对照下降了51.15%。运用隶属函数法对藜麦抗旱能力进行综合评定,不同藜麦品系耐旱性为NK5>NK1>NK2>NK4>NK3。

关键词:藜麦品系;PEG胁迫;生长;抗逆生理生化指标;光合指标

中图分类号:S519;Q945.78 **文献标志码:**A

Evaluation of drought tolerance of various quinoa species under PEG stress

YUE Kai¹, WEI Xiao-hong¹, LIU Wen-yu², HAN Ting¹, XIN Xia-qing¹, ZHAO Ying¹

(1. College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: In this study, we used various concentrations of PEG solution to simulate drought stress to investigate the morphological, physiological, biochemical, and photosynthetic characteristics of 5 quinoa species, and evaluated their drought tolerance. The results showed that: (1) 15% PEG treatment significantly impacted the height increase rate, leaf area, and biomass of all species over the control ($P<0.05$). The species with the lowest increase rate of plant height, leaf area, and biomass were NK1, NK2, and NK5, which decreased by 44.38%, 25.39%, and 48.23% compared with the control, respectively. (2) With increasing drought stress, the relative water content in leaves of each quinoa specie decreased significantly ($P<0.05$), the leaf membrane permeability, malondialdehyde (MDA), and proline (Pro) contents were increased, Pro in NK2 and NK3 were 2.69 and 1.93 times of that in the control under 15%PEG treatment, respectively. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) and ascorbic acid peroxidase (APX) were all initially rose and then declined. SOD, CAT, and APX activities reached the maximum at 5%PEG concentration, while POD activity reached the maximum at 10% concentration treatment. (3) With increasing drought stress, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), and stomatal conductance (G_s) decreased. The concentration of intercellular CO_2 (C_i) decreased first and then increased but chlorophyll (Chl) initially increased and then decreased later. Among all species, the decrease of NK5 P_n was the lowest, which was 51.15% lower than that of the control. In conclusion, the drought tolerance of quinoa was evaluated by the membership function method and the drought tolerance of different

quinoa varieties ranked as NK5>NK1>NK2>NK4>NK3.

Keywords: quinoa; PEG stress; growth status; physiological and biochemical indexes of stress resistance; photosynthetic indexes

藜麦 (*Chenopodium quinoa*) 是一年生藜科草本作物,原产于南美洲安第斯山脉,已有 5000 多年的栽植历史^[1]。中国于 1987 年由西藏农科院开始引种试验并试种成功^[2]。目前,藜麦在甘肃、青海、山西、陕西、浙江都有种植,其面积约 4.0~4.5 万 hm²。因其富含蛋白质、各种氨基酸以及较高维生素、矿物质和植物活性物质^[3-5],被誉为“谷物之母”。藜麦具有丰富的营养保健价值及预防多种疾病发生的潜在功效,得到了国内外农业及食品学家的广泛关注。因此,研究藜麦对提高膳食营养水平和调整农业种植结构具有重要的意义。

在我国,干旱、半干旱地区的面积约占国土面积的 52.5%^[6],干旱胁迫严重影响作物的生长和产量。加快耐旱作物的选育及栽培以提高干旱、半干旱区域土地的利用效率,是我国应对水分缺乏的重要策略之一。藜麦对土壤贫瘠^[7]、盐渍^[8]、干旱^[9]和霜冻^[10]等逆境均有较好耐受性,但不同品种之间抗性差异较大。近几年,国内外对藜麦抗性的研究大多集中在耐盐方面,Koyro 等^[11]发现盐胁迫下藜麦种子的活力、萌发及种子内的元素组成会发生变化,杨发荣等^[12]用隶属函数评价了 3 种藜麦的抗盐性,Schmöckel 等^[13]利用 RNAseq 和 SNP 分析了盐胁迫下藜麦跨膜蛋白的变化,Burrieza 等^[14]探讨了高浓度盐胁迫下藜麦脱水素的积累等。就干旱方面研究发现:干旱胁迫可诱导藜麦中 70s 热休克蛋白基因的表达^[15],体内脱落酸通过对气孔的调控增强其耐旱性^[16],也可增强其抗氧化能力以提高植物的耐旱性^[17]。总之,国内外对藜麦抗旱方面的研究甚少,尤其是全面研究藜麦抗性生理及抗旱品种筛选方面还未见报道。为此,本文用不同浓度 PEG 溶液模拟干旱胁迫,从形态、生理生化指标和光合参数的变化等方面评价藜麦耐旱性,旨在为藜麦的引种及耐旱品种选育提供科学依据。

1 材料与与方法

1.1 材料与处理

供试材料为 5 个藜麦品系: NK1、NK2、NK3、NK4、NK5,引进于甘肃省农业科学院种子公司。试验于 2017 年 5 月 3 日-7 月 9 日进行。选择饱满、大小一致的种子,均匀撒播于已装入压平营养土的柱形花盆(内径 20 cm,高 15 cm)内,再覆盖上 0.5

cm 厚的蛭石,轻轻压实,每个处理设 3 次重复。待藜麦长出 4~6 片叶子时(35 d 左右),用不同浓度的 PEG 溶液(5%、10%、15%)模拟干旱胁迫,每 7 d 处理一次,连续处理 3 次(每次用处理液的 1/3)。达到干旱胁迫梯度后,第 7 天测定生理生化指标,第 25 天测定形态和光合指标。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 形态指标和生物量的测定 达到干旱胁迫梯度后的第 1 天和第 25 天分别测定各品系藜麦的株高,二者差值即为株高增量。采用方格纸法^[18]测定植株自上向下第 6 个完全展开叶的叶面积。采用烘干法分别测定植株根、茎、叶的干物质量并计算总生物量、地上生物量、根冠比(根干物质量(g)/地上部干物质量(g))。

1.2.2 生理生化指标的测定 取植株自上而下第 5~7 片成熟叶片,测定叶片相对含水量(参照李合生方法^[19])、质膜透性(参照电导率仪法^[19])、丙二醛(MDA)含量(硫代巴比妥酸比色法^[19])、脯氨酸(Pro)含量(茚三酮显色法^[19])、超氧化物歧化酶(SOD)活性(氮蓝四唑(NBT)还原法^[19])、过氧化物酶(POD)活性(愈创木酚氧化法^[19])、过氧化氢酶(CAT)活性(紫外分光光度法^[19])、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性(参考 Nakano^[20]方法)等生理指标。

1.2.3 光合指标的测定 取植株自上而下第 5~7 片成熟叶片,测定叶绿素(Chl)含量(丙酮研磨法)。用 CI-310 便携式光合仪(美国 CID 公司)于晴天 9:00-11:00 测定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)等参数。

1.3 数据统计分析

采用 SPSS 19.0 统计软件对数据进行方差分析,差异显著性运用 Duncan's 检验法进行多重比较。

采用隶属函数法,对不同品系藜麦的抗旱能力进行综合评价。隶属函数值的计算公式如下:

$$\text{抗旱系数: } X = I_d / I_w$$

式中, I_d 为某一指标在干旱胁迫下的测定值, I_w 为此指标在正常培养下的测定值^[21]。

隶属值:

$$X_u = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (1)$$

$$\text{或 } X_u = 1 - (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

$$i = 1, 2, 3, \dots \quad (2)$$

式中, X 为各品种某一指标的抗旱系数, X_{\min} 和 X_{\max}

分别为所有品种此指标的最小和最大抗旱系数;若所用指标与抗旱性呈正相关,用式(1),反之用式(2)。累加各品种各指标的隶属值,并求其平均值,用平均值大小评价品种抗旱性^[22]。

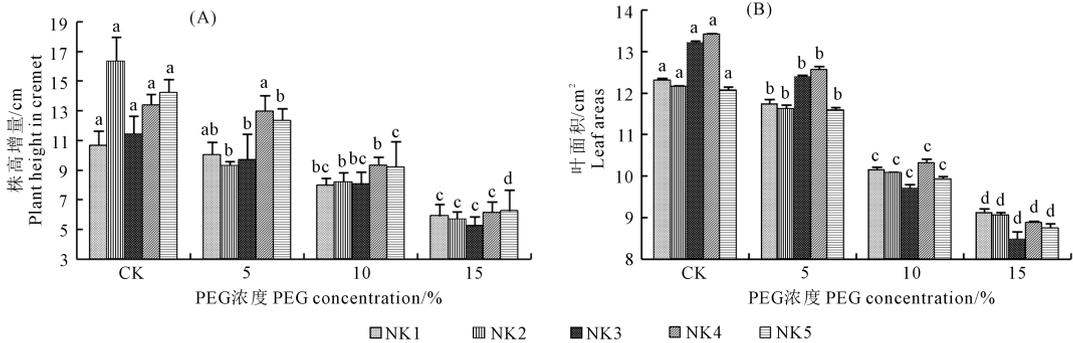
2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对藜麦生长的影响

由图 1(A)可知,15%PEG 胁迫各处理株高增量显著($P<0.05$,下同)低于相应对照,NK2、NK5、NK3、NK4 和 NK1 分别下降了 65.03%、55.97%、53.98%、53.64%、44.38%。

随着干旱胁迫的增强,各品系藜麦的叶面积显著降低(图 1(B))。15% PEG 胁迫与对照相比,NK3、NK4、NK5、NK1 和 NK2 叶面积分别下降了 35.71%、33.71%、27.44%、25.92%、25.39%。

不同干旱胁迫强度下各品系藜麦生物量积累发生明显改变(表 1)。随着干旱胁迫的增强,5 种品系藜麦总生物量、根生物量和地上生物量均不同程度降低。15%PEG 干旱胁迫显著降低了 5 种藜麦的总生物量,下降幅度依次为 NK3>NK4>NK2>NK1>NK5,分别比对照下降了 68.28%、63.97%、62.35%、54.21%和 48.23%;根生物量下降幅度小于地上生物量,15%PEG 胁迫与对照相比,NK3、NK4、NK2、NK1、NK5 的根生物量和地上生物量分别下降了 53.94%、41.84%、38.79%、30.23%和 14.50%,69.95%、66.16%、65.38%、57.53%和 52.65%。由表 1 可知,随着干旱胁迫的增强,5 种品系藜麦根冠比均呈上升趋势,15%PEG 胁迫与对照相比上升幅度由大到小依次为 NK5、NK2、NK4、NK1 和 NK3,分别上升了 80.60%、79.90%、70.32%、68.02%、53.80%。



注:不同小写字母表示处理间差异显著,下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between treatments, the same below.

图 1 PEG 处理对 5 个藜麦品系形态生长的影响

Fig.1 Effect of PEG stress on the growth morphology of five quinoa species

表 1 不同强度干旱胁迫对 5 个藜麦品系叶片生物量的影响

Table 1 Effect of different drought stress intensities on the biomass accumulation in leaves of five species

品系 Variety	处理 Treatment	单株总生物量/g Total biomass per plant	单株根生物量/g Root biomass per plant	单株地上生物量/g Above ground biomass per plant	根冠比/% Above ground to shoot
NK1	CK	0.6003±0.0569a	0.0730±0.0106a	0.5273±0.0504a	13.85±0.0168b
	5%	0.4414±0.0222b	0.0721±0.0063ab	0.3693±0.0160b	19.50±0.0095ab
	10%	0.3448±0.0210c	0.0609±0.0050ab	0.2838±0.0203c	21.54±0.0223a
	15%	0.2749±0.0235d	0.0509±0.0083b	0.2440±0.0289d	23.27±0.0661a
NK2	CK	0.7163±0.0612a	0.0816±0.0158a	0.6346±0.0467a	12.80±0.0179b
	5%	0.5348±0.0341b	0.0773±0.0120a	0.4575±0.0431b	17.13±0.0412b
	10%	0.4164±0.0212c	0.0732±0.0043a	0.3432±0.0169c	21.32±0.0031a
	15%	0.2697±0.0315d	0.0500±0.0044a	0.2197±0.0305d	23.02±0.0350a
NK3	CK	0.6312±0.0321a	0.0660±0.0158a	0.5652±0.0187a	11.64±0.0250b
	5%	0.5198±0.0337b	0.0614±0.0084ab	0.4584±0.0314b	13.42±0.0187ab
	10%	0.4667±0.0097c	0.0598±0.0098ab	0.4096±0.0171c	14.77±0.0297ab
	15%	0.2002±0.0059d	0.0304±0.0048b	0.1698±0.0033d	17.90±0.0280a
NK4	CK	0.8523±0.0464a	0.0772±0.0105a	0.7791±0.0304a	9.92±0.0143b
	5%	0.6281±0.0044b	0.0694±0.0177a	0.5587±0.0133b	12.48±0.0352ab
	10%	0.4347±0.0200c	0.0542±0.0066a	0.3805±0.0135c	14.20±0.0125ab
	15%	0.3085±0.0286d	0.0449±0.0110a	0.2636±0.0177d	16.90±0.0303a
NK5	CK	0.6939±0.0256a	0.0804±0.0040a	0.6135±0.0224a	13.11±0.0042c
	5%	0.5522±0.0303ab	0.0797±0.0016a	0.4725±0.0315ab	16.94±0.0146bc
	10%	0.4677±0.0304b	0.0785±0.0037a	0.3893±0.0267b	20.18±0.0048b
	15%	0.3592±0.0331c	0.0688±0.0065a	0.2905±0.0269c	23.68±0.0069a

注:不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$), the same as below.

2.2 干旱胁迫对藜麦抗逆生理特性的影响

2.2.1 干旱胁迫对藜麦叶片相对含水量的影响

干旱胁迫显著降低了藜麦叶片的相对含水量(图2(A)),且随着干旱强度的增强呈降低趋势。不同品系藜麦叶片相对含水量的降幅由大到小分别为NK3、NK4、NK2、NK1和NK5,15%PEG浓度处理与对照相比分别下降了29.13%、28.88%、27.58%、26.01%、25.76%。NK1、NK2、NK4叶片相对含水量始终介于NK5和NK3之间。

2.2.2 干旱胁迫对藜麦叶片质膜透性的影响 随着干旱胁迫加剧,各品系藜麦质膜透性都呈上升趋势,各品系在15%PEG浓度处理时质膜透性均显著高于对照(图2(B))。15%PEG浓度处理时NK5、NK3、NK4、NK1、NK2分别是对照的1.886倍、1.955倍、2.078倍、2.085倍和2.237倍,不同浓度PEG处理下NK5叶片质膜透性均低于其它品系,而NK3均高于其它品系。

2.2.3 干旱胁迫对不同品系藜麦叶片丙二醛(MDA)含量的影响 随着干旱胁迫的增强,不同品系藜麦叶片的MDA含量呈增加趋势(图2(C)),在轻度(5%PEG)和中度(10%PEG)干旱胁迫下,增加速度相对缓慢,在重度(15%PEG)干旱胁迫下,MDA

含量迅速积累,并达到最大值。在15%PEG处理时细胞膜系统的受损程度为:NK3>NK4>NK1>NK2>NK5,MDA含量分别比对照增大了116.63%、115.66%、82.28%、62.53%和60.53%。

2.2.4 干旱胁迫对藜麦叶片脯氨酸含量的影响 随着干旱胁迫加剧,5种品系藜麦叶内的脯氨酸都明显增加(图2(D)),在15%PEG处理时达到最大。NK2、NK5、NK1、NK4、NK3脯氨酸含量分别比对照提高了168.99%、162.18%、162.07%、110.22%和92.89%。

2.2.5 干旱胁迫对藜麦叶片抗氧化酶活性的影响 由图3(A)~图3(D)可知,干旱胁迫下不同品系藜麦CAT、POD、SOD、APX活性均呈现先升后降的规律。低胁迫水平使4种酶活性增加,高胁迫水平则使4种酶活性不断降低。各品系在15%PEG浓度处理时SOD、CAT活性均显著低于对照,POD活性与对照无显著差异,而APX则显著高于对照。在5%PEG浓度处理时各品系CAT、SOD、APX活性均增至最大,之后随干旱胁迫水平增加,叶片3种酶活性不断下降。不同浓度干旱胁迫下POD活性与其它3种酶相比有所不同,各品系在10%PEG浓度处理时POD活性达到最大,随后急剧下降。

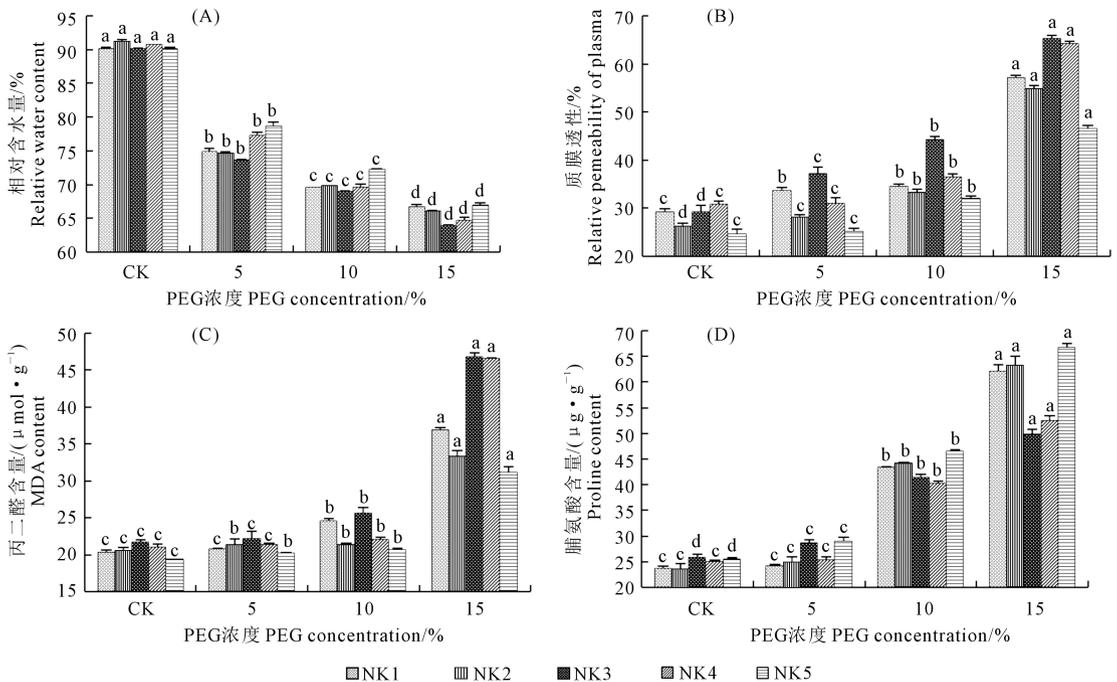


图2 PEG处理对5个藜麦品系叶片相对含水量、质膜透性、丙二醛含量、脯氨酸含量的影响

Fig.2 Effect of PEG on the content of relative water, relative permeability of plasma, content of malondialdehyde and proline in leaves of five quinoa species

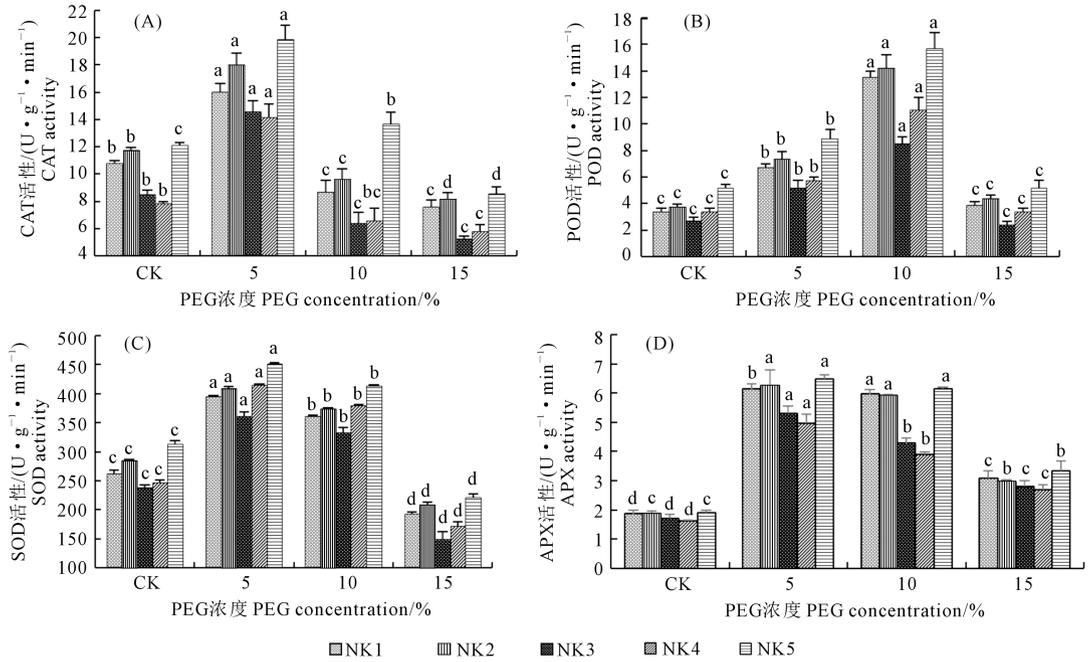


图 3 PEG 处理对 5 个藜麦品系叶片抗氧化酶活性的影响

Fig.3 Effect of PEG on the activities of CAT,POD,SOD, and APX in leaves of five quinoa species

2.3 干旱胁迫对藜麦光合特性的影响

2.3.1 干旱胁迫对藜麦叶绿素 (Chl) 含量的影响

不同强度干旱胁迫下各品系藜麦 Chl 含量呈现先升再降趋势 (图 4)。在 5%、10% PEG 浓度处理下 Chl 含量显著增加且在 10% 浓度时达到最大, 增长幅度由大到小依次为 NK5、NK2、NK1、NK3 和 NK4, 分别比对照增加了 22.07%、21.17%、21.07%、20.28% 和 16.20%。在 15% PEG 浓度处理下, Chl 含量迅速降低。

2.3.2 干旱胁迫对藜麦净光合速率 (P_n) 和蒸腾速率 (T_r) 的影响

由图 5(A) 可知, 随着干旱胁迫的增强, 各品系藜麦叶片 P_n 呈显著降低趋势; 下降幅度由大到小依次为 NK4、NK1、NK3、NK2 和 NK5, 15% PEG 浓度处理下分别比对照下降了 57.19%、56.77%、53.45%、51.16% 和 50.15%。随着干旱胁迫的增强, 各品系藜麦叶片 T_r 显著下降 (图 5(B))。不同品系均在 15% PEG 浓度处理时 T_r 降到最低, 下降幅度由大到小依次为 NK3、NK4、NK1、NK2 和 NK5, 与对照相比分别下降了 57.15%、56.50%、55.47%、49.67% 和 43.59%。

2.3.3 干旱胁迫对藜麦叶片气孔导度 (G_s) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响

藜麦叶片的 G_s 随着干旱胁迫增强呈下降趋势 (图 5(C))。15% PEG 浓度时下降幅度由大到小依次为 NK2、NK3、NK1、NK4 和 NK5, 与对照相比分别下降了 68.88%、68.70%、

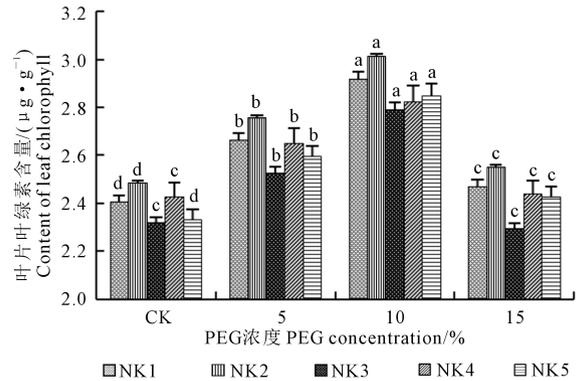


图 4 PEG 处理对 5 个藜麦品系叶片 Chl 的影响

Fig.4 Effect of PEG on chlorophyll content in leaves of five quinoa species

68.34%、67.74% 和 67.44%。由图 5(D) 可以看出, 随着干旱胁迫的增强, 各品系藜麦叶片 C_i 呈先降后升趋势, 在 10% PEG 处理时降到最低, 此胁迫水平下, NK4、NK1、NK3、NK2 和 NK5 与对照相比分别下降了 43.13%、36.36%、31.86%、25.45% 和 21.98%。

2.4 5 种藜麦品系耐旱性综合评价

对各藜麦在 15% PEG 浓度处理下生长指标、抗逆生理生化指标和光合指标进行隶属函数分析 (见表 2), 结果表明, NK1、NK2、NK3、NK4、NK5 各项指标隶属函数平均值分别为 0.666、0.599、0.144、0.371、0.885, 5 种品系藜麦抗旱性由高到低依次为 NK5、NK1、NK2、NK4 和 NK3。

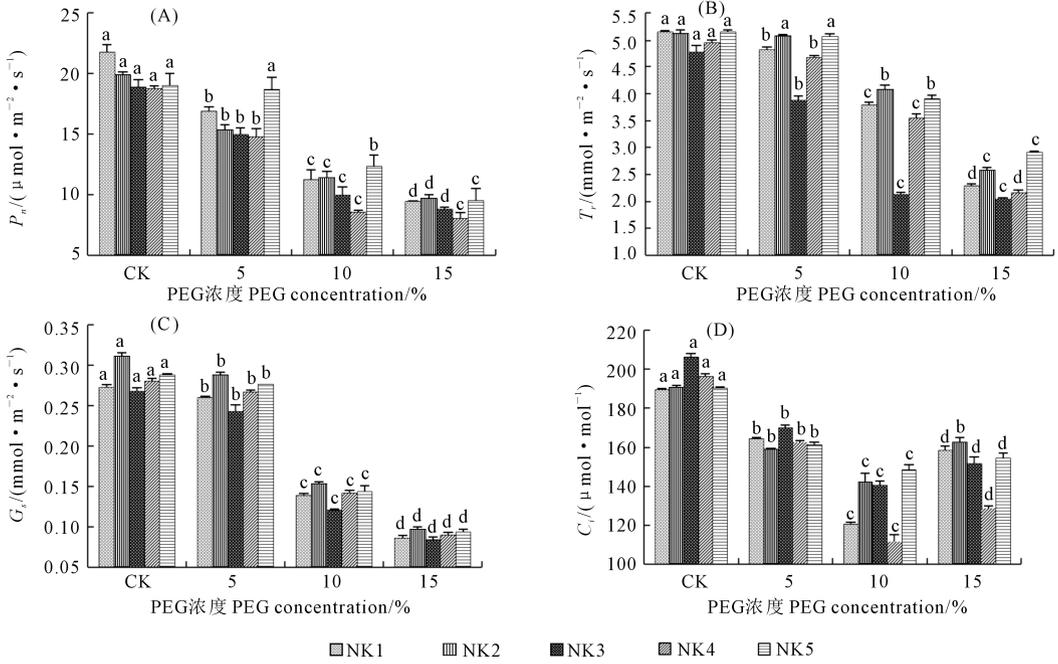


图5 PEG处理对5个藜麦品系光合特性的影响

Fig.5 Effect of PEG on the photosynthetic response of five quinoa species

表2 15%PEG浓度下5个藜麦品系各测定指标的隶属函数值

Table 2 The subject function values of 5 quinoa species under 15%PEG concentration

测定指标 Determination index	隶属函数值 Subordinate function value				
	NK1	NK2	NK3	NK4	NK5
总生物量 Total biomass/g	0.720	0.304	0.000	0.229	1.000
根生物量 Root biomass/g	0.728	0.465	0.000	0.469	1.000
地上部生物量 Above ground biomass/g	0.718	0.264	0.000	0.219	1.000
根冠比 Ratio of root to shoot/%	0.531	0.974	0.000	0.616	1.000
株高增量 Plant height increment/g	1.000	0.000	0.551	0.535	0.439
叶面积 Leaf area/cm ²	0.949	1.000	0.000	0.194	0.801
相对含水量 Relative water content/%	0.857	0.738	0.000	0.393	1.000
膜透性 Membrane permeability/%	0.435	0.000	0.804	0.455	1.000
丙二醛含量 Malonic dialdehyde content/($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.612	0.964	0.000	0.017	1.000
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity/($\mu \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	0.896	1.000	0.000	0.407	0.407
过氧化物酶 Peroxidase activity/($\mu \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	1.000	0.953	0.000	0.633	0.756
过氧化氢酶 Catalase activity/($\mu \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	0.664	0.565	0.000	1.000	0.707
抗坏血酸过氧化物酶 Ascorbateperoxidase activity/($\mu \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	0.427	0.000	0.312	0.530	1.000
脯氨酸含量 Proline content/($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.909	1.000	0.000	0.228	0.911
叶绿素含量 Chlorophyll content/($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.727	0.744	0.000	0.290	1.000
净光合速率 Net photosynthetic rate/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.060	0.856	0.531	0.000	1.000
蒸腾速率 Transpiration rate/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.124	0.551	0.000	0.048	1.000
气孔导度 Stomatal conductance/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.378	0.000	0.125	0.793	1.000
胞间CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	0.917	1.000	0.404	0.000	0.791
平均值 Mean value	0.666	0.599	0.144	0.371	0.885

3 结论与讨论

3.1 干旱胁迫对藜麦生长的影响

随着干旱胁迫的增加,各藜麦品系生物总量显著下降。干旱也促使藜麦干物质的分配发生了改变,随着干旱胁迫加重,生物量优先向根系分配,根

冠比增大,表现了植物适应干旱逆境的能力^[23];同时,随着干旱胁迫的增强,藜麦的叶面积显著降低,而叶片作为水分消耗的重要器官,在干旱胁迫条件下的变化是维持植物体内水分平衡的重要表现^[24]。本试验结果表明,与其它品系相比,NK5总生物量下降幅度最低,同时也有较高的根冠比,表现出了

较强的抗旱能力。

3.2 干旱胁迫对藜麦抗逆相关生理生化特性的影响

叶片相对含水量降幅越小,植物抗旱性就越强^[25]。本试验中 5 个藜麦品系在干旱胁迫条件下叶片相对含水量均呈显著下降的趋势。NK5 叶片相对含水量均高于其它品系且其降幅较小,对干旱的耐受性较强。干旱胁迫下植物膜蛋白受伤害导致细胞膜透性增大^[26]。通常抗旱性强的植物具有较低的电质外渗率,其上升速度也慢^[27]。MDA 是植物细胞膜脂过氧化物之一,能与细胞内各种成分发生反应,从而引起各种酶和膜的严重损伤^[28]。5 种品系藜麦叶内 MDA 含量有所增加,说明细胞膜系统受到了破坏,但在 5% 和 10% PEG 干旱胁迫下 MDA 增长较慢,说明各藜麦品系对干旱有一定的忍耐力。脯氨酸是调节植物干旱胁迫条件下细胞水势的物质之一。余玲等^[29]发现紫花苜蓿在干旱胁迫下脯氨酸含量上升,李予霞^[30]在葡萄中也发现同样结果,与前人结果一致。本试验 5 种品系藜麦叶内游离脯氨酸含量在 PEG 胁迫下均有不同程度的增加,在重度干旱胁迫下,各藜麦叶内脯氨酸含量迅速增高,说明在重度干旱胁迫下脯氨酸起着重要的作用。藜麦在 5%、10% PEG 浓度胁迫下能保持较高的抗氧化酶活性,以清除过多的活性氧,降低干旱引起的氧化损伤。15% 浓度干旱胁迫下,4 种抗氧化酶活性有所降低,可能因为严重干旱已经对藜麦造成损伤,抗氧化酶清除超氧阴离子和过氧化物能力降低。SOD、CAT、POD、APX 活性都呈现先增高后降低的规律,但 SOD、CAT 和 APX 活性在 5% 浓度时达到最高,POD 在 10% 浓度时活性达到最高,表明不同品系藜麦中 4 种抗氧化酶能力有所差异。

3.3 干旱胁迫对藜麦光合特性的影响

光合作用是构成植物生物量的基础^[33],生物量又影响着植物的发育和结构的形成^[34]。随着干旱胁迫的增强, P_n 、 T_r 、 G_s 显著下降,各品系藜麦光合能力降低,生长受到抑制,地下、地上部分生长缓慢,总生物量显著下降。在 5%、10% PEG 浓度处理下, C_i 呈降低趋势;但到 15% PEG 浓度处理时, C_i 呈增长趋势。王萍等^[35]认为沙芥幼苗叶片光合速率下降主要是由叶肉细胞同化能力降低等非气孔因素引起的。关于干旱胁迫下植物叶片中叶绿素含量的变化报道不一。任磊等^[36]认为随着干旱胁迫的增强,各品种茶菊 Chl 含量呈显著增加趋势;邬佳宝等^[37]认为随水分胁迫处理时间的延长,文冠果

叶片 Chl 含量呈下降趋势。本研究中,随着干旱胁迫增加,各品系藜麦叶片 Chl 含量呈现先增加后降低的趋势,并在 10% PEG 浓度处理时达到最大,这种趋势与时丽冉等^[38]研究结果相符。在本试验中抗旱性较强的 NK5 Chl 含量增加幅度较大,生物量和 P_n 下降幅度最小;抗旱性较弱的 NK3 Chl 含量增加幅度较小,生物量和 P_n 下降幅度较大。由此推测,在干旱胁迫下,藜麦 Chl 含量变化与 P_n 有正相关性。

综上所述,5 种品系藜麦幼苗在生长、抗逆相关生理化和光合特性等方面均对干旱胁迫表现出明显的响应,但不同品系对干旱胁迫的耐受能力及适应能力不同,且单项指标不能有效、准确地评价植物抗旱性。因此,结合隶属函数法对重度干旱胁迫下不同指标进行综合评价,5 种藜麦品系耐旱性依次为 NK5>NK1>NK2>NK4>NK3,这与其生长、生理等指标的变化相吻合。这一结论将为我国干旱、半干旱地区藜麦品系的引种和筛选提供一定的参考。

参考文献:

- [1] 肖正春,张广伦.藜麦及其资源开发利用[J].中国野生植物资源,2014,33(2):62-66.
- [2] 张崇玺,贡布扎西·旺姆.南美藜(*Quinoa*) 苗期低温冻害试验研究[J].西藏农业科技,1994,(4):49-54.
- [3] 王黎明,马宁,李頌,等.藜麦的营养价值及其应用前景[J].食品工业科技,2014,35(1):381-384.
- [4] Repocarrasco R, Espinoza C, Jacobsen S E. Nutritional value and use of the Andean crops quinoa (*Chenopodium quinoa*) and kaniwa (*Chenopodium pallidicaule*) [J]. Food Reviews International, 2003, 19(1-2):179-189.
- [5] Vegagálvez A, Miranda M, Vergara J, et al. Nutrition facts and functional potential of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.), an ancient Andean grain; a review[J]. Journal of the Science of Food & Agriculture, 2010, 90(15):2541.
- [6] 宋家壮,李萍萍,付为国.水分胁迫及复水对藜草生理生化特性的影响[J].草业学报,2012,21(2):62-69.
- [7] Jacobsen S E, Mujica A, Jensen C R. The resistance of quinoa to adverse abiotic factors[J]. Food Reviews International, 2003, 19(1-2):99-109.
- [8] Read J J. Effect of mixed-salt salinity on growth and ion relations of a quinoa and a wheat variety[J]. Journal of Plant Nutrition, 2002, 25(12):2689-2704.
- [9] Raney J A, Reynolds D J, Elzinga D B, et al. Transcriptome analysis of drought induced stress in *Chenopodium quinoa* [J]. American Journal of Plant Sciences, 2014, 5(3):338-357.
- [10] Jacobsen S E, Monteros C, Christiansen J L, et al. Plant responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to frost at various phenological stages[J]. European Journal of Agronomy, 2005, 22(2):131-139.
- [11] Koyro H W, Eisa S S. Effect of salinity on composition, viability and

- germination of seeds of *Chenopodium quinoa* Willd.[J]. Plant & Soil, 2008,302(1-2):79-90.
- [12] 杨发荣,刘文瑜,黄杰,等.不同藜麦品种对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价[J].草业学报,2017,26(12):77-88.
- [13] Schmöckel S M, Lightfoot D J, Razali R, et al. Identification of putative transmembrane proteins involved in salinity tolerance in *Chenopodium quinoa* by integrating physiological data, RNAseq, and SNP analyses[J]. Frontiers in Plant Science,2017,8(15):1023.
- [14] Burrieza H P, Koyro H W, Tosar L M, et al. High salinity induces dehydrin accumulation in *Chenopodium quinoa*, Willd. cv. Hualhuas embryos[J]. Plant & Soil,2012,354(1-2):69-79.
- [15] Liu J, Wang R, Liu W, et al. Genome-wide characterization of heat-shock protein 70s from *Chenopodium quinoa* and expression analyses of *Cqhsps70s* in response to drought stress[J]. Genes,2018,9(2):35.
- [16] Jacobsen S E, Liu F, Jensen C R. Does root-sourced ABA play a role for regulation of stomata under drought in quinoa (*Chenopodium quinoa*, Willd.) [J]. Scientia Horticulturae,2009,122(2):281-287.
- [17] Fischer S, Wilckens R, Jara J, et al. Variation in antioxidant capacity of quinoa (*Chenopodium quinoa* Will.) subjected to drought stress [J]. Industrial Crops & Products,2013,46(3):341-349.
- [18] 冯冬霞,施生锦.叶面积测定方法的研究效果初报[J].中国农学通报,2005,21(6):150-152,155.
- [19] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:46-57.
- [20] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. Plant & Cell Physiology,1981,22(5):867-880.
- [21] 李忠旺,陈玉梁,罗俊杰,等.棉花抗旱品种筛选鉴定及抗旱性综合评价方法[J].干旱地区农业研究,2017,35(1):240-247.
- [22] 张丽华,赵洪祥,谭国波,等.不同玉米杂交种抗旱性比较研究[J].玉米科学,2012,20(3):29-33.
- [23] 李文尧,张岁岐,丁彦彦,等.干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系[J].生态学报,2010,30(19):5140-5150.
- [24] 蔡海霞,吴福忠,杨万勤.干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响[J].生态学报,2011,31(9):2430-2436.
- [25] 李仲芳.植物生理学实验指导[M].成都:西南交通大学出版社,2012:92-93.
- [26] 陈爱葵,韩瑞宏,李东洋,等.植物叶片相对电导率测定方法比较研究[J].广东教育学院学报,2010,30(5):88-91.
- [27] 赵欣欣,贾恩吉,于运国,等.玉米杂交种抗旱性鉴定与选择[J].吉林农业大学学报,2000,22(2):56-61.
- [28] 王瑾,刘桂茹,杨学举.PEG胁迫下不同抗旱性小麦品种幼苗形态及主要理化特性的比较[J].河北农业大学学报,2005,28(5):6-10.
- [29] 余玲,王彦荣, Garnettrevor,等.紫花苜蓿不同品种对干旱胁迫的生理响应[J].草业学报,2006,15(3):75-85.
- [30] 李予霞,崔百明,董新平,等.PEG处理下葡萄试管苗脯氨酸及内源ABA含量变化的研究[J].石河子大学学报(自然科学版),2004,22(1):43-45.
- [31] 郭郁频,米福贵,闫利军,等.不同早熟禾品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J].草业学报,2014,23(4):220-228.
- [32] Ajay A. Oxidative stress and antioxidative system in plants[J]. Soviet Physics Doklady,2005,16(10):1227-1238.
- [33] 王文林,万寅婧,刘波,等.土壤逐渐干旱对菖蒲生长及光合荧光特性的影响[J].生态学报,2013,33(13):3933-3940.
- [34] 宇万太,于永强.植物地下生物量研究进展[J].应用生态学报,2001,12(6):927-932.
- [35] 王萍,张希夷,石磊.干旱胁迫下沙芥幼苗叶片光合特性和叶绿素荧光参数的变化[J].干旱地区农业研究,2017,35(3):159-163.
- [36] 任磊,赵夏陆,许靖,等.4种茶菊对干旱胁迫的形态和生理响应[J].生态学报,2015,35(15):5131-5139.
- [37] 郭佳宝,马明科,张刚,等.文冠果对干旱胁迫的光合生理响应[J].干旱地区农业研究,2014,32(5):55-60.
- [38] 时丽冉,王玉平,刘国荣,等.干旱胁迫对地被菊光合生理特性及水分利用率的影响[J].河南农业科学,2011,40(3):119-121.

(上接第22页)

- [13] Hilda A, Babak D H, Azra A A. Morpho-physiological responses of Rocket (*Eruca sativa* L.) varieties to sodium sulfate (Na_2SO_4) stress: an experimental approach [J]. Acta Physiol Plant, 2016,38(10):246.
- [14] 方彦,孙万仓,武军艳.芸芥自交亲和和相关基因的差异显示及表达分析[J].中国油料作物学报,2014,36(5):580-585.
- [15] 孙万仓.中国芸芥的分布、类型划分及油菜-芸芥杂交亲和性研究[D].长沙:湖南农业大学,2000.
- [16] 闫旭东.植物耐盐性鉴定及评价技术规程[M].北京:中国农业科学技术出版社,2012:27-28.
- [17] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.
- [18] 苏国兴,洪法水.桑品种耐盐性的隶属函数法之评价[J].江苏农业科学,2002,18(1):42-47;144,228-230.
- [19] 柴媛媛,史团省,谷卫彬.种子萌发期甜高粱对盐胁迫的响应及其耐盐性综合评价分析[J].种子,2008,27(2):43-46.
- [20] 吴家富,杨博文,向珣朝,等.不同水稻种质在不同生育期耐盐鉴定的差异[J].植物学报,2017,52(1):77-88.
- [21] 李娜,陈红,裴孝伯,等.外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜幼苗耐盐性的影响[J].热带作物学报,2013,34(7):1359-1364.
- [22] 于洁,贾振宇,黄帆,等.5份不同来源扁豆幼苗期的耐盐性比较[J].草地学报,2016,24(2):459-461.