文章编号:1000-7601(2023)06-0079-09 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2023.06.09

芥甘种间杂交甘蓝型油菜花期干旱响应研究

程田田,陈 佳,赖 铭,张 军,刘宏宇,蒙祖庆,宋丰萍

(西藏农牧学院植物科学学院,西藏 林芝 860000)

摘 要:以两个抗旱性不同的芥甘种间杂交获得的甘蓝型油菜品系‘290’和‘299’为材料,设置 3 种干旱处理,即 T1(10 cm 土层土壤含水量 13%~17%)、T2(10 cm 土层土壤含水量 7%~9%)、CK(10 cm 土层土壤含水量 48%~49%),研究新型甘蓝型油菜花期干旱下丙二醛和脯氨酸含量以及抗氧化酶活性等,结果表明:(1)花期干旱处理可同时诱导油菜叶片和花蕾中丙二醛的积累,随着干旱程度的加剧,叶片中丙二醛含量较对照增幅持续增加,其中抗旱品系‘290’与不抗旱品系‘299’在 T1 干旱下,叶片较对照分别增加了 0.28%和 63.83%;T2 干旱下,叶片丙二醛含量较对照分别增加了 29.12%和 64.18%。叶绿素 a/b 值持续下降,其中,T1 处理下品系‘290’与‘299’叶片中叶绿素 a/b 的含量与对照相比分别降低了 7.43%和 22.70%;T2 处理下,品系‘290’与‘299’叶片中叶绿素 a/b 的含量与对照相比分别降低了 20.59%和 26.61%。花蕾中丙二醛含量较对照的增幅在较重干旱下有所降低且低于叶片。表明在较重的干旱胁迫下,花蕾的细胞膜受氧化伤害程度小于叶片,而不抗旱品系受害更明显。(2)干旱处理可诱导油菜叶片和花蕾中脯氨酸含量和抗氧化酶活性的增加,在轻度干旱 T1 处理下叶片中脯氨酸和抗氧化酶含量较对照增加明显,其中,品系‘290’与‘299’叶片中脯氨酸积累量分别较对照增加 1583.45%和 838.32%;叶片中过氧化氢酶(CAT)活性较对照分别增加了 185.71%和 173.53%;叶片中过氧化物酶(POD)分别较对照增加了 140.52%和 42.80%;叶片中超氧化物歧化酶(SOD)活性分别较对照增加了 93.62%和 68.59%;随着干旱胁迫的加剧,重度干旱 T2 处理下叶片的脯氨酸较对照增幅与轻度干旱 T1 相比有所下降,其中,品系‘290’与‘299’叶片中脯氨酸积累量分别较对照增加了 992.67%和 635.37%。叶片中 CAT 活性较对照分别增加了 278.94%和 231.09%;叶片中 POD 活性较对照分别增加了 85.00%和 47.06%;叶片中品系‘290’的 SOD 活性较对照增加了 41.84%,品系‘299’的 SOD 活性较对照降低了21.79%,而花蕾较对照除 SOD 活性外均有持续增加。T1 处理的抗旱品系表现更明显。表明轻度干旱下油菜主要启动叶片的防御机制,而重度干旱下应激性启动花蕾防御机制,防止花蕾的脱水,以保证最大限度结实。(3)干旱处理后恢复生长至成熟期,对产量构成因素的考察表明,单株有效角果总数下降明显,经 T1 干旱处理植株,品系‘290’与‘299’单株有效角果总数降幅分别为 18%和 47%;经 T2 干旱处理植株,品系‘290’与‘299’单株有效角果总数降幅分别约为 18%和 54%,而每角果粒数和千粒重受害相对较小。表明干旱恢复生长阶段的干物质优先分配给籽粒,进而保证了结实。

关键词:甘蓝型油菜;芥甘杂交种;花期干旱;生理响应

中图分类号:S565.4 **文献标志码**:A

Drought response during flowering stage of new type *Brassica napus* L. derived from interspecific hybridization between *B. juncea* × *B. napus*

CHENG Tiantian, CHEN Jia, LAI Ming, ZHANG Jun, LIU Hongyu, MENG Zuqing, SONG Fengping

(*Xizang Agriculture and Animal Husbandry College*, *Linzhi*, *Xizang* 860000, *China*)

Abstract: The contents of malondialdehyde, proline and antioxidant enzyme activities of new *Brassica napus* L. under drought were studied by crossing two varieties (‘290’ and ‘299’) of brassica napus with different drought resistance, under the three drought treatments of T1 (13%~17% soil moisture in 10 cm layer), T2 (7%~9% soil moisture in 10 cm layer), and CK (48%~49% soil moisture in 10 cm layer). The results showed as follows: (1) The accumulation of malondialdehyde in leaves and buds of rapeseed was induced by drought treatment

收稿日期:2022-11-26 **修回日期**:2023-04-02

基金项目:国家自然科学基金项目(31860387,31360341);西藏自治区自然科学基金项目(XZ2017ZRG-35(Z))

作者简介:程田田(1993-),女,江苏连云港人,硕士研究生,研究方向为作物逆境生理生态。E-mail:1203197902@qq.com

通信作者:宋丰萍(1980-),女,山东泰安人,副教授,主要从事作物种质资源创新及逆境生理调控研究。E-mail:songfengping99@126.com

at flowering stage. The malondialdehyde content in leaves continued to increase with the severity of drought. Drought-resistant strain '290' and non-drought-resistant strain '299' increased by 0.28% and 63.83%, respectively, compared with the control under T1 drought. Under T2 drought, malondialdehyde content in leaves increased by 29.12% and 64.18% compared with control, respectively. The value of chlorophyll a/b decreased continuously, and the content of chlorophyll a/b in the leaves of strains '290' and '299' under T1 drought decreased by 7.43% and 22.70% compared with the control, respectively. Under T2 drought, the content of chlorophyll a/b in the leaves of strains '290' and '299' decreased by 20.59% and 26.61%, respectively, compared with the control. The increase of malondialdehyde content in flower bud was lower than that in control under severe drought. The results showed that under severe drought stress, the cell membrane of flower bud was less damaged by oxidation than that of leaf, and the damage of non-drought-resistant strain was more obvious. (2) Drought treatment can induce the increase of proline content and antioxidant enzyme activity in leaves and buds of rapeseed, and the contents of proline and antioxidant enzyme in leaves of mild drought T1 were significantly increased compared with the control. The accumulation of proline in leaves of strains '290' and '299' was increased by 1583.45% and 838.32% compared with the control, respectively. The catalase (CAT) activity in leaves was increased by 185.71% and 173.53%, respectively. The peroxidase (POD) in leaves was increased by 140.52% and 42.80% compared with control. The activity of superoxide dismutase (SOD) in leaves was increased by 93.62% and 68.59%, respectively. With the aggravation of drought stress, the increase of proline in leaves under severe drought T2 decreased compared with that under mild drought T1, and the accumulation of proline in leaves of strain '290' and '299' increased by 992.67% and 635.37%, respectively. CAT activity in leaves was increased by 278.94% and 231.09%, respectively. POD activity in leaves was increased by 85.00% and 47.06% compared with control. The SOD activity of strain '290' in leaves increased by 41.84%, and that of strain '299' decreased by 21.79%, while the activity of SOD in flower buds increased continuously. The drought-resistant strains treated with T1 showed more obvious performance. The results showed that under mild drought, rape mainly activated the defense mechanism of leaves; while under severe drought, stress activated the defense mechanism of buds to prevent the dehydration of buds and ensure the maximum fruiting. (3) After drought treatment, the total number of effective siliqua per plant decreased significantly. After T1 drought treatment, the total number of effective siliqua per plant decreased by 18% and 47%, respectively. After T2 drought treatment, the total number of effective siliqua per plant of strains '290' and '299' decreased by about 18% and 54%, respectively, while the number of nuts per siliqua and 1000-grain weight suffered relatively little. The results showed that dry matter was preferentially allocated to seeds in the growth stage of drought recovery, thus ensuring siliqua bearing.

Keywords: *Brassica napus L.*; interspecific hybrid of *B. juncea*×*B. napus*; flowering drought; physiological response

季节性干旱和区域性降水减少是油菜生产面临的主要自然灾害之一[1-2],在油菜生长的各个时期均可能受到干旱威胁。我国西藏高原大部分干旱半干旱地区降水量少且蒸发量大[3-4],土壤干旱和大气干旱并存,干旱风险较大。初花期是油菜生殖生长的关键时期,初花期干旱影响油菜正常生长、授粉受精、开花结实,最终导致产量降低和品质下降[5-7]。探讨高原气候下油菜花期干旱下的受害和保护机制,有利于丰富花期干旱逆境研究理论,指导干旱区油菜生产策略,以应对减产风险。

油菜适应干旱环境是一个复杂的生物学过程,前人从表型、生理生化和分子生物学等多层次探讨了油菜的抗旱机制。研究发现,油菜在干旱胁迫下的适应方式是多种多样的,涉及到减缓植株生长,特定基因的上调或下调,瞬时 ABA 水平的增加,可溶性溶质和保护性酶的积累,抗氧化剂水平的提高以及抑制能量消耗途径等方面,具有综合性的干旱抵御机制。这些生物学变化有利于提高油菜的水分利用效率,以避免脱水给油菜植株带来的伤害[8]。为了改良油菜的抗旱适应性,基于全基因测序技术和生物信息学分析,挖掘抗旱相关基因,通过转基因的方法改良油菜的抗旱性。通过乙烯信号因子激活并过表达 *B. rapa* 的乙烯响应因子提高油菜的抗旱性[9]。通过 ABA 信号转导途径,下调法尼基转移酶导油菜叶片气孔关闭,减少蒸腾,防止细胞脱水提高油菜的抗旱性[10]。此外,提高油菜的

抗氧化系统被认为是一种有效的抗旱改良方法,干旱下施用植物激素油菜素内酯提高油菜叶片抗氧化酶活性和脯氨酸含量的积累,防止叶片细胞脱水,有利于干旱处理后生理机能的恢复[11]。同时干旱下施用外源植物激素 ABA 也可以诱导叶片脯氨酸的积累,关闭气孔并降低光合合成,起到提高油菜抗旱性的作用。

抗旱是一个复杂的数量性状,干旱下油菜叶片脯氨酸的积累,叶片叶绿素的稳定,以及油菜抗旱性的提高很大程度上是由遗传因素引起[12]。抗旱种质的选育和利用是一种理想的提高作物抗旱性的方法。白菜型油菜抗旱品种选育是在干旱环境下,通过产量、收获指数、千粒重和每角果粒数等综合性状来提高抗旱种质的筛选效率[13]。甘蓝型油菜利用开花时间和收获指数筛选抗旱种质。为了创造新的抗旱种质,利用胚抢救方法,实现野生芸苔属种质与油菜的远缘杂交[14];或者利用种间杂交方法,将野生种的抗旱基因导入到油菜。

芥菜型油菜在西藏高原干旱气候下长期栽培,抗旱性强、适应性广,而甘蓝型油菜引入我国较晚,遗传基础狭窄,生长受限。为此,本研究利用芥甘种间杂交的方法试将芥菜型油菜抗旱性导入甘蓝型油菜提高甘蓝型油菜的高寒区干旱适应性。基于前期抗旱筛选和种间杂种的细胞学鉴定的研究成果[15],进一步开展花期干旱下种间杂种叶片和花蕾的抗旱生理研究,揭示花期干旱处理下抗旱油菜新种质的抗旱生理机制。研究结果可为西藏干旱区油菜生产提供理论和实践依据。

1　材料与方法

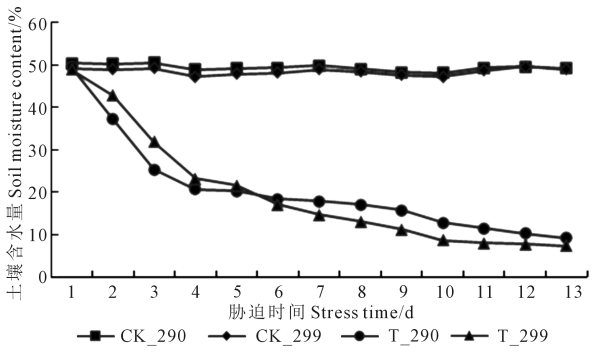
1.1　试验材料

前期以西藏芥菜型油菜(*Brassica juncea*)与甘蓝型油菜(*B. napus*)种间进行有性杂交,定向选育获得了甘蓝型油菜高世代稳定新群体,对 74 份甘蓝型油菜新品种从萌发期、苗期等生育期进行抗旱性筛选,得到两个抗旱极端品系,即抗旱品系‘290’和不抗旱品系‘299’。本研究以其为对象,开展相关抗旱机制研究。参试材料由西藏农牧学院蒙祖庆教授选育并提供。

1.2　试验设计

试验地点为西藏农牧学院试验农场(巴宜区八一镇),该农场毗邻林芝地区气象站。试验区海拔 2 970 m,具有昼夜温差大、日照充足、雨季短、蒸发量大、空气干燥等特点,年降水量 600~1 000 mm。该农场的土壤呈微酸性,速效氮、磷含量较丰富,有机质、速效钾含量较少,土壤沙性土质,肥力适中[16]。采用塑料桶(内径 30 cm,高 35 cm)栽培,桶部穿孔,每桶装混合土沙 15 kg,V(土)∶V(沙)= 3∶1,最大持水量为 28.52%,施氮磷钾复合肥 2.5 g。在油菜花期,将塑料桶置于抗旱试验棚进行干旱处理,设置 3 种处理,包括干旱处理 T1(10 cm 土层土壤含水量 13%~17%)、T2(10 cm 土层土壤含水量 7%~9%)、CK (10 cm 土层土壤含水量 48%~49%),用水分测定仪监测土壤水分,图 1 为土壤含水量随干旱胁迫时间的变化趋势。

干旱处理结束后,采取不同水分处理植株的叶片和花蕾,每个处理 3 次重复。分别测定叶绿素含量、丙二醛含量、脯氨酸含量、叶绿素 a/b 含量、过氧化物酶(POD)活性、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性。干旱处理结束后进行复水处理,使土壤含水量恢复到对照水平,进行正常水分管理,至成熟期收获并考种,成熟期 CK 均为正常水分管理下成熟的植株。



注:T 表示干旱胁迫土壤的平均含水量。

Note: T represents the average water content of drought-stressed soil.

图 1　土壤含水量随干旱胁迫时间的变化趋势

Fig.1　Variation trend of soil water content with drought stress time

1.3　生理生化指标测定方法

采用无水乙醇浸泡法测定叶绿素含量[17],采用双组分分光光度计法测定丙二醛含量[18],采用磺基水杨酸法测定脯氨酸含量[18],采用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性[18],采用氮蓝四唑法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性[18],采用紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性[18]。

1.4　产量构成性状考察

将成熟的植株连根挖起,根用清水洗净,装入网袋中晒干,考察单株有效角果总数、每角果粒数、千粒重、单株粒重。参考盖钧镒[19]主编《作物育种学各论》油菜部分的附件《油菜主要育种性状的记载方法和标准》进行。

各性状的相对受害值(α 值)=(对照测定值-

处理测定值)/对照测定值

1.5 数据处理与分析

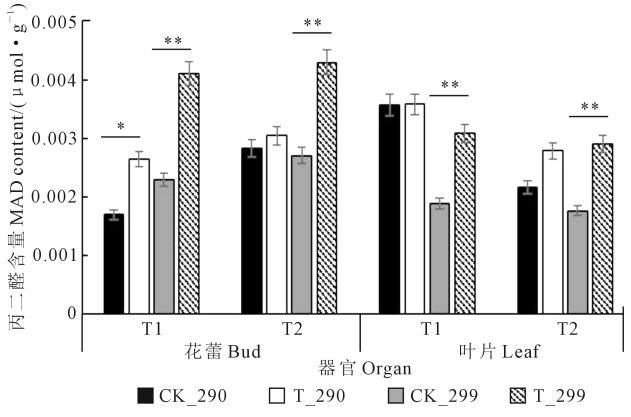
采用 Microsoft Office Excel 2010 和 SPSS 25 软件进行数据处理及分析。

2 结果与分析

2.1 花期干旱对油菜生理指标的影响

2.1.1 干旱处理对油菜花蕾与叶片丙二醛含量的影响 油菜花期干旱后,分别测定两个抗旱差异品系花蕾及叶片中丙二醛的含量。如图 2 所示,T1 干旱下,抗旱品系‘290’与不抗旱品系‘299’花蕾中丙二醛含量较对照分别增加了 55.80%和 78.91%,叶片较对照分别增加了 0.28%和 63.83%。T2 干旱下,花蕾较对照分别增加了 7.59%和 58.66%;两个品系叶片丙二醛含量较对照分别增加了 29.12%和 64.18%。其中不抗旱品系‘299’花蕾与叶片的丙二醛含量较对照变化差异极显著。植物组织中的丙二醛含量是反映植物逆境中膜脂过氧化程度的衡量指标。本试验结果表明,花期不同干旱胁迫下,T1 干旱对油菜花蕾造成的伤害大于叶片,其中不抗旱品系受害较重,T2 干旱对油菜叶片的伤害大于花蕾,不抗旱品系对干旱胁迫更敏感。

2.1.2 干旱处理对花蕾与叶片脯氨酸含量的影响 脯氨酸是细胞中重要的渗透调节物质,能够维持细胞的正常代谢,保护膜蛋白,维持细胞水分,可作为抗逆性指标之一。如图 3 所示,花期不同干旱程度处理后,参试两个品系花蕾和叶片中的脯氨酸含量较对照均呈明显的上升趋势,且其花蕾与叶片中



注:**表示极显著相关($P<0.01$);*表示显著相关($P<0.05$)。下同。

Note: ** represents extremely significant correlation ($P<0.01$), * represents significant correlation ($P<0.05$). The same below.

图 2 不同程度干旱对抗旱品系‘290’与不抗旱品系‘299’花蕾与叶片丙二醛含量的影响

Fig.2 Effects of different degrees of drought on the content of malondialdehyde in buds and leaves of drought-resistant strain ‘290’ and non-drought-resistant strain ‘299’

脯氨酸含量均与对照呈极显著的差异。其中 T1 干旱处理下,品系‘290’与‘299’叶片中脯氨酸积累量增加明显,分别较对照增加 1583.45%和 838.32%。同时花蕾中脯氨酸含量较对照分别增加 586.18%和 551.03%。随着干旱程度的加强,T2 处理下花蕾中的脯氨酸含量较对照增加幅度升高,参试品系‘290’和‘299’的花蕾脯氨酸含量较对照分别增加了774.57%和777.03%,叶片中的脯氨酸积累量较对照的增加幅度与 T1 增幅相比有降低,分别较对照增加了 992.67%和 635.37%。表明不同干旱程度下,参试油菜植株渗透调节发生策略性的改变,其中 T1 干旱胁迫下油菜叶片的渗透调节能力明显强于花蕾,随着干旱的加剧,叶片的渗透调节能力下降,花蕾的渗透调节能力增强。进一步表明重度干旱下油菜植株通过增加花蕾的脯氨酸含量,防止花蕾脱水,最大限度保证结实,从而实现自我保护。

2.1.3 叶绿素 a/b 含量变化 植物光合色素中,叶绿素是最重要的一类色素,其含量的高低直接影响到光合作用和作物的生长速度,最终影响产量与品质。本试验西藏油菜花期不同程度干旱处理后分别测定参试品系叶片中的叶绿素 a、b 含量,如图 4 所示,在不同干旱处理下,参试两品系叶片中叶绿素 a/b 的含量较对照均无显著变化。其中,T1 干旱下品系‘290’与‘299’叶片中叶绿素 a/b 的含量与对照相比分别降低了7.43%和 22.70%;T2 干旱下,品系‘290’与‘299’叶片中叶绿素 a/b 的含量与对照相比分别降低了20.59%和 26.61%。在不同干旱处理下,品系‘299’叶片中叶绿素 a/b 含量的降幅高于品系‘290’,表明干旱对不抗旱品系的光合色素的伤害大于抗旱品系。

2.1.4 不同程度干旱下花蕾与叶片过氧化氢酶(CAT)活性比较分析 CAT 主要功能是清除植物体内产生的 H_2O_2,是生物防治活性氧伤害的重要保

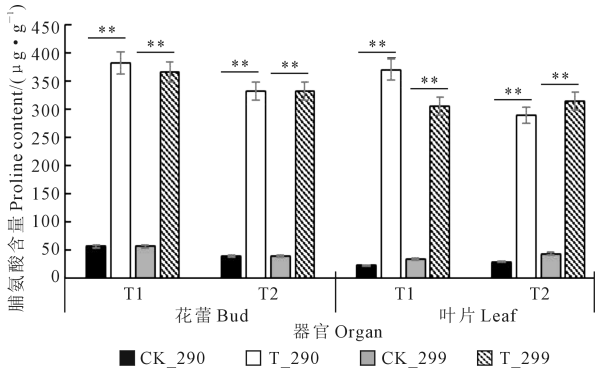


图 3 不同程度干旱对品系‘290’与‘299’花蕾与叶片脯氨酸含量的影响

Fig.3 Effects of different degrees of drought on proline content in flower buds and leaves of strain ‘290’ and ‘299’

护酶之一。油菜花期干旱后,分别测定两个抗旱差异品系中花蕾及叶片中 CAT 活性。如图 5 所示,除了在 T1 干旱下品系‘290’花蕾中 CAT 活性较对照变化差异不显著外,其他不同程度干旱下参试两品系花蕾与叶片的 CAT 活性较对照均产生了极显著的差异。其中,T1 干旱下,抗旱品系‘290’与不抗旱品系‘299’花蕾中 CAT 活性较对照分别降低了 33.34% 和 71.05%,而叶片较对照分别增加了 185.71% 和 173.53%。T2 干旱下,花蕾较对照分别增加了 333.28% 和 271.80%;叶片较对照分别增加了 278.94% 和 231.09%。表明轻度干旱可诱导抗旱品系油菜叶片的 CAT 活性增强,而在较重干旱下,花蕾中 CAT 活性较对照增幅明显,以减轻重度干旱下花蕾中活性氧的危害。

2.1.5　不同程度干旱下花蕾与叶片过氧化物酶(POD)活性比较分析　POD 主要功能是清除 H_2O_2 与其他有机氢化物的重要酶,干旱下 POD 可通过活性氧的清除减少对植株细胞的伤害。花期不同干旱程度处理后,参试油菜品系花蕾和叶片中的 POD 活性如图 6 所示,不同干旱程度下参试两品系花蕾和叶片中的 POD 活性较对照含量均呈上升趋势。其中 T1 干旱处理下,品系‘290’与‘299’叶片中 POD 活性分别较对照增加 140.52% 和 42.80%,其中,抗旱品系‘290’叶片中 POD 活性较对照产生了极显著差异。同时花蕾中两品系 POD 活性分别增加8.48% 和 0.57%,变化差异不显著。随着干旱程度的加强,T2 干旱下花蕾中的 POD 活性较对照增加幅度升高,参试品系‘290’和‘299’的花蕾 POD 活性较对照分别显著增加了 158.70% 和 102.29%,叶片中的 POD 活性分别较对照显著增加了 85.00% 和47.06%。表明 T1 轻度干旱下叶片中 POD 起到主要的酶促防御作用,随着干旱的加剧,油菜植株通过提高花蕾中 POD 活性,减少花蕾细胞伤害,最大程度的保证结实。

2.1.6　不同程度干旱下花蕾与叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性比较分析　SOD 是一种金属辅酶,具有特定的生物催化功能,作为植物抗氧化的第一道防线,具有催化超氧化物的歧化反映,减轻活性氧对植物细胞伤害。主要作用是清除植物体内超氧阴离子[20]。油菜花期干旱后,分别测定两个抗旱差异品系中花蕾及叶片中 SOD 活性,如图 7 所示,T1 干旱下,参试品系‘290’和‘299’的叶片的 SOD 活性分别较对照增加 93.62% 和 68.59%,变化差异极显著且叶片中 SOD 活性明显大于花蕾,花蕾的 SOD 活性分别较对照增加 67.82% 和 33.01%,其中,抗旱品系‘290’变化差异极显著;随着干旱程度的加剧,T2 干旱下,抗旱品系‘290’花蕾和叶片中 SOD 活性较对照分别显著增加了 109.84% 和 41.84%;而不抗旱品系‘299’花蕾和叶片中 SOD 活性较对照分别降低了18.94% 和 21.79%,其中叶片中 SOD 活性较对照产生了极显著的变化。表明轻度干旱 T1 处理下,SOD

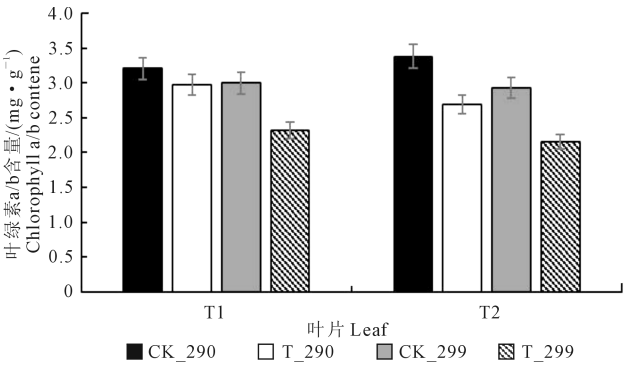


图 4　不同程度干旱对品系‘290’与‘299’叶片叶绿素 a/b 含量的影响

Fig.4　Effects of drought on chlorophyll a/b content in the leaves of strain ‘290’ and ‘299’

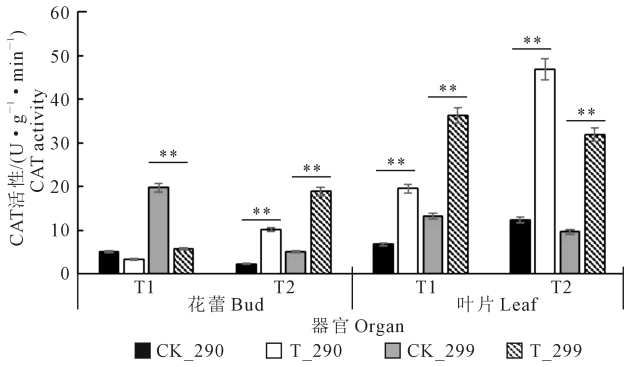


图 5　不同程度干旱对品系‘290’与‘299’花蕾与叶片过氧化氢酶(CAT)活性的影响

Fig.5　Effects of different degrees of drought on CAT activity in bud and leaf of strain ‘290’ and ‘299’

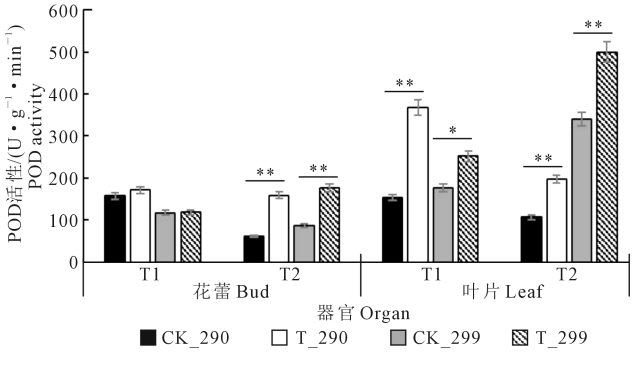


图 6　不同程度干旱对品系‘290’与‘299’花蕾与叶片过氧化物酶(POD)活性的影响

Fig.6　Effects of different degrees of drought on POD activity in bud and leaf of strain ‘290’ and ‘299’

的积累主要集中在叶片,随着干旱的加剧,抗旱品系花蕾的 SOD 活性的增幅较对照大于叶片,以减少花蕾细胞的伤害,最大程度地保证结实;而不抗旱品系叶片和花蕾的 SOD 活性较对照有降低,干旱下受害较重。

2.2 不同程度干旱复水对成熟期油菜产量构成因素的影响

西藏油菜花期干旱过程中,可见油菜开花时间缩短并伴有复水后落花的现象,为此本试验考察了干旱复水至成熟期的产量构成变化,结果如表 1 所示,经不同干旱时间处理后,单株有效角果总数、每个角果粒数、千粒重、单株粒重均有不同程度的下降,且随着干旱胁迫程度的加剧,各产量性状下降幅度增大。经 T1 干旱处理植株,品系‘290’与‘299’单株粒重降幅分别为 20%和 45%;经 T2 干旱处理的植株,品系‘290’与‘299’单株粒重降幅分别为 38%和 59%,且参试两品系单株粒重较对照变化均差异显著。就各产量构成因素而言,单株有效角果总数下降幅度最大。经 T1 干旱处理植株,品系‘290’与‘299’单株有效角果总数降幅分别为 18%和 47%;经 T2 干旱处理植株,品系‘290’与‘299’单株有效角果总数降幅分别为约 18%和 54%,其中,在不同程度干旱处理下不抗旱品系‘299’单株有效角果总数较对照均产生显著差异。T1 处理下,品系‘290’与‘299’每个角果粒数的降幅分别为 10%和 8%;经 T2 处理,品系‘290’与‘299’每个角果粒数的降幅分别为 28%和 11%,其中,在 T2 干旱处理下,抗旱品系‘290’每个角果粒数较对照差异显著。经 T1 处理,品系‘290’和‘299’千粒重的降幅不明显,分别为 3%和 6%,较对照差异不显著;经 T2 处理的品系‘290’与‘299’千粒重降幅分别为 9%和 12%,较对照变化差异不显著。

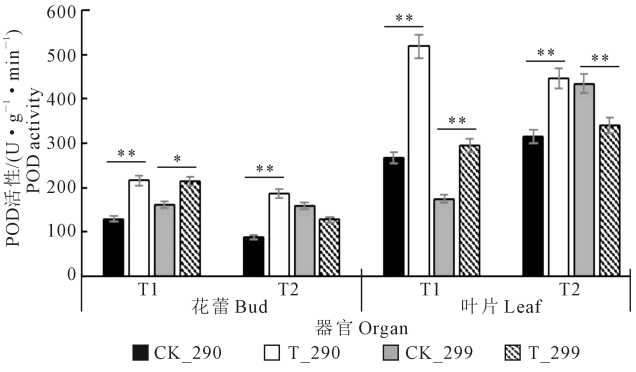


图 7 不同程度干旱对品系‘290’与‘299’花蕾与叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

Fig.7 Effects of different degrees of drought on SOD activity in bud and leaf of strain ‘290’ and ‘299’

表 1 花期干旱对油菜产量构成因素的影响

Table 1 Effects of drought at flowering stage on yield components of rapeseed

品系 Strain	处理 Treatment	单株有效角果数/个 Total number of effective pods per plant	每角果粒数/个 Number of seeds per pod	千粒重 1000-grain weight/g	单株粒重 Grain weight per plant/g
‘290’	CK	326.29a	24.39a	4.67a	21.79a
	T1	266.17a	21.92ab	4.53a	17.34ab
	α	0.18	0.10	0.03	0.20
	T2	267.00a	17.58b	4.23a	13.49b
	α	0.18	0.28	0.09	0.38
‘299’	CK	264.40a	28.60a	3.46a	12.53a
	T1	141.33b	26.44a	3.25a	6.89ab
	α	0.47	0.08	0.06	0.45
	T2	121.80b	25.44a	3.03a	5.17b
	α	0.54	0.11	0.12	0.59

注:不同小写字母表示干旱胁迫处理间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among drought stress treatments ($P<0.05$).

3 讨 论

干旱对作物造成多方面的伤害。前人较多地研究了作物叶片在干旱胁迫下受到的过氧化伤害,认为在正常条件下,作物可通过自身的自由基清除系统维护细胞内活性氧代谢的平衡;而在干旱胁迫下,细胞内活性氧代谢平衡遭到破坏,导致大量自由基产生并积累,继而加剧膜脂过氧化作用,造成过氧化产物丙二醛的产生和积累,带来严重的生物膜损伤[21-24]。正常条件下活性氧类在花粉发育中可诱发绒毡层细胞程序性死亡(Programmed cell death, PCD)的起始,花粉发育中适时的 PCD 是关键,而在水分胁迫下会诱发活性氧的大量积累,从而引起膜脂的过氧化,过氧化产物丙二醛积累使花药绒毡层细胞 PCD 提前或延后,最终导致花粉不育[25]。本试验的前期研究中采用亚历山大染色法检测干旱下的油菜花粉,未见花粉育性的明显下降[15],但本研究干旱下花蕾和叶片中丙二醛含量较对照均有增加,一定程度上表明干旱下诱发的活性氧积累同样给花蕾带来膜损伤。随干旱程度的加剧,叶片中丙二醛的含量较对照明显增加,但花蕾中丙二醛较对照明显减少,表明干旱下花蕾受害小于叶片,且干旱对花蕾的膜损伤并不持续。依此推测一定干旱胁迫下油菜可能启动花蕾保护机制,为此本试验进一步比较了叶片和花蕾中的脯氨酸积累量。

脯氨酸是植物体内一种可溶性渗透调节物质,可调节液泡的渗透势,维持细胞膨压,干旱胁迫下可防止植物细胞和组织脱水,还具有清除活性氧的作用[26]。本试验中,两个参试油菜品系叶片和花蕾中的脯氨酸含量均高于对照,其中 T1 干旱下叶片中的脯氨酸积累含量分别较对照增加了 838.32%~1583.45%;而花蕾中脯氨酸的积累量较对照增加了 551.03%~586.18%;这一结果与前人研究一致,干旱胁迫可诱导植物组织中脯氨酸的积累,是植物抵御外界逆境的应激反应。前人研究发现缺水时脯氨酸积累的原初部位主要是叶[27],本试验检测到花蕾脯氨酸含量低于叶片,也依此认为干旱下油菜花蕾中的脯氨酸来源于叶片的合成;另一方面,本试验 T2 处理下叶片和花蕾中积累脯氨酸的量分别较对照增加了 635.37%~922.67% 和 774.57%~777.03%,随着干旱胁迫加剧,叶片中脯氨酸含量较对照的增加量有所降低,花蕾中脯氨酸含量较对照有增加,这一结果与丙二醛的检测结果相吻合,随着干旱胁迫的加剧,叶片中丙二醛含量增加,而花蕾中的丙二醛含量减少,可能由于较重干旱下油菜叶片脯氨酸积累的减少才导致叶片丙二醛的增加,同时由于花蕾中脯氨酸的增加从而丙二醛减少。依此推测油菜叶片合成的脯氨酸可能存在二次分配的机制,为了避免干旱对繁殖系统的伤害,油菜叶片合成的脯氨酸优先分配给花蕾,防止花蕾脱水,减少干旱对花蕾的伤害,以最大程度地保证结实,实现干旱胁迫下的自我保护以适应干旱环境。

干旱胁迫下脯氨酸不仅参与了叶片和花蕾的渗透调节,同时也参与了叶绿素的合成,特别是干旱解除后作为叶绿素合成的主要物质,主动参与植物光合性能的恢复[28]。本试验条件下,干旱对叶片的伤害具有持续性,主要表现为叶绿素 a/b 值随着干旱程度的加剧持续下降。这种下降与较重干旱下叶片的脯氨酸含量增加幅度较少有关;另一方面,干旱胁迫下植物体内的活性氧大量积累,导致叶绿体结构的破坏或者特异性地破坏叶绿素 a,进而造成叶绿素 a/b 值的降低[29],且随着干旱程度的加剧降低更明显。

活性氧作为信号分子,传递信号给植物组织,从而产生一系列的防御反应。植物体抗氧化酶是干旱下酶促保护机制中的主要物质,SOD、POD 和 CAT 相互协调配合,清除过剩的自由基,维持自由基的动态水平,最终提高植物的抗逆性。本试验条件下,干旱胁迫可导致油菜叶片和花蕾中保护性酶的同时积累。其中轻度干旱下参试油菜叶片的 SOD、POD 和 CAT 较对照增加幅度明显高于花蕾,随着干旱胁迫的加重,叶片中抗氧化酶较对照的增加幅度减小,而花蕾较对照的增加幅度增大。花蕾是油菜有性繁殖的主要器官,也是后期产量形成的重要基础。干旱下花蕾中抗氧化酶的增加可一定程度上减少干旱胁迫对花蕾的伤害,以最大限度地保证花朵正常开放最终实现授粉和受精,这可能是干旱胁迫下油菜植株对生殖生长的优先保护策略,为干旱后期的产量形成奠定生殖基础,而这种策略性的改变在抗旱品系中更为明显,表现出对干旱环境较强的适应性。而干旱下花蕾中保护性酶的大量积累,是花蕾自身合成的、还是油菜植株体合成过程中集中分配的结果,值得深入探讨。

本试验还考察了干旱复水后参试油菜品系产量构成因素的变化。产量构成因素中,单株有效角果总数下降幅度最大,其次是每角果粒数和千粒重,这与前人研究结果较一致[30-32]。通过产量构成因素的下降幅度比较,可发现单株有效角果数是下降幅度较大的指标,该结果与干旱导致落花有直接关系,同时也可能是有效角果数的减少才保证了每角果粒数和千粒重降幅较少。干旱和有限营养供给条件下,落花落果的产生可能对油菜产量(植物繁殖)的形成有一定的保护机制。

4　结　论

随着干旱程度的加剧,叶片的丙二醛较对照增幅持续增加;脯氨酸和抗氧化酶在 T1 干旱下叶片中含量较对照增加明显,T2 干旱处理下叶片的脯氨酸及抗氧化酶较对照的增幅下降;而花蕾随着干旱程度的加剧丙二醛含量较对照有所降低且低于叶片;脯氨酸和抗氧化酶含量较对照持续增加,且抗旱品系表现明显。在干旱处理后恢复生长至成熟期产量构成因素中发现,单株有效角果总数下降明显,而每角果粒数和千粒重相对受害较小。这些发现表明抗旱品系可以较好地清除活性氧系统,且在不同程度的干旱条件下,油菜可通过自身调节,通过不同的器官启动防御机制来保证最大限度的结实,实现自我保护。干旱下生殖生长及产量形成是衡量作物抗旱性的重要指标,研究结果将对干旱区油菜产量的形成提供理论依据。

参 考 文 献:

[1] 李素, 万林, 李心昊, 等. 3 种类型油菜对干旱胁迫的生理响应[J]. 中国油料作物学报, 2020, 42(4): 563-572.
LI S, WAN L, LI X H, et al. Physiological response of 3 Brassica species to drought stress[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2020,

42(4): 563-572.

[2] 杨春杰, 程勇, 邹崇顺, 等. 模拟干旱胁迫下不同甘蓝型油菜品种发芽能力的配合力与遗传效应分析[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1744-1749.
YANG C J, CHENG Y, ZOU C S, et al. Combining ability and genetic effects of germination ability in different *Brassica napus* L. cultivar under simulated drought stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(10): 1744-1749.

[3] 杜军, 马玉才. 西藏高原降水变化趋势的气候分析[J]. 地理学报, 2004, 59(3): 375-382.
DU J, MA Y C. Climatic trend of rainfall over tibetan plateau from 1971 to 2000[J]. Acta Geographica Sinica, 2004, 59(3): 375-382.

[4] 蒙祖庆, 次仁央金, 宋丰萍, 等. 西藏高原环境下印度芥菜型油菜农艺性状的典型相关分析[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(2): 242-246.
MENG Z Q, CI R Y J, SONG F P, et al. Canonical correlation analysis of main agronomic and yield characteristics of India rapeseeds (*Brassica juncea*) in the Tibetan Plateau[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2012, 20(2): 242-246.

[5] 蒙祖庆, 宋丰萍, 大次卓嘎. 西藏高原环境下花期干旱胁迫及复水对不同类型油菜生长及产量的影响[J]. 西南农业学报, 2011, 24(5): 1690-1694.
MENG Z Q, SONG F P, DA C Z G. Effects of drought and rehydration at flowering stage on different types of rapeseed growth and yield under Tibet plateau environment[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2011, 24(5): 1690-1694.

[6] 熊洁, 陈伦林, 邹晓芬, 等. 初花期干旱对甘蓝型油菜生理和农艺性状的影响[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(2): 173-178.
XIONG J, CHEN L L, ZOU X F, et al. Drought effects on physiological and agronomic traits of rapeseed (*Brassica napus* L.) at initial blooming stage[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(2): 173-178.

[7] 辛佳佳. 不同生育时期干旱胁迫对油菜生长生理及产量的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
XIN J J. Effect of drought stress at different growth stages on growth physiology and yield of rapeseed[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016.

[8] SALEKDEH G H, REYNOLDS M, BENNETT J, et al. Conceptual framework for drought phenotyping during molecular breeding[J]. Trends in Plant Science, 2009, 14(9): 488-496.

[9] SEO Y J, PARK J B, CHO Y J, et al. Overexpression of the ethylene-responsive factor gene BrERF4 from *Brassica rapa* increases tolerance to salt and drought in *Arabidopsis* plants[J]. Molecules and Cells, 2010, 30(3): 271-277.

[10] CENTURY K, REUBER T L, RATCLIFFE O J. Regulating the regulators: the future prospects for transcription-factor-based agricultural biotechnology products[J]. Plant Physiology, 2008, 147(1): 20-29.

[11] FARIDUDDIN Q, KHANAM S, HASAN S A, et al. Effect of 28-homobrassinolide on the drought stress-induced changes in photosynthesis and antioxidant system of *Brassica juncea* L.[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2009, 31(5): 889-897.

[12] RICHARDS R A, THURLING N. Genetic analysis of drought stress response in rapeseed (*Brassica campestris* and *B. Napus*). Ⅲ. physiological characters[J]. Euphytica, 1979, 28(3): 755-759.

[13] RICHARDS R A, THURLING N. Geneticanalysis of drought stress response in rapeseed (*Brassica campestris* and *B. Napus*). Ⅱ. Yield improvement and the application of selection indices[J]. Euphytica, 1979, 28(1): 169-177.

[14] WARWICK S I. Wild species in the tribe Brassiceae (Cruciferae) as sources of agronomic traits[J]. Guide to the Wild Germplasm of Brassica & Allied Crops, 1993, 17(1): 1-10.

[15] SONG F P, MENG Z Q, LUO T, et al. Cytological identification of new-type *Brassica napus* materials and their physiological response to drought[J]. Crop and Pasture Science, 2019, 70(10): 876-889.

[16] 王婉玥, 刘思婕, 韩跃明, 等. 林芝市巴宜区农田土壤养分评价[J]. 高原农业, 2023, 7(2): 141-148.
WANG W Y, LIU S J, HAN Y M, et al. Evaluation of farmland soil nutrients in Bayi District, Nyingchi City[J]. Journal of Plateau Agriculture, 2023, 7(2): 141-148.

[17] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 161-174.
ZOU Q. Experimental guidance in plant physiology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 161-174.

[18] 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: 164.
LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164.

[19] 盖钧镒. 作物育种学各论[M]. 2版. 北京: 中国农业出版社, 2006: 12.
GE J Y. Monograph on crop breeding[M]. 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2006: 12.

[20] BOWLERC, MONTAGU M V, INZE D. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 83-116.

[21] 董合忠, 李维江, 唐薇, 等. 干旱和淹水对棉苗某些生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2003, 23(10): 1695-1699.
DONG H Z, LI W J, TANG W, et al. Effects of water-deficit and water-logging on some physiological characteristics of cotton seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(10): 1695-1699.

[22] 孙伟泽, 韩博, 胡晓宁, 等. 不同浓度盐胁迫下苜蓿丙二醛含量变化[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(5): 1905-1906, 1911.
SUN W Z, HAN B, HU X N, et al. Malonyl dialdehyde changes of alfalfa under salt stress[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 37(5): 1905-1906, 1911.

[23] 王仕林, 黄辉跃, 唐建, 等. 低温胁迫对油菜幼苗丙二醛含量的影响[J]. 湖北农业科学, 2012, 51(20): 4467-4469.
WANG S L, HUANG H Y, TANG J, et al. Effects of low temperature stress on the content of malondialdehyde in rape seedlings[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2012, 51(20): 4467-4469.

[24] 范苏鲁, 苑兆和, 冯立娟, 等. 干旱胁迫对大丽花生理生化指标的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(3): 651-657.
FAN S L, YUAN Z H, FENG L J, et al. Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(3): 651-657.

[25] 郑橙, 于静, 吴刚, 等. 干旱胁迫影响作物花粉发育的机制综述

[J]. 分子植物育种, 2019, 17(1): 239-244.
ZHENG C, YU J, WU G, et al. Review on mechanism of drought stress affecting pollen development in crops[J]. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(1): 239-244.
[26] 彭志红, 彭克勤, 胡家金, 等. 渗透胁迫下植物脯氨酸积累的研究进展[J]. 中国农学通报, 2002, 18(4): 80-83.
PENG Z H, PENG K Q, HU J J, et al. Research progress on accumulation of proline under osmotic stress in plants[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2002, 18(4): 80-83.
[27] 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义[J]. 植物生理学通讯, 1984,(1): 15-21.
TANG Z C. Accumulation of plant proline under stress and its possible significance[J]. Plant Physiology Communications, 1984, (1): 15-21.
[28] 郭春芳, 孙云. 干旱胁迫下植物的渗透调节及脯氨酸代谢研究进展[J]. 福建教育学院学报, 2015, 16(1): 114-118.
GUO C F, SUN Y. Progress in the study of plants´ osmotic adjustment and proline metabolism under drought stress[J]. Journal of Fujian Institute of Education, 2015, 16(1): 114-118.
[29] 贾利强, 李吉跃, 郎南军, 等. 水分胁迫对黄连木、清香木幼苗的影响[J]. 北京林业大学学报, 2003, 25(3): 55-59.
JIA L Q, LI J Y, LANG N J, et al. Effects of water stress on photosynthetic pigment and chlorophyll fluorescence and the survival rate of seedings of *Pistacia chinensis* and *Pistacia weinmannifolia*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2003, 25(3): 55-59.
[30] 杨帅, 王碧霞, 胥晓, 等. 葎草雌雄植株开花物候和花器官对干旱的响应差异[J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36(5): 653-660.
YANG S, WANG B X, XU X, et al. Sex-specific responses of flowering phenology and floral morphology of Humulus scandens to drought [J]. Plant Diversity and Resources, 2014, 36(5): 653-660.
[31] 牟成香, 孙庚, 罗鹏, 等. 青藏高原高寒草甸植物开花物候对极端干旱的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2013, 19(2): 272-279.
MU C X, SUN G, LUO P, et al. Flowering responses of alpine meadow plant in the Qinghai-Tibetan Plateau to extreme drought imposed in different periods [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2013, 19(2): 272-279.
[32] PINHERO R G, RAO M V, PALIYATH G, et al. Changes in activities of antioxidant enzymes and their relationship to genetic andpaclobutrazol-induced chilling tolerance of maize seedlings[J]. Plant Physiology, 1997, 114(2): 695-704.

(上接第 78 页)

[22] BARKLA B J, GARIBAY-HERNÁNDEZ A, MELZER M, et al. Single cell-type analysis of cellular lipid remodelling in response to salinity in the epidermal bladder cells of the model halophyte *Mesembryanthemum crystallinum*[J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(10): 2390-2403.
[23] SATO N, SONOIKE K, TSUZUKI M, et al. Impaired photosystem II in a mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* defective in sulfoquinovosyl diacylglycerol[J]. European Journal of Biochemistry, 1995, 234(1): 16-23.
[24] SUI N, HAN G L. Salt-induced photoinhibition of PSII is alleviated in halophyte *Thellungiella halophila* by increases of unsaturated fatty acids in membrane lipids[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36 (4): 983-992.
[25] BEN HAMED K, BEN YOUSSEF N, RANIERI A, et al. Changes in content and fatty acid profiles of total lipids and sulfolipids in the halophyte *Crithmum maritimum* under salt stress[J]. Journal of Plant Physiology, 2005, 162(5): 599-602.
[26] MINODA A, SONOIKE K, OKADA K, et al. Decrease in the efficiency of the electron donation to tyrosine Z of photosystem II in an SQDG-deficient mutant of *Chlamydomonas*[J]. FEBS Letters, 2003, 553(1/2): 109-112.
[27] RENNIE E A, EBERT B, MILES G P, et al. Identification of a sphingolipid α-glucuronosyltransferase that is essential for pollen function in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2014, 26(8): 3314-3325.
[28] GUILLAS I, GUELLIM A, REZÉ N, et al. Long chain base changes triggered by a short exposure of *Arabidopsis* to low temperature are altered by AHb1 non-symbiotic haemoglobin overexpression[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2013, 63: 191-195.
[29] VALITOVA J N, SULKARNAYEVA A G, MINIBAYEVA F V. Plant sterols:diversity, biosynthesis, and physiological functions[J]. Biochemistry (Moscow), 2016, 81(8): 819-834.
[30] ABIDA H, DOLCH L J, MEÏ C, et al. Membrane glycerolipid remodeling triggered by nitrogen and phosphorus starvation in *Phaeodactylum tricornutum*[J]. Plant Physiology, 2015, 167(1): 118-136.
[31] MUELLER S P, KRAUSE D M, MUELLER M J, et al. Accumulation of extra-chloroplastic triacylglycerols in *Arabidopsis* seedlings during heat acclimation [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(15): 4517-4526.
[32] KIM H U, LEE K R, JUNG S J, et al. Senescence-inducible LEC2 enhances triacylglycerol accumulation in leaves without negatively affecting plant growth[J]. Plant Biotechnology Journal, 2015, 13(9): 1346-1359.
[33] 王湘, 魏芳, 董绪燕, 等. 酶法合成富含花生四烯酸结构磷脂[J]. 中国油料作物学报, 2015, 37(6): 889-896.
WANG X, WEI F, DONG X Y, et al. Lipase catalyzed synthesis of structured phospholipids rich in ARA[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2015, 37(6): 889-896.
[34] RODRÍGUEZ-ROSALES M P, KERKEB L, BUENO P, et al. Changes induced by NaCl in lipid content and composition, lipoxygenase, plasma membrane H^+-ATPase and antioxidant enzyme activities of tomato (*Lycopersicon esculentum*. Mill) calli[J]. Plant Science, 1999, 143(2): 143-150.
[35] MANSOUR M M, STADELMANN E J, LEE-STADELMANN O Y. Salt acclimation of *Triticum aestivum* by choline chloride: plant growth, mineral content, and cell permeability[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 1993, 31(3): 341-348.