

苗期水分亏缺对马铃薯生长 发育及碳代谢的影响

陈虹, 郭炎, 关婷, 刘鹏, 樊明寿, 贾立国

(内蒙古农业大学农学院, 内蒙古 呼和浩特 010019)

摘要: 试验采用大棚种植, 在苗期设置3个水分灌溉梯度, 即充分灌溉(M65)、轻度亏缺(M50)与重度亏缺(M35), 测定马铃薯全生育时期叶面积指数与生物量, 在成熟期测定产量及其构成因子, 比较水分胁迫及复水过程中马铃薯叶片与块茎中蔗糖合成酶(SS-合成方向)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AG-Pase)、淀粉合成酶(SSS)活性变化, 以及碳代谢产物蔗糖与淀粉含量的变化。结果表明, 在苗期轻度水分胁迫复水后, 马铃薯叶面积指数以及生物量显著高于对照, 在淀粉积累期分别高出29.11%和13.21%, 产量较对照显著提高15.08%。水分胁迫下, 叶片中SS-合成方向、AG-Pase活性显著增强, 轻度亏缺处理较对照分别增加264.91%和762.39%, 重度亏缺处理较对照分别增加144.94%和251.28%; 叶片中SPS活性显著降低, 轻度亏缺处理较对照降低47.16%, 重度亏缺处理较对照降低83.01%; 轻度亏缺处理中SSS活性与对照差异不显著, 重度亏缺处理较对照显著降低37%; 轻度亏缺处理叶片中蔗糖与淀粉含量显著增加, 较对照分别增加1.81%和19.70%。复水后, 轻度亏缺处理叶片中SPS、SS-合成方向、AG-Pase活性均恢复至对照水平, 淀粉含量显著下降38.14%~69.69%, 恢复源的供应能力; 轻度亏缺处理块茎中SSS活性较对照显著增加29.72%, 其余酶活性恢复至对照水平, 蔗糖、淀粉含量有增加的趋势, 增强库的活力。马铃薯叶片中蔗糖与淀粉含量显著正相关, 块茎中淀粉含量与AG-Pase、SSS活性显著正相关。研究表明马铃薯苗期适度水分亏缺-复水重构了源库关系而实现植株的补偿性生长, 有利于马铃薯高产和水分增效。

关键词: 马铃薯; 苗期水分亏缺; 复水; 碳水化合物代谢; 生长

中图分类号: S532; S365; Q945.17 **文献标志码:** A

Effects of water deficit on potato growth, development and carbon metabolism at the seedling stage

CHEN Hong, GUO Yan, GUAN Ting, LIU Peng, FAN Mingshou, JIA Ligu

(College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China)

Abstract: In this experiment, three water irrigation gradients were applied at the seedling stage: full irrigation (M65), mild deficit (M50), and severe deficit (M35). The leaf area index and biomass were measured throughout the growth stage, while yield and its components were assessed at the maturity stage. Additionally, the activities of sucrose synthase (SS-synthesis direction), sucrose phosphate synthase (SPS), ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase), and starch synthase (SSS) were analyzed, along with changes in the content of carbon metabolites, sucrose, and starch. The results showed that the leaf area index and biomass of potato were significantly higher than those of the control group after rewatering under mild water stress at the seedling stage, which were 29.11% and 13.21% higher at the starch accumulation stage, respectively, and the yield was also significantly higher than that of the control. Under water stress, the SS-synthesis direction and AG-Pase activity in leaves were significantly enhanced, and the mild deficit treatment increased by 264.91% and 762.39%, respectively, and the severe deficit treatment increased by 144.94% and 251.28%, respectively. The activity of SPS in leaves was significantly re-

收稿日期: 2024-05-23

修回日期: 2024-12-02

基金项目: 国家自然科学基金 (32360536, 32160511); 内蒙古自治区基本科研业务费 (BR 22-13-01)

作者简介: 陈虹 (1999-), 女, 贵州遵义人, 硕士研究生, 研究方向为马铃薯水分生理。E-mail: chen hong2859@163.com

通信作者: 贾立国 (1982-), 男, 内蒙古呼和浩特人, 教授, 主要从事马铃薯水分及营养生理研究。E-mail: nndjialiguo@163.com

duced, with mild deficiency treatment decreasing by 47.16% and severe deficiency treatment decreasing by 83.01% compared with the control treatment. There was no significant difference in SSS activity between mild deficiency treatment and control, and severe deficiency treatment was significantly lower than that of control. The contents of sucrose and starch in mildly deficient treatment leaves increased significantly by 1.81% and 19.70%, respectively, compared with the control. After rewatering, the activities of SPS, SS-synthesis direction and AG-Pase in mildly deficient treatment leaves were restored to the control level, and the starch content decreased significantly by 38.14%~69.69%, restoring the supply capacity of the source. Compared with the control, the SSS activity in the mildly deficient treatment tubers increased by 29.72%, and the other enzyme activities returned to the control level, and the contents of sucrose and starch increased, which enhanced the activity of the reservoir. There was a significant positive correlation between sucrose and starch content in potato leaves, and a significant positive correlation between starch content and AG-Pase and SSS activities in tubers. The results demonstrated that a moderate water deficit followed by rewatering during the potato seedling stage reconstructed the source-sink relationship, enabling compensatory plant growth and contributing to higher potato yield and improved water-use efficiency.

Keywords: potato; seedling water deficit; rehydration; carbohydrate metabolism; growth

马铃薯属于茄科茄属,是世界第四大粮食作物^[1]。内蒙古是我国马铃薯主要种植地之一,位于北方一作区,当地气候干燥^[2],水资源较为匮乏,而马铃薯是浅根系作物^[3],对水分亏缺较为敏感,其块茎产量、数量极易受到水分胁迫的影响^[4]。干旱胁迫通常对马铃薯光合效率、渗透调节能力造成不利影响^[5],马铃薯为响应胁迫会在生理以及形态上发生特定的适应性变化^[6]。旱区作物经常处于干旱-复水的周期性变化中^[7],越来越多的研究表明,在作物某些生育阶段适度胁迫后复水对其生长有利^[8]。Wenkert 等^[9]将干旱后复水导致的植物生长称作补偿性生长。刘立军等^[10]研究表明,水稻灌浆期适度的干湿交替促进花后茎叶中同化物向籽粒运输,提高同化物相关酶活性,增加收获指数。

干旱胁迫使植株根系的吸水能力下降,影响正常生长,而碳代谢异常是干旱胁迫下制约植物生长的主要原因^[11]。干旱胁迫下,当光合产物无法满足植物自身代谢需要,为适应逆境下的生长,植物会将有限的产物再分配,重新调节源库关系^[12]。近年来,在干旱和复水条件下,对植物碳代谢过程中相关碳水化合物含量变化和蔗糖酶(蔗糖合成酶 SS、蔗糖磷酸合成酶 SPS)、淀粉酶(腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 AG-Pase、淀粉合成酶 SSS)等关键酶活性的研究受到关注。蔗糖磷酸合成酶(SPS)是植物蔗糖合成的关键酶,主要位于细胞质中^[13]。腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AG-Pase)和淀粉合成酶(SSS)是植物淀粉合成中的关键酶,是调控淀粉合成速率和积累的限速酶,其中 SSS 对干旱胁迫高度敏感^[14]。干旱胁迫下,小麦叶片中碳水化合物的含量增加,碳代谢途径中关键酶活性下降,复水后

作物生长有所恢复^[15]。干旱条件下,马铃薯块茎中 AGPase、SSS 酶活性不同程度下降,其淀粉含量也相应降低^[16]。吴玺等^[17]发现,在块茎膨大期对马铃薯进行轻度、中度干旱胁迫,增强合作 88、青薯 9 号和丽薯 6 号 SSS 活性的增加,并且轻度胁迫下块茎中 AG-Pase 活性与淀粉含量正相关,重度胁迫下酶活性则受到抑制。

不同作物对水分的敏感时期不同,我们前期的研究发现马铃薯只有在苗期适度水分亏缺具有稳产增产效应,而其他时期缺水均会导致不同程度的减产。苗期适度水分亏缺对增产的补偿效应,从激素^[18]、非结构性碳水化合物^[19]的角度开展了一些探索性研究,但旱后复水对马铃薯碳代谢的调控机制仍不清楚,也未见其他相关报道^[20]。本研究通过设置苗期水分亏缺后复水条件,分析马铃薯植株同化物积累与碳代谢关键酶的变化规律,探索马铃薯苗期旱后复水补偿效应产生的原因,以期从源-库碳代谢角度为马铃薯耐旱机理与节水栽培技术提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验概况

试验于 2023 年 5—9 月在乌兰察布市科布尔科技小院的防雨棚内进行。供试马铃薯品种为‘费乌瑞它’,于 5 月 23 日播种,6 月 20 日出苗,9 月 10 日收获。试验在苗期设置重度水分亏缺(M35)、轻度水分亏缺(M50)、充分灌溉(M65)3 个处理,其土壤相对含水量范围分别为田间持水量的 33%~37%、48%~52%和 63%~67%。试验地田间持水量、土壤容重具体见表 1。出苗前等量灌溉,苗期进行不同

水分处理,出苗后第 17 天结束水分胁迫,进入块茎形成期后复水。每隔 2 d 监测 0~60 cm 土壤中相对含水量变化,利用烘干法测定并计算出当前实际土壤相对含水量。当土壤含水量达到设定的土壤相对含水量浮动下限时进行灌水,到达浮动上限时停止灌水。在苗期控水 17d 后复水,处理间一致。在块茎形成期、块茎膨大期以及淀粉积累期分别按土壤相对含水量 75%、70%、60%进行灌水。

试验共 3 个处理,每处理设置 3 个小区,共 9 个小区,小区面积 30 m²(5 m×6 m),随机排列,小区间保护行 1.5 m。垄高 30 cm,行距 70 cm,株距 25 cm,种植密度为 4.08×10⁴株·hm⁻²。

供试土壤为栗钙土,pH 值为 8.0,0~20 cm 土壤基础肥力为:全氮 2.12 g·kg⁻¹、有效磷 11.90 mg·kg⁻¹、速效钾 127.50 mg·kg⁻¹、有机质 23.70 g·kg⁻¹。施肥量为纯氮 300 kg·hm⁻²(尿素,含氮 46%)、P₂O₅ 180 kg·hm⁻²(重过磷酸钙,P₂O₅ 含量 46%)、K₂O 300 kg·hm⁻²(硫酸钾,K₂O 含量 52%)。其中磷、钾肥全部基施,氮肥基施 90 kg·hm⁻²,追施 210 kg·hm⁻²。

表 1 试验区土壤基本性状

Table 1 Basic soil properties in the experimental area		
土层深度 Depth/cm	容重 Bulk density /(g·cm ⁻³)	最大田间持水量 Maximum field capacity/(cm ³ ·cm ⁻³)
0~20	1.45	24.19
20~40	1.51	22.48
40~60	1.53	19.91

1.2 测定项目与方法

土壤含水量采用烘干称重法测定。在马铃薯各生育时期滴灌带滴头正下方取 0~60 cm 深的土样,各小区取 5 钻,分为 3 层,即 0~20、20~40、40~60 cm,放入铝盒中,烘箱 100℃烘干。计算土壤相对含水量,当 0~60 cm 平均土壤含水量(分层烘干法校正)达到灌水控制下限时,根据以下灌溉定额公式计算各处理灌水量:

土壤含水量 = (湿土质量 - 干土质量) / (干土质量) × 100%

土壤相对含水量 = 土壤含水量 / 田间持水量 × 100%

灌溉定额 = 0.1ργH(θ_{max} - θ_{min})

式中:ρ 为滴灌计划土壤湿润比,取 60%;H 为计划湿润层深度;r 为计划湿润层干容重(g·cm⁻³);θ_{max} 为土壤质量含水量上限(%);θ_{min} 为土壤质量含水量下限(%)。

植株取样时间分别为出苗后第 17、25、37、49 d 和 62 d,每个处理取 4 株。取样后,将植株分成根、茎、叶、块茎几部分,洗净,称量鲜质量,将各部分放入烘箱,105℃杀青 30 min,80℃继续烘干 24 h,称量干质量。其中在出苗 16、42 d 时取每株第三或第四功能叶,立即于液氮冷冻后,置于-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,用于测定酶活性。

马铃薯整株干物质积累量(g):根、茎、叶、块茎的干物质积累量总和。

叶面积用打孔法测定,根据打孔叶片面积的干质量与叶片总干质量折算整株植株叶面积,公式如下:

叶面积指数(LAI)=绿叶叶片总面积/土地面积
产量测定:在马铃薯各小区中随机选取完整的 4 m²测产,每个处理重复 3 次,折算成单位面积产量,单个块茎低于 50 g 定为小薯,高于 50 g 低于 150 g 定为中薯,高于 150 g 定为商品薯,计算商品薯率^[21]。

蔗糖含量采用间苯二酚比色法测定^[22]。淀粉含量采用碘比色法测定^[23]。

蔗糖合成酶(SS-合成方向)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性参考 Nakamura Y^[24]的方法测定。腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AG-Pase)和淀粉合成酶(SSS)活性采用苏州格锐思生物科技有限公司的 AG-Pase、SSS 试剂盒检测,具体步骤参照试剂盒说明书。

1.3 数据分析

数据采用 Excel 2016 软件整理,用 SPSS 统计分析软件处理试验数据,应用 Duncan 法检验差异显著性,分析不同水分处理间显著差异,采用 origin 软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同水分处理对马铃薯产量构成因子的影响

不同水分处理下,收获时马铃薯在轻度亏缺处理 M50 下单株薯数显著高于充分灌溉 M65 和重度亏缺 M35,分别高出 13.8%和 16.6%(表 2)。处理间单株薯重在轻度亏缺处理 M50 下均显著高于充分灌溉 M65 和重度亏缺 M35,分别高出12.33%和 30.16%,重度亏缺 M35 抑制块茎发育以及产量的形成。

不同水分亏缺程度对马铃薯商品薯率影响不同,轻度亏缺 M50 中商品薯率显著高于充分灌溉 M65 和重度亏缺 M35,分别高出 16.63%和 32.96%。

收获时,轻度亏缺中产量显著高于充分灌溉 M65 和重度亏缺 M35,分别高 15.08%和 51.35%(表 2)。

2.2 不同水分处理对马铃薯生物量与叶面积指数的影响

如图 1 所示,生物量在出苗后 17~28 d 之间,充分灌溉 M65 显著高于轻度亏缺 M50 和重度亏缺 M35,生物量随着水分亏缺梯度的增加而减少。从出苗后 37 d,轻度亏缺 M50 开始显著高于充分灌溉 M65 和重度亏缺 M35,分别高 2.36%和 31.55%。在出苗后 49、62 d 时,轻度亏缺 M50 均显著高于其他 2 个处理,持续至收获。

整个生育时期,处理间叶面积指数均存在显著差异,在出苗后 17~28 d 时,充分灌溉 M65 中叶面积指数最高,显著高于轻度亏缺 M50 和重度亏缺

M35;出苗后 37 d 时,轻度亏缺 M50 叶面积指数显著高于 M65 和 M35,分别高出 21.48%和 110.14%,持续至收获(如图 1)。不同水分处理下,轻度亏缺 M50 中干物质积累和叶面积指数在复水后逐渐超过充分灌溉 M65,轻度亏缺 M50 复水后叶面积指数的增长是其植株干物质和产量超过充分灌溉 M65 的基础。

2.3 不同水分处理对马铃薯干物质分配比的影响

如图 2,在整个生育时期内,马铃薯地上部干物质分配比最大的是充分灌溉 M65,显著高于轻度亏缺 M50 和重度亏缺 M35,随着出苗时间推移,地上部干物质分配比逐渐减小,地下部分分配比逐渐增大。马铃薯处理间地下部干物质分配比随着生育时期占比变大,在出苗后 17~28 d 时,重度亏缺 M35

表 2 不同水分处理对马铃薯产量构成因子的影响

Table 2 Effects of different water treatments on potato yield components

处理 Treatment	单株薯数 Tuber number per plant	单株薯重 Tuber weight per plant/kg	商品薯率 Commodity rate/%	产量 Yield/(kg · hm ⁻²)
M35	4.57±0.22b	0.63±0.06c	48.94±5.71c	26946±62c
M50	5.33±0.28a	0.82±0.03a	65.07±8.91a	40784±485a
M65	4.68±0.21b	0.73±0.03b	55.79±4.42ab	35447±485b

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$);“±”后数值为标准差。下同。
Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between treatments ($P<0.05$), and the value after “±” is the standard deviation. The same below.

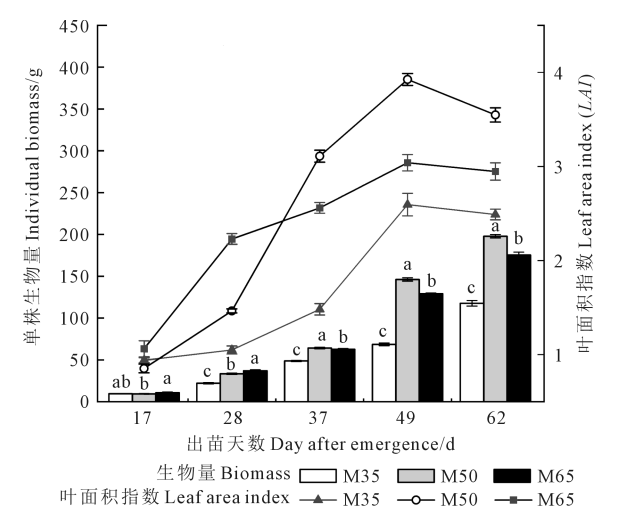


图 1 不同水分处理下马铃薯干物质积累和叶面积指数变化
Fig.1 Changes in dry matter accumulation and leaf area index of potatoes under different water treatments

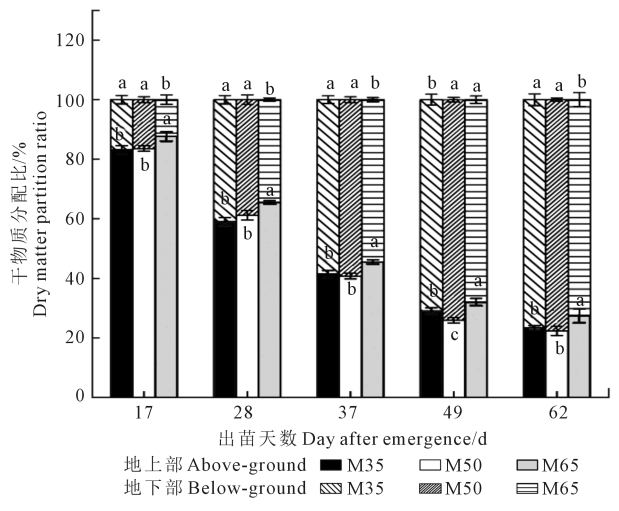


图 2 不同水分处理下马铃薯地上、地下部干物质分配比
Fig.2 Ratio of above-ground and below-ground dry matter partitioning in potato under different water treatments

地下部干物质分配比最高,其次是轻度亏缺 M50,两个处理均显著高于充分灌溉 M65;出苗后 37 d 时,轻度亏缺 M50 地下部干物质分配比最高,显著高于充分灌溉 M65。整个生育时期,亏缺处理的地下部干物质分配比较高,充分灌溉较小。由上可知,充分灌溉有效促进地上部干物质积累,而水分亏缺处

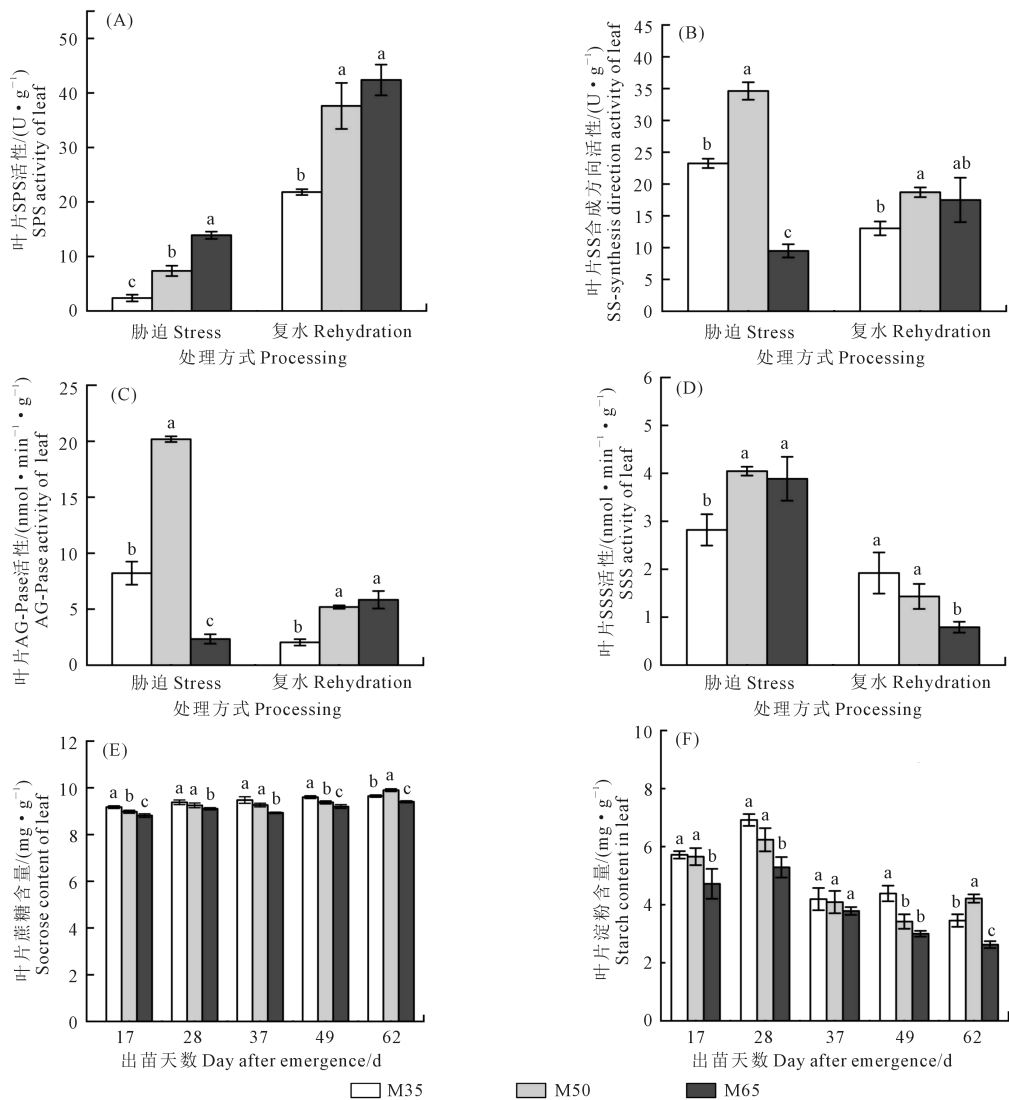
理促进地下部干物质的积累和分配。

2.4 不同水分处理对马铃薯碳水化合物含量及其关键酶活性的影响

2.4.1 马铃薯叶片中碳水化合物含量及其关键酶活性的变化 由图 3A 可知,水分胁迫后,轻度亏缺 M50 和重度亏缺 M35 中 SPS 活性降低,显著低于对照处理;复水后,各处理酶活性上升,轻度亏缺酶活性恢复至与对照差异不显著。轻度亏缺 M50 和重度亏缺 M35 中蔗糖合成酶(SS-合成方向)活性在胁迫后升高,显著高于充分灌溉 M65 处理(图 3B);复水后,亏缺处理酶活性均降低,轻度亏缺 M50 中 SPS、SS-合成方向酶活性恢复对照水平。苗期水分胁迫引起植株叶片中 SPS 酶活性降低,SS-合成方向酶活性升高,胁迫后亏缺处理中蔗糖含量也显著

高于对照(图 3E),酶活性与植株内蔗糖含量变化密切相关,可能是 SS-合成方向酶活性的提高引起叶片中蔗糖含量的积累。

由图 3F 可知,水分胁迫后,亏缺处理中叶片淀粉含量显著增多,复水后,显著降低,但处理间趋势一致。由图 3C 可知,水分胁迫后,亏缺处理中 AG-Pase 活性增加,显著高于对照处理,其中轻度亏缺 M50 活性最高;复水后,轻度亏缺 M50 中 AG-Pase 活性恢复至与对照差异不显著。由图 3D 可知,水分胁迫导致重度亏缺 M35 叶片中 SSS 酶活性下降,轻度亏缺 M50 保持对照水平;复水后,轻度亏缺和重度亏缺中 SSS 活性显著高于对照处理,分别高出 81.01%和 143.04%,与处理间淀粉含量变化规律基本一致。



注:图 A~D 中胁迫表示出苗后第 16 天,复水表示出苗后第 42 天;图 E、F 中第一次取样后复水,复水时间为出苗后第 17 天,下同。

Note: In Figures A~D, stress indicates the 16th day after emergence, and rehydration indicates the 42nd day after emergence. In Figures E and F, the rehydration time is the 17th day after the emergence of seedlings, the same below.

图 3 水分亏缺及复水对马铃薯叶片中碳水化合物含量及关键酶活性的影响

Fig.3 Effects of water deficit and rehydration on carbohydrate and key enzyme activities in potato leaves

蔗糖是重要的能量与渗透调节物质,由图 3E 可知,水分胁迫后,马铃薯叶片中蔗糖含量显著高于对照处理,复水后亏缺处理中蔗糖含量仍然保持较高水平,处理间具有差异显著性。水分亏缺导致植物遭受渗透胁迫,在一定范围内,植物通过调节细胞内离子浓度或有机溶质的积累,调节渗透压达到平衡细胞膨压的目的。

2.4.2 马铃薯块茎中碳水化合物含量及其关键酶活性的变化 块茎中蔗糖含量不仅反映源端光合作用强度和光合产物的供应水平,也反映了库端同化和贮存同化物的能力。由图 4E 可知,苗期水分胁迫后,马铃薯块茎中蔗糖含量下降,亏缺处理中蔗糖含量显著低于对照水平。复水后,块茎中蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 和蔗糖合成酶 (SS-合成方向) 活性变化趋势一致,重度亏缺 M35 中酶活性显著低于对照水平,而轻度亏缺 M50 酶活性恢复对照水平 (图 4A 和 4B)。如图 4C 所示,复水后,轻度亏缺

M50 中 AG-Pase 酶活性恢复对照水平,重度亏缺 M35 中酶活性显著低于其他 2 个处理。块茎中淀粉合成酶 (SSS) 在复水后,轻度亏缺 M50 中酶活性恢复较快,显著高于对照和重度亏缺 M35,分别高出 29.72% 和 209.23%。淀粉是碳水化合物积累的标志,复水后块茎中淀粉含量显著增加 (图 4F)。块茎中 SPS、SS-合成方向、AG-Pase 酶活性在复水后趋势一致,轻度亏缺 M50 中上述 3 种酶活性均恢复至对照水平,促进块茎中蔗糖、淀粉含量的积累。

2.5 不同水分处理下马铃薯碳水化合物含量与其关键酶活性的相关性

对马铃薯叶片和块茎中碳水化合物与各酶活性进行相关性分析。由表 3 可知,马铃薯叶片中蔗糖与淀粉含量呈极显著正相关,与 SSS 酶活性呈极显著负相关;淀粉与 SPS 活性、SSS 酶活性呈极显著正相关,与 SS 合成方向、AG-Pase 酶活性呈显著正相关;AG-Pase 与 SSS 酶活性呈显著正相关。

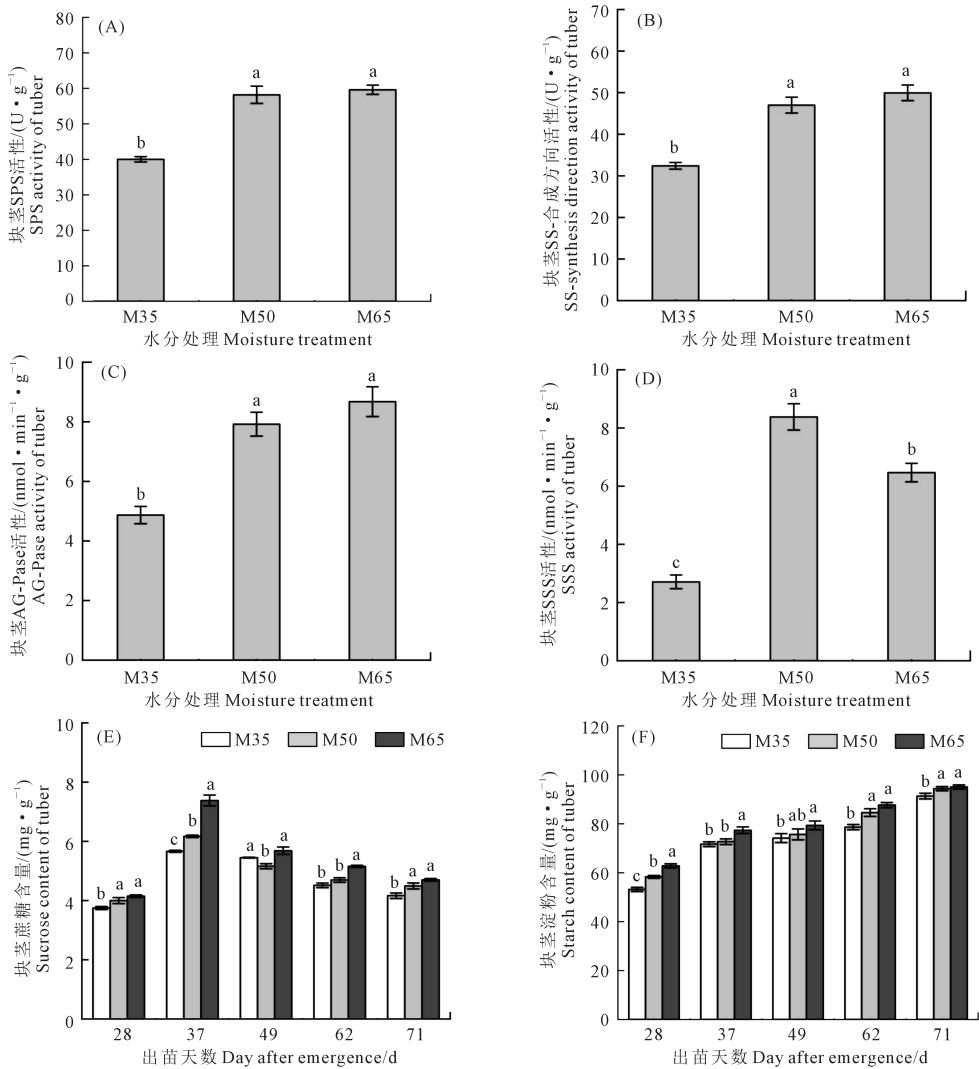


图 4 水分亏缺及复水后马铃薯块茎中碳水化合物含量及其关键酶活性的变化

Fig.4 Changes in carbohydrate content and key enzyme activity in potato tubers after water deficit and rehydration

由表 4 可知,马铃薯块茎中蔗糖与淀粉含量呈极显著正相关,与 SS-合成方向、AG-Pase 酶活性呈极显著正相关;块茎中淀粉含量与 4 个酶活性均呈极显著正相关关系;4 个酶活性相互间呈极显著正相关关系。以上结果说明,马铃薯块茎中相关酶活性的变化对淀粉的积累有极显著影响。

3 讨 论

马铃薯苗期水分轻度亏缺处理下的产量、商品薯率显著高于其他处理,说明适度水分胁迫促进了块茎形成和膨大,这与课题组前期乌兰^[18]、苏亚拉其其格等^[19]研究结果一致。

碳水化合物(CHO)是植物重要的光合产物,通常分为结构性和非结构性碳水化合物(NSC)。有研究发现 NSC 是植物生产过剩时储存的暂时性物质^[25],包括蔗糖、果糖、淀粉等^[26]。NSC 在植物体内含量可反映其生长、生存能力以及对逆境的渗透调节能力^[27]。

蔗糖是植物中重要的光合产物,也是植物体内同化物质的主要运输形式^[28],蔗糖在块茎中降解为葡萄糖和果糖,是淀粉生物合成的重要前体物质,蔗糖的合成、运输和转化是调控马铃薯源库平衡的

关键因素^[29],最终对马铃薯产量造成影响。龚成宇等^[30]对黄果柑进行轻度和重度干旱胁迫处理,发现果实中蔗糖、可溶性糖含量显著增加,SPS 和 SS 合成方向酶活性显著升高,与糖含量呈现一定相关性。孙恒等^[31]发现印楝叶片糖含量随着胁迫程度的增大而缓慢升高,与叶片中 SPS 和 SS 活性规律一致。植物缺水时,细胞内淀粉等物质的水解增强,积累小分子糖类,提高渗透调节能力,加强对外界环境的适应性。本研究发现,在水分胁迫下马铃薯叶片中蔗糖含量显著增加,而块茎中蔗糖含量显著降低,表明胁迫后叶片中蔗糖大量积累,可能是马铃薯植株对干旱胁迫的适应性反应。在水分胁迫下,叶片中 SPS 酶活性降低而 SS-合成方向酶活性增加,且在适度水分胁迫下 SS-合成方向酶活性增加更显著,说明胁迫后叶片中蔗糖的合成主要由 SS-合成方向调控。复水后,适度水分胁迫下叶片中 SPS、SS 酶活性恢复对照水平,促进叶片中蔗糖的合成,有利于其从源端转运进入块茎,块茎中的蔗糖含量快速增加,块茎中 SPS 和 SS-合成方向酶活性也恢复对照水平,而重度水分胁迫下 SPS、SS 酶活性均未能恢复到正常水平。

表 3 马铃薯叶片中碳水化合物含量与其关键酶活性的相关性

Table 3 Correlation between carbohydrates and key enzyme activities in potato leaves

指标 Index	蔗糖含量 Fructose content	淀粉含量 Starch content	蔗糖磷酸合成酶 SPS	蔗糖合成酶 SS-合成方向 SS-synthesis direction	腺苷二磷酸葡萄糖 焦磷酸化酶 AG-Pase	淀粉合成酶 SSS
蔗糖含量 Fructose content	1.000					
淀粉含量 Starch content	0.914 * *	1.000				
蔗糖磷酸合成酶 SPS	0.226	0.908 * *	1.000			
蔗糖合成酶 SS-合成方向 SS-synthesis direction	-0.193	0.474 *	-0.275	1.000		
腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 AG-Pase	-0.358	0.517 *	-0.319	0.921 * *	1.000	
淀粉合成酶 SSS	-0.674 * *	0.839 * *	-0.753 * *	0.307	0.471 *	1.000

注: * 和 * * 分别表示在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平显著相关,下同。
Note: * and * * indicate significant correlations at $P<0.05$ and $P<0.01$ levels, respectively. The same below.

表 4 马铃薯块茎中碳水化合物含量与关键酶活性的相关性

Table 4 Correlation between carbohydrates and key enzyme activities in potato tubers

指标 Index	蔗糖含量 Fructose content	淀粉含量 Starch content	蔗糖磷酸合成酶 SPS	蔗糖合成酶 SS-合成方向 SS-synthesis direction	腺苷二磷酸葡萄糖 焦磷酸化酶 AG-Pase	淀粉合成酶 SSS
蔗糖含量 Fructose content	1.000					
淀粉含量 Starch content	0.836 * *	1.000				
蔗糖磷酸合成酶 SPS	0.740 *	0.954 * *	1.000			
蔗糖合成酶 SS-合成方向 SS-synthesis direction	0.809 * *	0.975 * *	0.974 * *	1.000		
腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 AG-Pase	0.825 * *	0.958 * *	0.936 * *	0.972 * *	1.000	
淀粉合成酶 SSS	0.440	0.819 * *	0.913 * *	0.858 * *	0.837 * *	1.000

淀粉合成过程是源器官内光合产物以蔗糖形式经韧皮部运输到块茎中^[32],再经过几个阶段降解形成葡萄糖-6-磷酸,AG-Pase 将其转化为 ADP-葡萄糖,再由 SSS 催化生成直链淀粉,直链淀粉可在分支酶作用下合成支链淀粉^[33]。吴玺^[34]在苗期和块茎膨大期对马铃薯进行干旱处理,发现马铃薯块茎中淀粉含量呈现降低趋势,轻、中度干旱胁迫提高块茎中 SSS 活性,重度干旱胁迫提高块茎中 AG-Pase 活性。潘念^[35]在马铃薯块茎形成期进行干旱处理,发现干旱胁迫显著降低块茎淀粉含量,也显著降低块茎中 AG-Pase、SSS 活性。马铃薯在不同生长时期遭遇水分胁迫,对植株中淀粉含量以及酶活性有着不同的影响。本研究中,苗期水分胁迫后,叶片中淀粉含量增加,叶中 AG-Pase 和 SSS 与淀粉合成相关的酶活性提高,其中轻度亏缺下酶活性提升幅度最明显,显著高于对照和重度亏缺处理,一方面促使更多的小分子糖在组织中积累,起到渗透调节作用,另一方面促进叶片中淀粉的瞬时积累;复水后,叶片中淀粉含量先升高后降低,轻度亏缺处理下 AG-Pase 恢复到正常水平,而重度亏缺处理未能恢复到正常水平。在复水后,块茎中淀粉含量逐渐升高,轻度亏缺中 4 个酶的活性均恢复甚至超过对照水平,提高块茎中淀粉的合成速率,促进淀粉积累;而重度亏缺下测定的各酶活性均未能恢复到正常水平,影响物质的积累和产量形成。

综上所述,复水后马铃薯叶片与块茎中蔗糖含量保持较高水平,叶片中 SPS 酶活性显著增强,促进蔗糖的合成与转运,块茎中蔗糖含量也迅速增加,相关酶活性提高,充分说明复水恢复碳水化合物从叶片向块茎的转运。蔗糖供应充分条件下,块茎中 AG-Pase 和 SSS 活性显著增强,提高淀粉合成速率,促进淀粉积累。以上表明干旱后复水能够在一定范围内恢复马铃薯碳水化合物从源到库的转运,增强源库活力,响应外界缺水环境的变化,保证植株中碳水化合物转运过程正常进行^[36]。

4 结 论

马铃薯苗期适度水分亏缺后复水显著诱导叶片 SS-合成方向和 AG-Pase 酶活性增强,蔗糖在叶片加速累积,源的供应能力显著高于充分灌溉;复水后块茎中 SSS 酶活性被显著诱导提高,块茎干物质和淀粉快速积累,库的活性增强。苗期适度水分亏缺后复水通过重构植株源库关系,诱导地上部碳水化合物的快速积累并向块茎中加速转运,实现了马铃薯增产和水分增效。

参 考 文 献:

- [1] 柳俊. 我国马铃薯产业技术研究现状及展望[J]. 中国农业科技导报, 2011, 13(5): 13-18.
LIU J. Research status and prospects of potato industry in China[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2011, 13(5): 13-18.
- [2] 王希卓, 朱旭, 孙洁, 等. 我国马铃薯主粮化发展形势分析[J]. 农产品加工·综合刊, 2015, (2): 52-55.
WANG X Z, ZHU X, SUN J, et al. The potato staple foods development situation analysis in China[J]. Farm Products Processing, 2015, (2): 52-55.
- [3] 贾立国, 陈玉珍, 樊明寿, 等. 干旱对马铃薯光合特性及块茎形成的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2018, 32(2): 188-193.
JIA L G, CHEN Y Z, FAN M S, et al. Influence of drought stress on potato photosynthetic characteristics and tuberization and its possible mechanism[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2018, 32(2): 188-193.
- [4] ELIASU B K, SOUNDY P, HAMMES P S. Response of potato (*Solanum tuberosum*) tuber yield components to gel - polymer soil amendments and irrigation regimes[J]. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 2007, 35(1): 25-31.
- [5] 孙业民, 张俊莲, 李真, 等. 氯化钾对干旱胁迫下马铃薯幼苗抗旱性的影响及其机制研究[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(3): 29-34.
SUN Y M, ZHANG J L, LI Z, et al. Effect of potassium chloride on drought resistance of potato seedlings[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2014, 32(3): 29-34.
- [6] DEBLONDE P M K, LEDENT J F. Effects of moderate drought conditions on green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield of potato cultivars[J]. European Journal of Agronomy, 2001, 14(1): 31-41.
- [7] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J]. 应用生态学报, 2004, 15(3): 523-526.
ZHAO L Y, DENG X P, SHAN L. A review on types and mechanisms of compensation effect of crops under water deficit[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(3): 523-526.
- [8] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 作物水分胁迫补偿效应研究进展[J]. 河海大学学报(自然科学版), 2005, 33(6): 634-637.
GUO X P, ZHANG L J, WANG Q, et al. Advances in compensatory effects response to water stress[J]. Journal of Hohai University (Natural Sciences), 2005, 33(6): 634-637.
- [9] WENKERT W, LEMON E R, SINCLAIR T R. Leaf elongation and turgor pressure in field-grown soybean I[J]. Agronomy Journal, 1978, 70(5): 761-764.
- [10] 刘立军, 王康君, 卞金龙, 等. 结实期干湿交替灌溉对籽粒蛋白质含量不同的转基因水稻的生理特性及产量的影响[J]. 中国水稻科学, 2014, (4): 384-390.
LIU L J, WANG K J, BIAN J L, et al. Effect of alternate wetting and soil drying irrigation during grain filling on the physiological traits and yield of transgenic rice with different protein content in grains[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2014, (4): 384-390.
- [11] 孙永林, 汤尚文, 徐馨, 等. 湖北麦冬叶片碳代谢对土壤干旱的响应[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(22): 156-159.
SUN Y L, TANG S W, XU X, et al. Response of leaf carbon metabolism to soil drought in Hubei province [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(22): 156-159.
- [12] 李良良, 李燕, 丁贵杰. 高温和干旱对木本植物碳代谢影响的研究进展[J]. 山地农业生物学报, 2022, 41(6): 30-36.
LI L L, LI Y, DING G J. Research progress on effects of high temperature and drought on carbon metabolism in woody plants[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2022, 41(6): 30-36.

- [13] 阳剑, 时亚文, 李宙伟, 等. 水稻碳氮代谢研究进展[J]. 作物研究, 2011, 25(4): 383-387.
YANG J, SHI Y W, LI Z W, et al. Progress of carbon and nitrogen metabolism in rice[J]. Crop Research, 2011, 25(4): 383-387.
- [14] AHMADI A, BAKER D A. The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat[J]. Plant Growth Regulation, 2001, 35(1): 81-91.
- [15] 韩慧敏. 干旱胁迫及复水对小麦苗期生长的影响及其生理机理[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
HAN H M. Effects of drought stress and rewatering on wheat seedling growth and its physiological mechanism[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014.
- [16] 霍丹丹. 干旱胁迫对马铃薯淀粉积累及关键酶活性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
HUO D D. Effects of drought stress on starch accumulation and key enzyme activities in potato[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2017.
- [17] 吴玺, 刘婧, 木灿英, 等. 干旱胁迫对云南主栽马铃薯品种淀粉累积及产量构成的影响[J]. 中国蔬菜, 2022, (11): 70-79.
WU X, LIU J, MU C Y, et al. Effects of drought stress on starch accumulation and yield composition of main potato varieties in Yunnan[J]. China Vegetables, 2022, (11): 70-79.
- [18] 乌兰. 水分亏缺对马铃薯生长发育、激素变化及块茎产量的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
WU L. Effects of water deficit on potato growth and development, hormonal changes and tuber yield[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2015.
- [19] 苏亚拉其其格, 樊明寿, 陈玉珍, 等. 马铃薯非结构性碳水化合物含量对水分胁迫的响应[J]. 植物生理学报, 2019, 55(12): 1839-1850.
Su Ya La Qi Qi Ge, FAN M S, CHEN Y Z, et al. Response of non-structural carbohydrate contents of potato to water stress[J]. Plant Physiology Communications, 2019, 55(12): 1839-1850.
- [20] 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.
LIU S J, MENG L L, MENG M L, et al. Physiological responses of potato under water stress and rehydration in tuber formation period[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2015, 34(10): 45-51.
- [21] 石晓华. 非充分灌溉对滴灌马铃薯生长发育规律及养分利用效率的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
SHI X H. Effects of deficient irrigation on potato plant growth and NUE under drip irrigation[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2013.
- [22] 王学奎. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 171-173.
WANG X K. Principles and techniques of plant physiology and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2008: 171-173.
- [23] 曾凡逵, 赵鑫, 周添红, 等. 双波长比色法测定马铃薯直链/支链淀粉含量[J]. 现代食品科技, 2012, 28(1): 119-122.
ZENG F K, ZHAO X, ZHOU T H, et al. Dual-wavelength colorimetric method for measuring amylose and amylopectin contents of potato starch[J]. Modern Food Science & Technology, 2012, 28(1): 119-122.
- [24] NAKAMURA Y, YUKI K, PARK S Y, et al. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains[J]. Plant & Cell Physiology, 1989, 30(6): 833-839.
- [25] ZANG Y G, WU G Z, LI Q Q, et al. Irrigation regimes modulate non-structural carbohydrate remobilization and improve grain filling in rice (*Oryza sativa* L.) by regulating starch metabolism[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2024, 23(5): 1507-1522.
- [26] 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.
- [27] MYERS J A, KITAJIMA K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest[J]. Journal of Ecology, 2007, 95(2): 383-395.
- [28] 宋春艳, 冯乃杰, 郑殿峰, 等. 植物生长调节剂对大豆叶片碳代谢相关生理指标的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2011, 29(3): 91-95.
SONG C Y, FENG N J, ZHENG D F, et al. Effects of plant growth regulators(PGRs) on carbon metabolism related indicators in soybean leaves[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2011, 29(3): 91-95.
- [29] 项洪涛, 孙巨峰, 冯乃杰, 等. SOD_M, DTA-6 及 Cc 对马铃薯叶片碳代谢相关生理指标的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(1): 166-170, 182.
XIANG H T, SUN J F, FENG N J, et al. Effects of SOD_M, DTA-6, and Cc on carbon metabolism of potato leaves[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2014, 32(1): 166-170, 182.
- [30] 龚成宇, 王毅, 宋海岩, 等. 干旱胁迫对黄果柑果实品质及糖酸代谢酶活性的影响[J]. 西南农业学报, 2021, 34(2): 272-278.
GONG C Y, WANG Y, SONG H Y, et al. Effects of drought stress on fruit quality and enzyme activity of glycolic acid metabolism in Huangguogan fruit[J]. Southwest China journal of agricultural sciences, 2021, 34(2): 272-278.
- [31] 孙恒, 张燕平, 吴疆肿, 等. 干旱胁迫和遮光对印楝幼苗生长及碳氮代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2020, 40(3): 463-470.
SUN H, ZHANG Y P, WU J C, et al. Effect of drought stress and shading on growth and carbon-nitrogen metabolism of azadirachta indica seedlings[J]. Acta botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(3): 463-470.
- [32] 王新鹏. 孕穗期干旱胁迫对寒地粳稻碳代谢及产量形成影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2020.
WANG X P. Effects of drought stress at booting stage on carbon metabolism and yield formation of japonica rice in cold region[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2020.
- [33] 慕宇. 高温对马铃薯块茎淀粉和产量形成的影响机理研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2017.
MÜ Y. Study on the effect mechanism of high temperature on starch and yield formation of potato tuber[D]. Yinchuan: Ningxia University, 2017.
- [34] 吴玺. PEG 模拟干旱胁迫对马铃薯淀粉和产量形成的影响机理研究[D]. 昆明: 云南农业大学, 2023.
WU X. Study on the effect mechanism of PEG simulated drought stress on potato starch and yield formation[D]. Kunming: Yunnan Agricultural University, 2023.
- [35] 潘念. 水分胁迫下马铃薯块茎淀粉积累的生理响应[D]. 西宁: 青海大学, 2022.
PAN N. Physiological response to starch accumulation in potato tubers under water stress[D]. Xining: Qinghai University, 2022.
- [36] 李涛涛, 刘溢健, 叶佳丽, 等. 作物旱后复水补偿效应产生的源库-流的响应及机制[J]. 水土保持学报, 2024, 38(2): 1-12, 338.
LI T T, LIU Y J, YE J L, et al. Response and mechanism of source-sink-flow caused by the compensation effect of crop rehydration after drought[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(2): 1-12, 338.