



干旱对紫色小白菜光合特性及营养品质的影响

杨碧云,钟凤林,林义章

(福建农林大学 园艺学院,福州 350002)

摘要:以‘紫薇’不结球紫色小白菜为试验材料,采用盆栽控水试验,设置正常水分供应、轻度干旱、中度干旱和重度干旱4个干旱处理,测定了紫色小白菜植株营养品质和光合色素含量、光合与叶绿素荧光参数等指标,研究不同干旱胁迫处理对紫色小白菜光合特性及营养品质的影响。结果表明:(1)紫色小白菜叶片花青苷、可溶性糖、可溶性蛋白、维生素C含量均随干旱处理程度的加重呈先升高后下降的趋势,并均在轻度干旱下达到最大值。(2)随着干旱处理程度的加重,紫色小白菜叶片叶绿素a、叶绿素b、叶绿素(a+b)和类胡萝卜素含量均呈先缓慢上升后急剧下降的变化规律,且均于轻度干旱下达到最大值。(3)随着干旱处理程度的加重,紫色小白菜叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均呈逐渐下降的趋势,而瞬时水分利用效率(WUE)表现出先升后降的趋势。(4)随着干旱处理程度的加重,紫色小白菜叶片以吸收光能为基础的性能指数(PI_{ABS})逐渐降低,而单位反应中心吸收的光能(ABS/RC)、单位反应中心捕获的光能(TR_o/RC)、单位反应中心传递的能量(ET_o/RC)、单位反应中心热耗散的能量(DI_o/RC)以及单位面积捕获的光能(TR_o/CS)、单位面积的热耗散(DI_o/CS)均呈现逐渐上升的趋势;叶片中PSⅡ最大光化学效率(ϕ_{PSII})、将电子传递到电子传递链中 Q_A^- 下游的其他电子受体的概率(ϕ_o)、反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额(ϕ_{EO})值均随着干旱处理的加重呈先缓慢下降后急剧下降的趋势,受体侧J相的相对可变荧光(V_J)增幅比供体K相可变荧光占J相可变荧光的比例(W_K)大,PSⅡ受体侧受到的胁迫伤害大于供体侧。研究表明,干旱处理迫使紫色小白菜光合特性及品质都出现一定的变化,轻度干旱胁迫处理能增加紫色小白菜花青苷及其光合色素的含量,并提高净光合速率,进而改善植株的营养品质,值得在紫色小白菜耐旱生产中推广应用。

关键词:紫色小白菜;干旱胁迫;花青苷;营养品质;光合作用特征;叶绿素荧光

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Nutritional Quality and Photosynthetic Characteristics of Purple Cabbage under Drought Stress

YANG Biyun, ZHONG Fenglin, LIN Yizhang

(College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: A pot experiment was conducted to study the effects of different water treatments (normal irrigation, light drought, moderate drought, and severe drought) on the quality, gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of purple cabbage (*Brassica campestris* ssp. *chinensis* var. *communis* Tsen et Lee). The result showed that: (1) with the increasing extent and duration of drought stress, the maximal anthocyanin content, the soluble sugar, soluble protein and vitamin C contents of the purple cabbage leaves increased gradually under light drought stress, while decreased rapidly under both moderate and severe drought stress. (2) As compared with those under normal irrigation, the chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll (a+b) and carotenoid contents all increased gradually under light drought stress, while de-

creased rapidly under both moderate and severe drought stress. (3) With the degree of drought treatment, the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) all decreased gradually under light drought, moderate and severe drought stress, while water use efficiency (WUE) increased firstly and then decreased. (4) With the degree of drought treatment, performance index on absorption basis (PI_{ABS}) decreased rapidly under all drought stress, while absorption per active reaction centers(ABS/RC), trapping per active reaction centers(TR_o/RC), electron transport per active reaction center(ET_o/RC), dissipation per active reaction centers(DI_o/RC) all increased gradually under drought stress, trapping per excited cross-section(TR_o/CS), dissipation per excited cross-section (DI_o/CS) both decreased rapidly under all drought treatments. The maximum quantum yield of PS II (ϕ_{PO}), efficiency that a trapped exciton can move an electron into the electron transport chain beyond Q_A^- (ϕ_O), probability that an absorbed photon will move an electron into the electron transport chain beyond Q_A^- (ϕ_{EO}) all decreased rapidly under all drought treatments. The value of relative variable fluorescence at J-step (V_J) increased more than the value of the ratio of fluorescence F_K to the amplitude $F_J-F_O(W_K)$, while the increasing of the maximum rate of reduction(M_O) stated that Q_A be restored. Those results suggest that under light drought treatment, the anthocyanin and photosynthetic pigment contents increased. Moreover, the photosynthetic rate and the quality of plant nutrition improved. It is worth popularizing and applying in the dry production of purple cabbages.

Key words: purple cabbage; drought stress; anthocyanin; nutritional quality; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

干旱是影响植物正常生长发育的一个重要逆境因子,有关干旱胁迫对蔬菜及农作物生长发育和生理过程的影响研究也一直是逆境研究的热点之一。研究表明,干旱对番茄^[1]、黑米^[2]、玉米^[3]、紫叶矮樱^[4]、沙枣幼苗^[5]等植物的光合作用及很多生理过程造成破坏,而其中的气孔传导度关系到光合和呼吸中CO₂的传导和水分的蒸腾,叶绿素和类胡萝卜素则是光合作用中光能的受体或保护色素^[6-7],从而引起植物一系列生理生化的变化^[8]。

紫色小白菜(*Brassica campestris* ssp. *chinensis* var. *communis* Tsen et Lee)是小白菜的变种,其叶片正面呈紫色,富含花青苷,可作为蔬菜色拉直接食用,深受消费者的青睐。目前对紫色小白菜的研究主要集中在栽培技术^[9-10]以及花青苷提取^[11-12]和相关基因分析^[12-13]等方面。其中,沈露露^[14]以‘紫冠1号’紫色不结球白菜为材料,利用聚乙二醇(PEG 6000)溶液进行模拟干旱胁迫处理,表明短期的干旱胁迫处理有利于紫色不结球白菜花色苷的积累,且发现了2个在干旱胁迫下对诱导花色苷基因表达有重要作用的基因。目前,关于紫色小白菜在干旱胁迫下响应机理方面的研究尚处于起步阶段,但有研究表明,适度的干旱处理会提高紫色小白菜^[14]、黑米^[2]、紫叶矮樱^[4]中花青苷含量,而紫色小白菜作为一种富含花青苷的彩色蔬菜,不同程度干旱胁迫对其花青苷等品质指标和光合作用的影响效应尚不明了。因此,本试验采用盆栽控水方法,对紫

色小白菜进行不同程度干旱处理,测定其花青苷等品质指标含量的变化,及其光合参数和叶绿素荧光参数的响应特征,以期通过控制水分供应来生产出优质紫色小白菜,为紫色小白菜的高产栽培以及干旱胁迫逆境下的生理生化特征研究奠定实践理论基础,为后人研究提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为不结球紫色小白菜品种‘紫薇’,种子购自北京京域威尔农业科技有限公司。

1.2 试验设计

试验于2013年10~12月在福建农林大学园艺学院蔬菜研究所实验室通过盆栽方法进行。试验设置4个处理水平(正常水分供应至轻度亏缺),具体为正常水分供应(对照,CK)处理、轻度干旱(T₁)处理、中度干旱(T₂)处理和重度干旱(T₃)处理。试验土壤含水量控制操作参考李云飞^[4]方法,稍有改动:采用称重量法及插孔补水法的方法控制盆土实际含水量分别维持在(16.675±0.575)%、(13.225±0.575)%、(9.775±0.575)%和(6.325±0.575)%。将用温水消毒后的种子置于54 cm×28 cm的穴盘中,待幼苗长至两叶一心时,移苗至同一规格的塑料盆中(直径30 cm,高28 cm),盆中分别装有基质7.5 kg(园土、草炭土、珍珠岩按照体积比5:7:3混匀,有机质含量20%),营养液采用华南农业大学的

叶菜 B 营养液配方^[15], 每 5 d 浇 1 次营养液, 其他同常规管理。待幼苗长到四叶一心期时, 选择长势一致的新苗, 采取自然干旱的办法控水, 每日 18:00 用感量 0.5 g 的电子称称重, 并均匀补充当天失去的水分, 控制土壤含水率在设定范围, 并记录耗水量, 采用土壤水分速测仪 (MP-406 型, 海安县新晨机电厂制造) 测定含水量。每个处理重复 30 盆, 每盆种植 1 株, 常规管理, 随机区组排列。干旱处理 15 d 后, 取紫色小白菜新鲜叶片, 一部分立即进行相关生理指标离体测定, 一部分置于冻干机中冻干, 并备份样品于 -80 ℃ 冰箱中。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶绿素荧光参数 在晴天上午 9:30~11:30, 将 CO₂ 浓度设定为环境浓度, 光强度为 903~1 003 μmol·m⁻²·s⁻¹, 测定时的叶面温度为 (25±0.5) ℃, 相对湿度为 (56.1±0.6) %。分别选取每处理植株顶端下生长良好的完全展开叶片, 采用 CI-340 便携式光合作用仪测定其净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 等光合生理指标, 重复测定 3 次, 并计算瞬时水分利用效率 ($WUE = P_n/T_r$)。在暗适应 20 min 后, 利

用 Handy PEA 便携式植物效率分析仪 (Hansatech Instruments Limited, Norfolk, UK) 分别测定各处理植株顶端下生长良好的完全展开叶片叶绿素荧光参数, 叶绿素荧光是由 3 个发光二极管提供的 3 400 μmol·m⁻²·s⁻¹ 左右的红光 (峰值 650 nm) 均匀地照射在直径 4 mm 的叶片上诱导的, 从照光开始后的前 300 μs, 每 10 μs 读取数据 1 次, 随着荧光动力学信号变慢, 数据读取的时间间隔变长, 所有测定均在室温下进行, 重复测定 3 次。测定的叶绿素荧光参数指标详见表 1。

1.3.2 品质指标 花青苷采用杨碧云等^[11]方法提取, pH 示差法^[16]测定含量。类黄酮含量的测定用超声波辅助萃取的方法, 参考王英豪等^[17]提取马齿苋总黄酮的方法, 并进行了改良: 乙醇浓度 60%、料液比 1:25、超声时间 30 min、超声温度 35 ℃、超声功率 70 W, 采用亚硝酸钠-硝酸铝-氢氧化钠法^[18]测定含量; 可溶性蛋白质含量采用 Folin-酚试剂法^[18]测定; 可溶性糖含量采用硫酸蒽酮比色法^[18]测定; 维生素 C 含量采用 2,6-二氯酚靛酚比色法^[18]测定; 叶绿素、类胡萝卜素含量测定采用丙酮提取法, 比色法测定^[18]。所有指标均重复测定 3 次。

表 1 测定的叶绿素荧光参数及其计算公式

Table 1 The design formulas of chlorophyll fluorescence parameters

荧光参数 Fluorescence parameter	含义 Illustration	公式 Formula
ABS/RC	单位反应中心吸收的光能 Absorption per active reaction centers	$ABS/RC = M_0 * (1/V_J) * (1/\phi_{PO})$
TR _O /RC	单位反应中心捕获的光能 Trapping per active reaction centers	$TR_O/RC = M_0 * (1/V_J)$
ET _O /RC	单位反应中心传递的能量 Electron transport per active reaction center	$ET_O/RC = M_0 * (1/V_J) * \phi_O$
DI _O /RC	单位反应中心热耗散的能量 Dissipation per active reaction centers	$DI_O/RC = (ABS/RC) - (TR_O/RC)$
PI _{ABS}	以吸收光能为基础的性能指数 Performance index on absorption basis	$PI_{ABS} = RC/ABS[\phi_{PO}/(1-\phi_{PO})][\Psi_O/(1-\Psi_O)]$
φ _{PO}	PSⅡ最大光化学效率 The maximum quantum yield of PSⅡ	$\phi_{PO} = TR_O/ABS = F_V/F_M$
Ψ _O	一个捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q _A ⁻ 下游的其他电子受体的概率 Efficiency that a trapped exciton can move an electron into the electron transport chain beyond Q _A ⁻	$\Psi_O = ET_O/TR_O = (1-V_J)$
φ _{EO}	反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额 Probability that an absorbed photon will move an electron into the electron transport chain beyond Q _A ⁻	$\phi_{EO} = ET_O/ABS = (1-F_O/F_M)\Psi_O$
M _O	Q _A 被还原的最大速率 The maximum rate of reduction	$M_O = 4(F_K - F_O)/(F_M - F_O)$
W _K	K 相可变荧光占 J 相可变荧光的比例 The ration of fluorescence F _K to the amplitude F _J -F _O	$W_K = (F_K - F_O)/(F_J - F_O)$
V _J	J 相相对可变荧光 Relative variable fluorescence at J-step	$V_J = (F_J - F_O)/(F_M - F_O)$

1.4 数据处理

采用 Excel 2003 和 Origin 9.0 软件进行数据分析及作图,并用 DPS(V3.01)进行单因素方差分析、LSD 检验法进行多重比较,差异显著水平取 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 干旱处理对紫色小白菜品质指标的影响

由图 1 可知,紫色小白菜花青苷的含量变化表现为随干旱胁迫程度的加重先升高后下降,且处理间均存在显著差异($P<0.05$)。其中, T_1 和 T_2 处理分别比 CK 处理显著增加 38.22% 和 13.84%,而 T_3 处理比 CK 处理显著降低 18.34%。说明适当的干旱胁迫处理能够显著增加紫色小白菜叶片中花青苷的含量。

同时,紫色小白菜叶片可溶性蛋白、可溶性糖、类黄酮和维生素 C 等其他品质指标也随干旱胁迫程度的加重而呈先升高后降低的变化趋势,并均在 T_1 处理下达到最大值且显著高于 CK,在 T_2 和 T_3 处理下显著低于 CK,各处理间均存在显著差异(图 2)。其中,与对照相比,紫色小白菜叶片可溶性蛋白、可溶性糖、类黄酮和维生素 C 含量在 T_1 处理下分别显著增加 8.96%、8.74%、15.52% 和 8.69%,而在 T_3 处理下分别显著减少了 22.06%、36.12%、26.96% 和 33.29%。说明适度的干旱胁迫能够显著促进紫色小白菜叶片中营养物质的积累,同时可以帮助其在逆境中生长,过度干旱胁迫则产生相反作用。

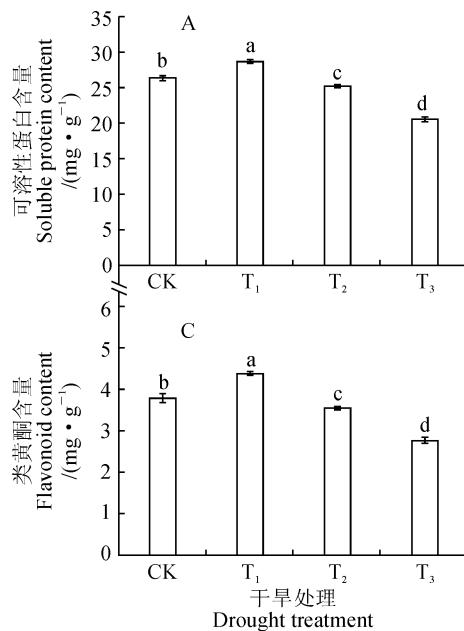
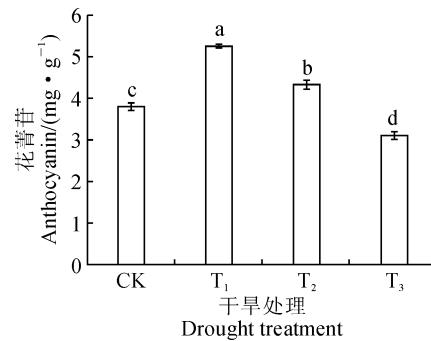


图 2 干旱处理下紫色小白菜叶片品质指标的变化

Fig. 2 The photosynthetic quality indexes in leaves of purple cabbage under drought treatments

2.2 干旱处理对紫色小白菜光合色素含量及比值的影响

由图 3 可知,紫色小白菜叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)和类胡萝卜素含量均随干旱处理程度的加重而呈现先上升后下降的变化规律,并均在 T_1 处理下达到最大值且显著高于相对对照,而 T_2 和 T_3 处理均显著低于对照;与 CK 处理相比, T_1 处理叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素(a+b)和类胡萝卜素含量



CK, T_1 , T_2 , T_3 分别为正常供水(16.675%)、轻度干旱(13.225%)、中度干旱(9.775%)和重度干旱(6.325%)处理;图中不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);下同

图 1 干旱处理下紫色小白菜叶片花青苷含量的变化
CK, T_1 , T_2 , T_3 stand for normal irrigation(16.675%), light drought (13.225%), moderate drought (9.775 %) and severe drought (6.325%) treatments, respectively; Different letters in the figure indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below

Fig. 1 The photosynthetic anthocyanin content in leaves of purple cabbage under drought treatments

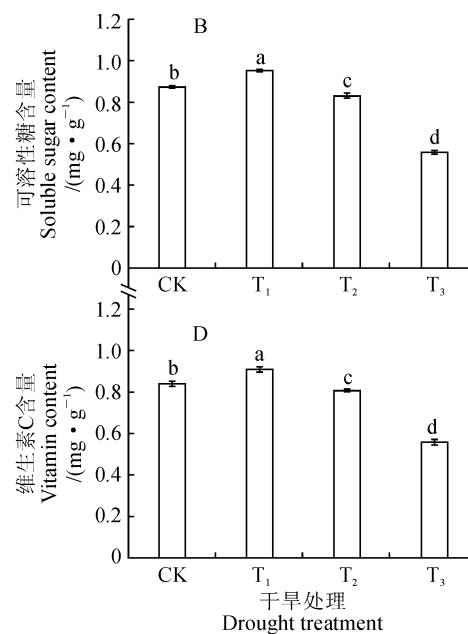


图 2 干旱处理下紫色小白菜叶片品质指标的变化

Fig. 2 The photosynthetic quality indexes in leaves of purple cabbage under drought treatments

分别显著增加了 8.87%、11.96%、9.66% 和 5.59%，而 T₃ 处理则分别显著下降了 43.31%、53.58%、45.93% 和 29.46%。同时，由于叶绿素 b 的增加和降低幅度都高于相应叶绿素 a，导致了叶绿素 a/b 值呈现了先下降后上升的变化趋势。可见，适度干旱胁迫能显著促进紫色小白菜叶片光合色素含量增加，且叶绿素 b 对干旱处理的反应较叶绿素 a 敏感。

2.3 干旱处理对紫色小白菜光合气体交换参数的影响

图 4 显示，随着干旱处理程度的加重，紫色小

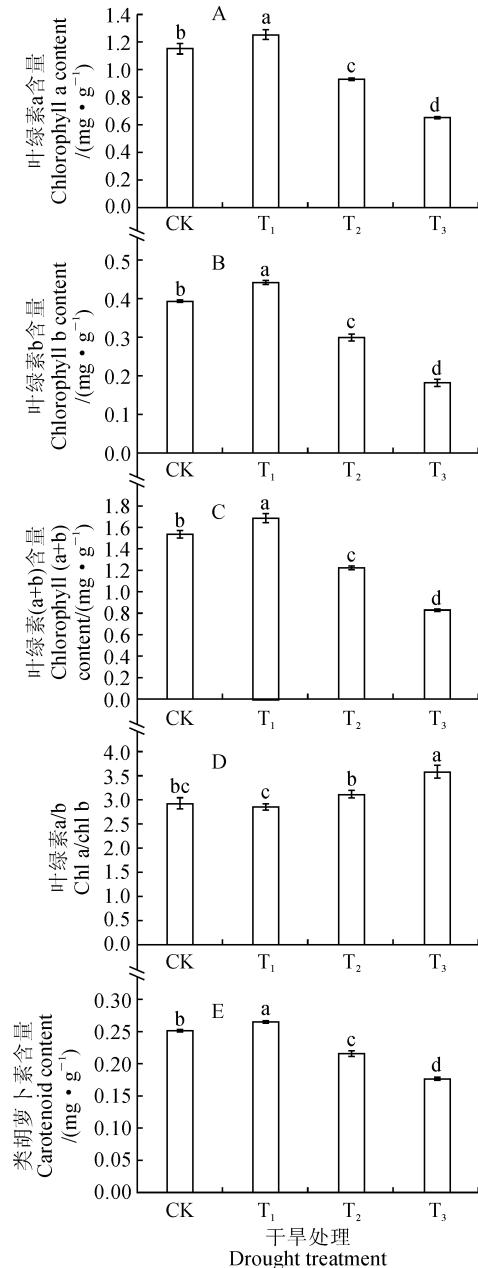


图 3 干旱处理下紫色小白菜叶片光合色素含量的变化

Fig. 3 The photosynthetic pigment contents in leaves of purple cabbage under drought treatments

菜叶片 P_n、T_r 和 G_s 均呈现出逐渐下降的趋势，且它们在 T₁ 处理下与 CK 处理相比下降不显著，幅度仅 1.93% 左右，而在 T₂ 和 T₃ 处理后均大幅度显著下降，T₃ 处理相对于 CK 处理分别显著下降了 73.62%、75.44% 和 84.03%；同时，紫色小白菜叶片 C_i 则随着干旱处理程度呈现出逐渐显著上升趋势，T₁、T₂ 和 T₃ 处理分别比对照处理显著增加了 7.48%、42.13% 和 145.19%（图 4, A—D）。另外，WUE 用来衡量水分消耗与 CO₂ 固定能力的关系。由图 4。E 可知，紫色小白菜叶片 WUE 随着干旱胁

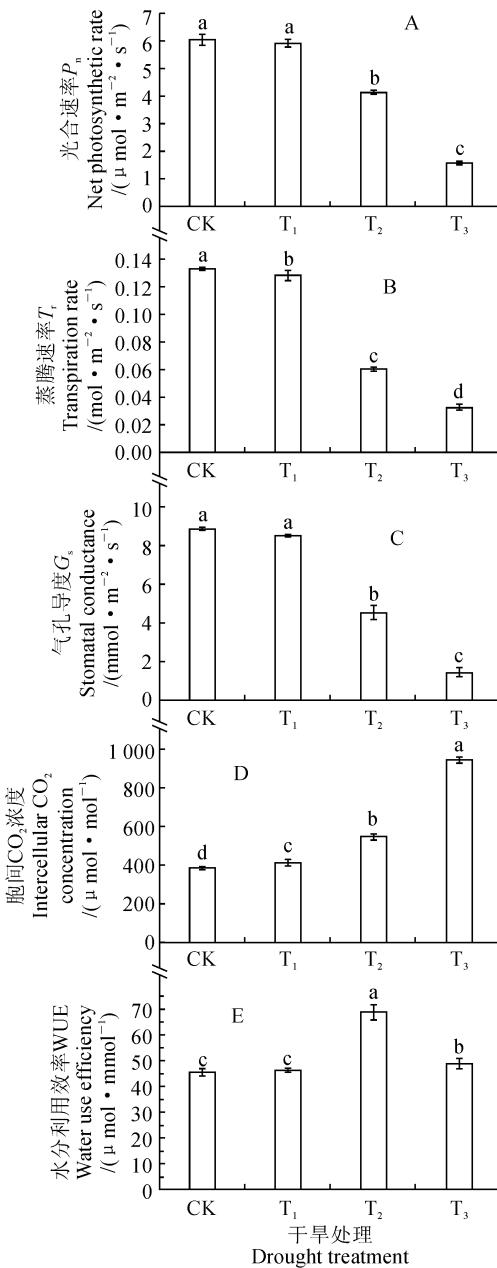


图 4 干旱处理下紫色小白菜光合气体交换参数的变化

Fig. 4 The photosynthetic parameters in leaves of purple cabbage under drought treatments

迫强度增加表现出先升后降的趋势,并在T₂处理时最大值,此时WUE相对于CK处理显著提高了72.90%,而T₃处理比CK仅增加了7.52%。以上结果说明紫色小白菜的光合效率在轻度干旱胁迫不会受到显著影响,其水分利用效率在适度干旱处理下显著提高,但其光合器官结构和功能在重度干旱下受到一定程度上破坏。

2.4 干旱处理对紫色小白菜叶绿素荧光参数的影响

2.4.1 光合性能指数 PI_{ABS} 图5显示,紫色小白菜叶片PI_{ABS}随着干旱胁迫程度的加重而逐渐降低,与CK处理对比,轻度(T₁)、中度(T₂)和重度(T₃)干旱胁迫处理分别显著下降了6.92%、33.38%和57.30%。

2.4.2 单位反应中心(RC)能量流 由图6可得,以有活性的反应中心(RC)为基础的叶绿素荧光参数表明,紫色小白菜叶片ABS/RC、TR_O/RC、ET_O/RC、DI_O/RC则均随着干旱胁迫程度的加重而呈现逐渐上升的趋势,但它们在轻度干旱胁迫(T₁)下升高并不显著,而在中度干旱处理(T₂)下分别比CK处理显著提高23.12%、18.82%、18.29%和41.05%,而在重度干旱胁迫(T₃)下分别显著提高65.59%、47.89%、52.63%和140.00%。

2.4.3 单位面积(CS)能量流 图7表明,以单位受光面积(CS)为基础的叶绿素荧光参数表明,紫色小白菜叶片单位面积捕获的光能(TR_O/CS)、单位面

积的热耗散(DI_O/CS)均随干旱处理的加重而呈现逐渐上升的趋势,两者在T₃处理下分别比CK处理显著高出51.93%和41.53%;而同期叶片单位面积电子传递的量子产额(ET_O/CS)和叶片单位面积上有活性的反应中心数量(RC/CS_O)则都呈现出逐渐降低的变化规律,T₁、T₂、T₃处理的ET_O/CS分别比CK处理显著降低了7.37%、18.55%、29.73%,它们的RC/CS_O则分别比CK处理显著降低了6.97%、11.52%和24.26%。

2.4.4 量子产率参数 不同程度干旱胁迫致使紫色小白菜叶片各荧光参数表现出不同的变化趋势(图8)。其中,紫色小白菜叶片ψ_{PO}、Ψ_O、ψ_{EO}值在T₁处理下变化均不明显,分别仅比CK处理下降了1.87%、1.44%和2.24%,而在T₂处理下则分别显著下降了8.01%、10.58%和14.95%,在T₃处理后

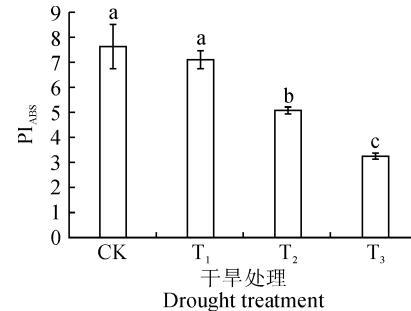


图5 干旱处理下紫色小白菜光合性能指数(PI_{ABS})的变化

Fig. 5 The photosynthetic performance index (PI_{ABS}) of purple cabbage under drought treatments

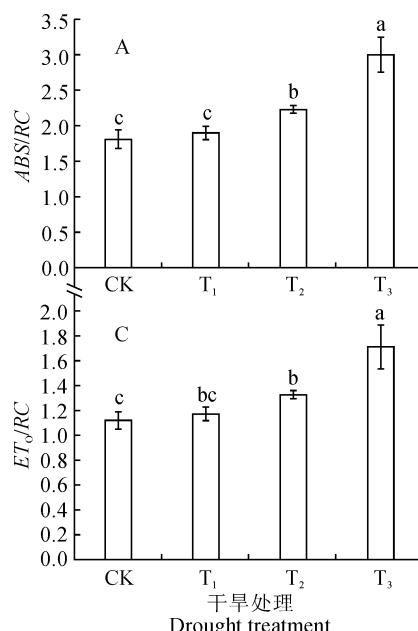


图6 干旱处理下紫色小白菜单位反应中心(RC)能量流的变化

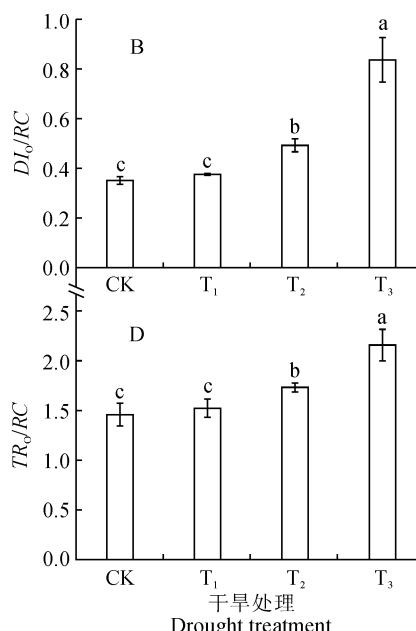


Fig. 6 The specific energy fluxes per RC of purple cabbage under drought treatments

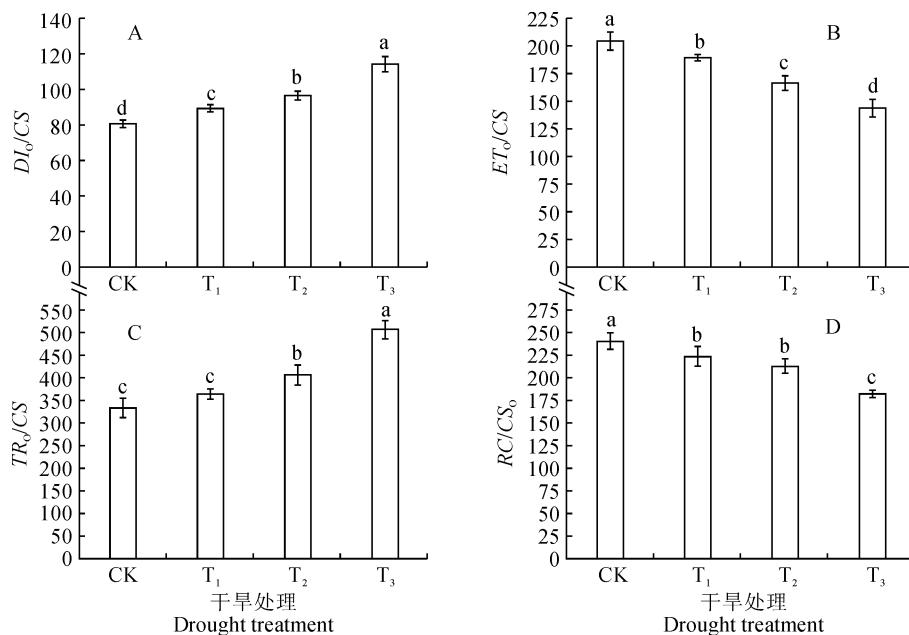


图 7 干旱处理下紫色小白菜荧光参数单位面积(CS)能量流的变化

Fig. 7 The phenomenological fluxes per CS in leaves of purple cabbage under drought treatments

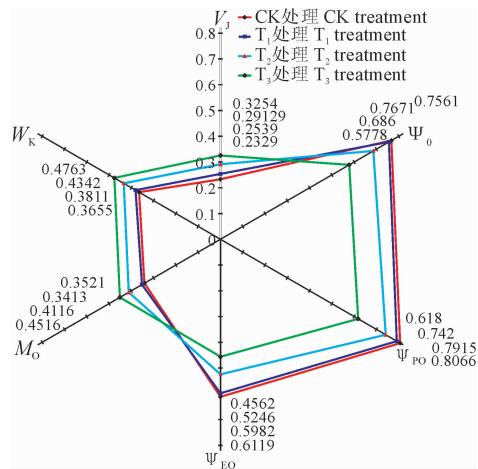


图 8 干旱处理下紫色小白菜量子产率参数的变化

Fig. 8 The quantum yield parameters in leaves of purple cabbage under drought treatments

分别显著下降了 23.39%、24.68% 和 26.04%。同时,在干旱胁迫程度不断加重条件下, T_1 、 T_2 、 T_3 处理叶片供体侧性能参数 W_k 分别比 CK 处理增加了 1.50%、15.66% 和 26.85%, 它们受体侧性能参数 V_j 分别增加了 3.33%、25.05% 和 39.73%。另外, 紫色小白菜叶片 M_o 也随干旱处理程度增加呈现出上升的趋势, 其在 T_3 处理下比 CK 处理提高了 32.33%。可见, 在干旱胁迫条件下, 紫色小白菜叶片 V_j 增幅比 W_k 大, PS II 受体侧受到的胁迫伤害大于供体侧; 同时, M_o 值的上升又说明 Q_A 逐渐被还原, Q_A^- 向下传递电子的能力受到抑制。

3 讨 论

3.1 紫色小白菜品质性状对干旱胁迫的响应

色素是彩叶蔬菜叶片呈色的物质基础, 干旱胁迫对植物色素含量会产生明显影响。本研究结果表明, 随着干旱胁迫程度的加重, 紫色小白菜叶片花青苷含量呈先增加后降低的趋势, 这说明适当的干旱胁迫可使紫色小白菜花青苷含量增加, 但当干旱程度超过一定限度时花青苷含量便开始下降, 这与黑米^[2]、紫叶矮樱^[4]对干旱胁迫响应的研究结果一致, 这也验证了适度的干旱可以增加花青苷的含量这一结论^[4,19]。花青苷属于生物类黄酮物质, 本研究中随着干旱处理程度的加重紫色小白菜类黄酮含量变化趋势与花青苷相似, 呈先增加后降低的规律, 说明适度的干旱也有利于紫色小白菜类黄酮物质的积累, 这与酸枣^[20]、紫叶矮樱^[4]的相关研究结果基本一致。在适度的干旱条件下, 大量的光合产物积累在体内, 植物可能利用这些“过剩”的光合产物合成含碳的次生代谢产物, 基于这一原因类黄酮物质的含量有所增加。而重度干旱处理后紫色小白菜叶片中类黄酮物质含量显著减少, 可能是因为重度干旱胁迫处理致使类黄酮物质发生了降解, 或者是重度干旱处理导致光合作用受限, 使植物含碳次生代谢物质的合成受到减少, 次而表现为类黄酮物质含量的减少^[20]。此外, 本试验结果表明, T_1 处理紫色小白菜叶片可溶性糖、可溶性蛋白、维生素 C 含量均

高于对照处理,但其又随着胁迫程度不断加重而迅速下降,这与干旱胁迫下花生幼苗可溶性蛋白含量^[21]、苜蓿叶片中可溶性蛋白含量^[22]、白桦叶片可溶性蛋白和可溶性糖含量^[23]以及桔梗幼苗中维生素C^[24]的表现一致,说明轻度干旱胁迫处理可增加紫色小白菜可溶性糖、可溶性蛋白和维生素C含量,在一定程度上利于其品质的改善。此外,可溶性糖和可溶性蛋白的积累也被认为是植物适应干旱胁迫的一种适应和自我保护的反应^[25-26],维持了植物体生长发育的水分需求,使植物具有较强的抗逆性能力。但有研究^[27-30]表明,干旱处理会造成植株生长减缓,叶片数量减少,生物量降低,产量下降等,影响植株相关酶的种类及活性表达。因此,后续研究将进一步依据紫色小白菜生物量在不同干旱逆境下的变化,深入探讨相关酶活性及相关基因表达水平的响应特征,以探明紫色小白菜对干旱处理的分子响应机制。

3.2 紫色小白菜光合特性对干旱胁迫的响应

光合色素是植物光合作用的载体,其含量的变化在一定程度上反映出植物的光合特性。本研究表明,随着干旱胁迫的加重,紫色小白菜叶绿素a含量、叶绿素b、叶绿素(a+b)、类胡萝卜素含量均呈现先上升后下降的变化规律,且叶绿素a/b值变化趋势与其相反,这与李云飞对紫叶矮樱^[4]、孙景宽^[5]对沙枣幼苗、吴婧舒^[31]对平榛所做的试验结果一致。轻度干旱胁迫下紫色小白菜光合色素含量的增加可能与胁迫条件下叶片含水量减少有关。但随着干旱胁迫加重,光合色素含量急剧下降可能是由于干旱胁迫使紫色小白菜叶片中的色素合成过程减弱,抑制了光合作用中光能的吸收与转化,从而表现出叶绿素含量下降^[32]。同时也可能是因为干旱胁迫加重导致类胡萝卜素含量的降低,从而减少了其对活性氧的淬灭能力,加快了叶绿素的分解速度,使得叶片中叶绿素含量急剧下降。

光合作用作为植物最基本的生命活动对干旱胁迫反应非常敏感,植物受到干旱胁迫后光合速率会出现不同程度下降的现象^[33]。干旱处理下引起植物叶片光合效率降低的植物自身因素主要有气孔部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类^[34]。本试验结果表明,不同程度的干旱胁迫处理下,紫色小白菜叶片P_n、G_s均呈现下降趋势,但C_i呈现出升高趋势,表明叶片P_n的下降并非气孔关闭所导致,而是由于叶肉细胞光合能力降低的原因,这可能是因为胁迫程度过重导致

植物中一些代谢途径受到抑制,从而成为限制其光合作用的主要原因。植物生物量积累过程中耗水量的多少决定了水分利用效率的高低,一般在给定耗水量的条件下,水分利用效率会随着生物量积累增加而上升,本试验结果还发现,紫色小白菜叶片WUE随干旱胁迫处理程度加重而呈先上升后下降的趋势,这与紫叶矮樱叶片^[4]对干旱响应的结果一致。

叶绿素荧光动力学参数是检验植物胁迫伤害程度的指标^[10,35]。由于干旱胁迫导致PSⅡ结构的破坏,紫色小白菜叶片电子传递和能量转化均受到了较大影响。PI_{ABS}随着干旱处理程度的加重而降低,可能是光合结构的功能受到干旱处理的伤害,降低了叶片光能转化效率,从而限制了紫色小白菜叶片光合作用的正常进行,这与周帅^[36]、王振兴^[37]所做的干旱处理研究结果一致。由于单位面积有活性的反应中心数目RC/CS₀减少的原因,ABS/RC、TR₀/RC、ET₀/RC、DI₀/RC随着干旱处理的加重而上升,在此过程中,紫色小白菜叶片叶绿体吸收和捕获的光能急剧增加了DI₀/RC和DI₀/CS,并没有增加单位面积用于电子传递的能量ET₀/CS,说明紫色小白菜叶片里反应中心吸收和捕获的光能大部分都以热量的形式耗散,这可能是紫色小白菜叶片在干旱条件下的一种自我保护机制,能量的传递失衡进而影响了电子的传递。本试验研究结果表明,随着干旱处理程度的加重,Q_{A-}大量积累,M₀呈现出显著升高的趋势,从而进一步阻碍电子向下传递的能力,出现Ψ_O、ϕ_{EO}下降的趋势,Ψ_O、ϕ_{EO}下调的目的是为了减少光合电子传递到氧的几率,从而使活性氧的产生达到最少量,减轻胁迫对植物造成的伤害^[38]。M₀、Ψ_O、ϕ_{EO}、V_J主要反映PSⅡ受体侧的变化,而W_K主要反映PSⅡ供体侧的变化,从本研究结果可知PSⅡ受体侧的荧光参数变化幅度大于供体侧的变化量,由此可以推测紫色小白菜叶片PSⅡ受体侧受到的伤害比供体侧大,这与张兴华^[39]对玉米所做的研究结果一致。可见,随着干旱处理程度的加重,紫色小白菜叶片的光合色素含量、P_n呈现出显著下降的趋势,PSⅡ反应中心出现部分失活现象,反应中心电子供体侧和受体侧电子均受到损伤,这是紫色小白菜叶片光合能力随着干旱胁迫程度的加重而呈现下降趋势的原因之一^[8]。

综上,水分是植物生长发育的重要环境因子之一,影响着植物体内碳水化合物的合成、色素合成相关酶的活性等,使植物光合作用受到抑制,进而影响植物的正常生长和叶色表现^[4, 6]。综合上述分析,

轻度干旱处理能增加紫色小白菜花青苷及其光合色素的含量，并提高了光合速率，进而改善了植株营养品质。在生产实践上，可以利用控制水分供给来调节蔬菜次生代谢物的合成与代谢，将对蔬菜品质的提升有着积极的作用。然而植物的正常生长不仅受

到水分的影响，还受限于其他外界环境因子，且重度的干旱胁迫将对蔬菜造成巨大的损害，因而在实践生产中，还应结合实际的栽培条件进一步深入探讨相关措施。

参考文献：

- [1] 程智慧, 孟焕文, Stephen A. Rolfe, 等. 水分胁迫对番茄叶片气孔传导及光合色素的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2002,(6): 93-96.
- [2] CHENG Z H, MENG H W, STEPHEN A R, et al. Impact of water stress on stomata conductance and photosynthetic pigment content in tomato plant[J]. *Jour. of Northwest Sci-Tech Univ. of Agri. and For.* (Nat. Sci. Ed.). 2002,(6): 93-96.
- [3] 陈应鹏, 刘广娜, 闫月新, 等. 干旱胁迫对黑米花青素含量和PAL活性的影响[J]. 吉林农业科技学院学报, 2012,(1): 8-10.
- [4] CHEN Y P, LIU G N, YAN Y X, et al. Effect of drought stress on anthocyanin content and PAL activity in semen trigone[J]. *Journal of Jilin Agricultural Science and Technology University*, 2012,(1): 8-10.
- [5] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J]. 生态学报, 2011,(5): 1 303-1 311.
- [6] ZHANG R H, ZHENG Y J, MA G S, et al. Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011,(5): 1 303-1 311.
- [7] 李云飞, 李彦慧, 王中华, 等. 土壤干旱胁迫对紫叶矮樱叶片呈色的影响[J]. 生态学报, 2009, **29**(7): 3 678-3 684.
- [8] LI Y F, LI Y H, WANG Z H, et al. Effect of soil drought stress on leaf coloration-emerging of *Prunus cistenea* cv. *pissardii*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(7): 3 678-3 684.
- [9] 孙景宽, 李田, 夏江宝, 等. 干旱胁迫对沙枣幼苗根茎叶生长及光合色素的影响[J]. 水土保持通报, 2011,(1): 68-71.
- [10] SUN J K, LI T, XIA J B, et al. Effects of drought stress on photosynthetic pigment and on root, stem and leaf growth characteristics of *Elaeagnus angustifolia* seedlings[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2011,(1): 68-71.
- [11] RAJASEKAR M, RABERT G A, MANIVANNAN P. The effect of triazole induced photosynthetic pigments and biochemical constituents of *Zea mays* L. (maize) under drought stress [J]. *Applied Nanoscience*, 2016, **6**(5): 727-735.
- [12] HOSSEINZADEH S R, AMIRI H, ISMAILI A. Effect of vermicompost fertilizer on photosynthetic characteristics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) under drought stress[J]. *Photosynthetica*, 2016, **54**(1): 87-92.
- [13] HARN J S, KIL K C, CHOI C. Physiological responses to drought stress of transgenic Chinese cabbage expressing *Arabidopsis* H⁺-pyrophosphatase[J]. *Journal of Plant Biotechnology*, 2013, **40**(3): 156-162.
- [14] 李正德, 辛学锐, 丛培军, 等. 紫色小白菜——好地紫罗兰[J]. 中国蔬菜, 2011,(11): 35.
- [15] LI Z D, XIN X R, CONG P J, et al. Purple cabbage - Pak Choy, Horti-Violet[J]. *China Vegetables*, 2011,(11): 35.
- [16] YANG B Y, ZHOU X Z, XU R, et al. Comprehensive analysis of photosynthetic characteristics and quality improvement of purple cabbage under different combinations of monochromatic light[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 1 788.
- [17] 杨碧云, 叶丽萍, 林琳琳, 等. 响应面法优化超声辅助提取紫色小白菜花青苷的工艺研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2014,(4): 373-382.
- [18] YANG B Y, YE L P, LIN L L, et al. Ultrasonic condition optimization for anthocyanin extraction from purple cabbage by using response surface methodology (RSM)[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2014, **4**: 373-382.
- [19] HE Q, ZHANG Z, ZHANG L. Anthocyanin accumulation, antioxidant ability and stability, and a transcriptional analysis of anthocyanin biosynthesis in purple heading Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*)[J]. *J Agric Food Chem*, 2016, **64**(1): 132-145.
- [20] 刘瑾, 汪维红, 张德双, 等. 控制白菜叶片紫色的 *pur* 基因初步定位[J]. 华北农学报, 2013,(1): 49-53.
- [21] LIU J, WANG W H, ZHANG D S, et al. Primary mapping of *pur*, a gene controlling purple leaf color in *Brassica rapa* [J]. *Acat Agriculturae Boreali-Sinica*, 2013,(1): 49-53.
- [22] 沈露露, 胡春梅, 许玉超, 等. 水分胁迫对紫色不结球白菜花色苷合成及相关基因表达的影响[J]. 西北农业学报, 2016, **25**(4): 588-594.
- [23] SHEN L L, HU C M, XU Y C, et al. Anthocyanins biosynthesis and gene expression changes of non-heading chinese cabbage under water stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2016, **25**(4): 588-594.
- [24] 郭世荣. 无土栽培学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 111-116.
- [25] WROLSTAD R E, DURST R W, LEE J. Tracking color and pigment changes in anthocyanin products[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2005, **16**(9): 423-428.
- [26] 王英豪, 魏国强, 张理平. 马齿苋总黄酮含量测定方法的建立[J]. 福建中医药大学学报, 2012,(2): 44-46.
- [27] WANG Y H, WEI G Q, ZHANG L P. Establishment of determination method of total flavonoids in *Portulaca oleracea* L.[J]. *Journal of Fujian University of TCM April*, 2012, (2): 44-46.
- [28] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [29] 孙明霞, 王宝增, 范海, 等. 叶片中的花色素苷及其对植物适应环境的意义[J]. 植物生理学通讯, 2003,(6): 688-694.
- [30] SUN M X, WANG B Z, FAN H, et al. Anthocyanins of leaves and their environmental significance in plant stress responses[J]. *Plant Physiology Communications*, 2003, (6): 688-694.

- [20] 王改利,魏忠,贺少轩,等.土壤干旱胁迫对酸枣叶片黄酮类代谢及某些生长和生理指标的影响[J].植物资源与环境学报,2011,(3): 1-8.
- WANG G L, WEI Z, HE S X, et al. Effects of drought stress in soil on flavonoids metabolism in leaf and some growth and physiological indexes of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa*[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2011,(3): 1-8.
- [21] 严美玲,李向东,林英杰,等.苗期干旱胁迫对不同抗旱花生品种生理特性、产量和品质的影响[J].作物学报,2007,(1): 113-119.
- YAN M L, LI X D, LIN Y J, et al. Effects of drought during seedling stage on physiological traits, yield and quality of different peanut cultivars [J]. *Aact Agronomica Sinica*, 2007, (1): 113-119.
- [22] 康俊梅,杨青川,樊奋成.干旱对苜蓿叶片可溶性蛋白的影响[J].草地学报,2005,(3): 199-202.
- KANG J M, YANG Q C, FAN F C. Effects of drought stress on induced protein in the different drought resistance alfalfa leaf[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2005,(3): 199-202.
- [23] 薛建鹏,王秋玉,任欢.干旱胁迫下白桦主要生理指标的变化及相互关系[J].东北林业大学学报,2007,35(8): 12-15.
- XUE J P, WANG Q Y, REN H. Drought stress-induced responses of physiological indices of *Betula platyphylla* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2007, 35(8): 12-15.
- [24] 王姗,王竹承.干旱胁迫对桔梗幼苗生长及生理特性的影响[J].西北农业学报,2014,23(7): 160-165.
- WANG S, WANG Z C. Effect of drought stress on growth and physiological characteristics of *platycodon grandiflorus* seedling[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2014, 23(7): 160-165.
- [25] HESSINI K, PABLO MARTINEZ J, GANDOUR M, et al. Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 67(2): 312-319.
- [26] 刘爱华,王永飞.土壤水分胁迫对生菜幼苗部分生理指标的影响[J].西北农业学报,2010,(6): 144-147.
- LIU A H, WANG Y F. Effects of soil water stress on the physiological and biochemical indexes of *Lactuca sativa* L. during seedling stage[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010,(6): 144-147.
- [27] 姚小兰,周琳,冯茂松,等.干旱胁迫对不同基质网袋桢楠幼苗生长及生物量的影响[J].植物研究,2018,(1): 81-90.
- YAO X L, ZHOU L, FENG M S, et al. Effects of drought stress on the growth and biomass of *Phoebe zhennan*' seedling in different substrates net container[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2018,(1): 81-90.
- [28] 高桐梅,吴寅,李丰,等.苗期水分胁迫对芝麻生长和生理特性的影响[J].核农学报,2017,(11): 2229-2235.
- GAO T M, WU Y, LI F, et al. Effects of water stress on physiological characteristics and growth under water stress in seedling of sesame[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2017, (11): 2229-2235.
- [29] 白丽荣,时丽冉,郭晓丽,等.水分胁迫对不同基因型小黑麦和黑麦苗期生理特性的影响[J].作物杂志,2016,(4): 118-122.
- BAI L R, SHI L R, GUO X L, et al. Effects of water stress on physiological characteristics of different genotypes of triticale and rye seedlings[J]. *Crops*, 2016, (4): 118-122.
- [30] 王颖,潘杰,狄松巍,等.水分胁迫对玉簪的影响[J].林业科技,2018,(1): 22-25.
- WANG Y, PAN J, DI S W, et al. Effect of water stress on *Hosba plantagine* [J]. *Forestry Science & Technology*, 2018, (1): 22-25.
- [31] 吴婧舒,周广柱,周金峰.运用生理生化指标对平榛抗旱性的综合评价[J].湖北农业科学,2010,49(1): 56-59.
- WU J S, ZHOU G Z, ZHOU J F. Comprehensive evaluation of drought resistance in *Corylus heterophylla* with physiological and biochemical indices[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2010, 49(1): 56-59.
- [32] 艾克拜尔,伊拉克,周抑强,等.土壤水分对不同品种棉花叶绿素含量及光合速率的影响[J].中国棉花,2000,27(2): 21-22.
- AIKEBAIER, YILAHONG, ZHOU Y Q, et al. Effects of soil water on chlorophyll content and photosynthetic rate of cotton in different varieties[J]. *China Cotton*, 2000, 27(2): 21-22.
- [33] 魏爱丽,王志敏,翟志席,等.土壤干旱对小麦旗叶和穗器官C₄光合酶活性的影响[J].中国农业科学,2003,36(5): 508-512.
- WEI A L, WANG Z M, ZHAI Z X, et al. Effect of soil drought on C₄ photosynthesis enzyme activities of flag leaf and ear in wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36 (5): 508-512.
- [34] 许大全.光合作用气孔限制分析中的一些问题[J].植物生理学通讯,1997,33(4): 241-244.
- XU D Q. Some problems in somatal limitation analysis of photosynthesis [J]. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4): 241-244.
- [35] 马清,楼洁琼,王锁民. Na⁺对渗透胁迫下霸王幼苗光合特性的影响[J].草业学报,2010,(3): 198-203.
- MA Q, LOU J Q, WANG S M. Effect of Na⁺ on photosynthetic characteristics of *Zygophyllum xanthonylom* seedlings under osmotic stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, (3): 198-203.
- [36] 周帅.非生物胁迫对香樟挥发物及荧光特性的影响[D].杭州:浙江农林大学,2012.
- [37] 王振兴,陈丽,艾军,等.不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统Ⅱ活性的影响[J].植物生理学报,2014,50(8): 1171-1176.
- WANG Z X, CHEN L, AI J, et al. Effects of different drought stress on photosynthesis and activity of photosystem II in leaves of amur grape (*Vitis amurensis*) [J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(8): 1171-1176.
- [38] GOLDING A J, JOHNSON G N. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought[J]. *Planta*, 2003, 218(1): 107-114.
- [39] 张兴华,高杰,杜伟莉,等.干旱胁迫对玉米品种苗期叶片光合特性的影响[J].作物学报,2015,41(1): 154-159.
- ZHANG X H, GAO J, DU W L, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics of maize hybrids at seedling stage [J]. *The Crop Journal*, 2015, 41 (1): 154-159.

(编辑:裴阿卫)