

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.01513

水分胁迫对糜子植株苗期生长和光合特性的影响

冯晓敏¹ 张永清^{1,2,*}

¹ 山西师范大学生命科学学院, 山西临汾 041004; ² 山西师范大学城市与环境科学学院, 山西临汾 041004

摘 要: 选取耐旱性不同的糜子品种陇糜 4 号(强抗旱)、晋黍 7 号(旱敏感)和 5283 黄(中等抗旱), 采用盆栽控水试验, 调查不同水分处理对糜子苗期主要性状和光合参数的影响。结果表明: (1)水分胁迫下各品种的株高、叶面积、根重、叶绿素含量、根系活力均呈下降趋势, 且陇糜 4 号的降幅小于 5283 黄和晋黍 7 号。(2)水分胁迫下, 3 个品种的固定荧光值(F_o)和非光化学猝灭系数值(q_N)均显著增加, 在重度胁迫后, 陇糜 4 号、5283 黄和晋黍 7 号的 F_o 值分别比对照增加 24.6%、34%和 40.8%, q_N 值分别增加 0.956、1.083 和 2.183, 且表现为旱敏感品种晋黍 7 号的增加幅度大于强抗旱品种陇糜 4 号; 各品种的可变荧光(F_v)、最大荧光(F_m)、最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PSII 的潜在活性(F_v/F_o)、光化学猝灭系数(q_P)值均因水分胁迫而降低。在中度和重度胁迫时, 与正常灌水相比差异达显著水平, 降幅以晋黍 7 号 > 5283 黄 > 陇糜 4 号。(3)各品种的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度及胞间 CO_2 浓度均因水分胁迫而下降, 强抗旱品种陇糜 4 号各值的变化幅度均小于中等抗旱品种 5283 黄和旱敏感品种晋黍 7 号, 表明陇糜 4 号的光合参数受水分胁迫的影响最小, 较高的电子传递速率和较强的光能转化能力是陇糜 4 号适应干旱环境的重要生理特性。(4)水分胁迫导致糜子叶片对强光的敏感性增加, 干旱和光抑制对光系统 II 造成的叠加伤害随干旱加重和品种抗旱性减弱而加剧, 因此, 对强光下的糜子幼苗应及时补水, 以避免干旱和高光强的叠加伤害。

关键词: 糜子; 水分胁迫; 光响应; 叶绿素荧光参数

Effect of Water Stress on Seedling Growth and Photosynthetic Characteristics in Broomcorn Millet

FENG Xiao-Min¹ and ZHANG Yong-Qing^{1,2,*}

¹ College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen 041000, China; ² College of Urban and Environmental Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041000, China

Abstract: The response of main growth characteristics and photosynthetic parameters in seedlings of broomcorn millets cultivars Longmi 4 (drought resistant), Jinshu 7 (drought-sensitive) and 5283 Huang (medium drought resistant) to three different drought stresses and normal irrigation were studied in a pot experiment. The result showed that drought stress decreased plant height, leaf area, root weight, chlorophyll content, and root activity. In addition the decreased range of Jinshu 7 was bigger than that of Longmi 4 and 5283 Huang. With the increasing of drought stress, fixation fluorescence value (F_o) and non photochemical quenching coefficient (q_N) increased significantly, in Longmi 4, 5283 Huang, and Jinshu 7, F_o was increased by 24.6%, 34.0%, and 40.8%; q_N was increased by 0.956, 1.083, and 2.183, however, F_v , F_m , F_v/F_m , F_v/F_o , and q_P all were decreased with the significant differences from those in the control under moderate stress and serious stress. Water stress decreased photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, and intercellular CO_2 concentration, which were lower in Longmi 4 than in Jinshu 7 and 5283 Huang, indicating that higher photosynthetic efficiency, stronger light energy transfer capacity and greater relative growth rate in Longmi 4 may be the major physiological traits adapted to drought stress. Sensitivity of broomcorn millet leaves to light increased under water stress, making double injury of drought and photo inhibition to photosystem II with severer drought and weak drought resistance. Therefore, we should water the broomcorn millet seedlings to avoid the injury of severe drought and high light.

Keywords: Broomcorn millet; Drought stress; Light responses of photosynthesis; Chlorophyll fluorescence parameters

本研究由国家自然科学基金项目(30871483)和山西省自然科学基金项目(2006011086)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 张永清, E-mail: yqzhang208@126.com

第一作者联系方式: E-mail: fengxiaomin.1986@163.com

Received(收稿日期): 2011-11-23; Accepted(接受日期): 2012-04-20; Published online(网络出版日期): 2012-06-05.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120605.0956.001.html>

干旱造成的水分亏缺,是农作物经常或周期性经历的一种逆境胁迫^[1]。山西省地处干旱、半干旱的黄土高原区,降水少且分布不均,对旱地大田作物而言,遭遇一定时期的干旱胁迫几乎不可避免,因此,抗旱育种成为当地提高作物经济产量的重要措施之一。糜子(*Panicum miliaceum* L.)属禾本科黍属(*Panicum*),具有生育期短、耐旱、耐贫瘠、耐盐碱等特性,是北方冷凉地区的主要抗逆渡荒作物^[2],在山西省,尤其是晋中和晋北的旱薄地区,具有明显的区位优势和生产优势,是当地主要栽培的小杂粮作物之一。探索糜子植株生育特性和抗旱特性,提高糜子产量和品质,对增加该区农民收入,维护国家粮食区域平衡具有重要的战略意义^[3-4]。但迄今有关糜子的研究深度远不及小麦、水稻等主要作物,已有的研究主要集中在糜子种质资源、营养价值、种植区划、养分吸收规律与施肥的增产作用、高产栽培模式、对逆境胁迫的响应及糜子的生理生态方面^[5],有关不同糜子光合特性的研究,尤其是水分胁迫条件下糜子光合特性的研究鲜有报道。

干旱主要损伤植株的生理代谢,导致叶绿素含量减少、光合作用下降、植株生长受阻,进而影响生长发育和产量^[6]。叶绿素荧光动力学参数能够反映 PSII 的功能对环境条件的反应,与气体交换相比,更能具体地反映 PSII 的“内在性”特点^[7],且能灵敏反映光合作用的变化情况,为植物抗逆生理、作物增产潜力预测等方面的研究提供依据,因而被视为揭示植物光合作用与环境关系的内在探针^[8],成为研究作物光合生理与干旱胁迫关系的有力工具^[9]。近年来国际上对植物体内叶绿素荧光动力学的研究已形成热点,在作物遗传、生理和育种等方面均有报道,并在强光、高温、低温、干旱等逆境生理研究中得到广泛应用^[10],但已有的研究对象仅限于如玉米、小麦等少数几种作物,前人的研究表明,干旱胁迫可明显影响作物的叶绿素荧光参数,叶绿素荧光动力学参数变化灵敏^[11-12],导致小麦光系统 II (PSII)的光化学过程紊乱,叶绿素荧光动力学参数变化程度可以用来鉴别小麦忍耐干旱的能力。抗旱能力愈强,叶绿素荧光动力学参数的变化程度愈小^[12],但目前尚不清楚干旱胁迫下不同品种糜子叶片的叶绿素荧光参数变化,且未见报道有关叶绿素荧光作为抗逆性诊断的可行性指标在糜子育种上的应用。为此,本研究选取 3 个不同抗旱性糜子品种盆栽控水试验,测定不同水分梯度下的叶

绿素荧光动力学参数,探讨苗期叶片光能的吸收、转化与光能利用率的差异,及叶绿素荧光参数在干旱加剧条件下的变化,旨在进一步明确不同糜子品种在旱作条件下的响应特征和阐明干旱胁迫影响糜子苗期生长发育的光合生理机制,并尝试应用叶绿素荧光参数鉴定糜子品种抗旱性的可能性,最终为抗旱高产糜子品种的选育和发展节水农业提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

用反复干旱法筛选出抗旱能力不同的 3 个品种,即陇糜 4 号(强抗旱)、晋黍 7 号(旱敏感)、5283 黄(中等抗旱)。其中陇糜 4 号由兰州大学提供,其余品种由山西省农业科学院提供。

1.2 试验设置

于 2011 年 4 月在山西省农业科学院小麦研究所实验基地(北纬 35°23'~36°57',东经 110°22'~112°34')进行盆栽试验。采用直径为 17 cm,高为 14.5 cm 的聚乙烯塑料盆,每盆中加土 1.5 kg,同时施入有机肥 26.8 g、尿素 0.49 g、过磷酸钙 0.94 g、氯化钾 3.5 g 作底肥。供试土壤为黄土母质上发育而成的石灰性褐土,含有机质 11.2 g kg⁻¹、全氮 720 mg kg⁻¹、速效磷 32 mg kg⁻¹、速效钾 137 mg kg⁻¹。

1.3 水分处理

利用活动式防雨棚遮挡自然降水,采用称重法计算补水量,设 4 个处理,分别为 W₁ 正常供水(对照)是田间最大持水量的 75%以上, W₂ 轻度水分胁迫(65%~70%), W₃ 中度水分胁迫(55%~60%), W₄ 重度水分胁迫(35%~40%)。每个处理重复 3 次,每次重复 3 盆,共 108 盆,4 月 28 日播种,每盆播种 30 粒,待苗齐后间苗,去弱小苗,每盆留苗 20 株,播种后保持正常供水,到三叶一心期(5 月 17 日)开始分梯度控水,持续到整个苗期结束(2011 年 6 月 10 日)。

1.4 性状参数的测定

1.4.1 形态与生理指标 采用直接测量法测株高、扫描法测叶面积、称重法测根重;采用乙醇-丙酮提取法测叶绿素含量^[13];鲜干重差值法测叶片相对含水量^[13];TTC 法测根系活力^[13]。

1.4.2 叶绿素荧光参数 用脉冲调制荧光仪测定叶片的叶绿素荧光诱导动力学参数,叶片经暗适应 30 min 后用弱测量光测定初始荧光(F_0),随后给一个强闪光测得最大荧光(F_m),然后在自然光下适应

20 min, 当荧光基本稳定时测定稳态荧光(F_s), 之后再加一次强闪光, 记录光适应下的最大荧光(F_m'), 同时将叶片遮光, 暗适应 3 s 后打开远红光, 5 s 后测定 F_o' , 计算出可变荧光 F_v 、最大光化学量子产量 F_v/F_m 、PSII 潜在活性 F_v/F_o 、光化学猝灭系数 q_p 、非光化学猝灭系数 q_N 等参数, 其中 $F_v=F_m-F_o$; $q_p=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o')$, $q_N=(F_m-F_m')/(F_m-F_o)$, 对各参数均重复测定 5 次, 取平均值。

1.4.3 光合作用的测定 干旱胁迫 22 d 后, 于 2011 年 6 月 9 日 9:00~11:00 之间于自然光照下, 用 Li-Cor 6400 光合测定系统测定各糜子品种第 3 片展叶的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等, 每个处理 5 次重复, 取平均值。光照强度为 $1\ 000\sim1\ 200\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$, 水分利用率(WUE)由 P_n/T_r 算得。

1.5 数据分析

采用 Microsoft Excel、SAS 统计软件, 运用方差

分析处理和分析数据, 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同干旱梯度之间的差异性, 结果用平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对糜子苗期植株形态特征的影响

由表 1 可知, 重度水分胁迫下, 陇糜 4 号、5283 黄、晋黍 7 号的株高与对照相比分别下降 20.1%、21.0%和 30.4%, 叶面积分别下降 14.7%、21.0%和 28.1%, 表明水分胁迫对晋黍 7 号的形态指标影响最大, 其次是 5283 黄, 陇糜 4 号受到的影响最小, 说明陇糜 4 号苗期在干旱逆境下具有更强的长势。

随着水分胁迫程度的加剧, 根冠比均呈上升趋势, 但不同品种的上升幅度不同。统计分析表明, 除陇糜 4 号中度胁迫下与对照相比未达显著差异水平外, 其他 2 个品种在中度和重度胁迫下与对照相比均达显著差异水平。

表 1 水分胁迫对不同糜子品种植株形态的影响
Table 1 Plant morphology of different proso cultivars under water stresses

| 品种 | 处理 | 株高 | 叶面积 | 根重 | 根冠比 |
|----------------------|----------------------------|-------------------|------------------------------|-----------------|------------------|
| Cultivar | Treatment | Plant height (cm) | Leaf area (cm ²) | Root weight (g) | Root/shoot ratio |
| 陇糜 4 号 Longmi 4 | 对照 Normal irrigation | 34.4±1.02 A | 33.97±0.32 A | 0.754±0.003 A | 0.186±0.003 B |
| | 轻度胁迫 Mild water stress | 32.6±1.04 A | 31.19±0.33 B | 0.716±0.002 A | 0.229±0.007 B |
| | 中度胁迫 Moderate water stress | 28.2±6.62 B | 30.32±0.54 BC | 0.581±0.036 AB | 0.267±0.008 B |
| | 重度胁迫 Heavy water stress | 27.5±0.36 B | 28.98±0.80 C | 0.545±0.015 B | 0.309±0.008 A |
| 5283 黄 5283 Huang | 对照 Normal irrigation | 33.0±1.96 A | 28.61±0.15 A | 0.740±0.013 A | 0.172±0.003 C |
| | 轻度胁迫 Mild water stress | 31.8±4.33 AB | 26.26±0.02 B | 0.653±0.003 AB | 0.223±0.006 B |
| | 中度胁迫 Moderate water stress | 28.0±3.43 B | 24.85±0.06 B | 0.532±0.01 B | 0.253±0.013 A |
| | 重度胁迫 Heavy water stress | 26.1±0.13 B | 22.59±1.59 C | 0.497±0.014 B | 0.279±0.007 A |
| 晋黍 7 号 Jinshu 7 | 对照 Normal irrigation | 31.3±1.22 A | 27.80±0.14 A | 0.698±0.059 A | 0.176±0.001 B |
| | 轻度胁迫 Mild water stress | 28.3±0.82 AB | 25.16±0.07 B | 0.686±0.005 A | 0.220±0.00 B |
| | 中度胁迫 Moderate water stress | 25.1±2.14 B | 23.72±0.60 B | 0.561±0.009 AB | 0.248±0.007 A |
| | 重度胁迫 Heavy water stress | 22.0±3.79 C | 19.98±0.45 C | 0.509±0.004 B | 0.273±0.004 A |

表内数据为平均值±标准差, 每列数据右侧字母相同者表示差异未达极显著水平($P>0.01$); 字母不同者表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

Values are mean ±SD. Values within a column followed by a different latter are significantly different at $P<0.01$.

2.2 水分胁迫对糜子苗期光合色素含量、叶片相对含水量和根系活力的影响

由表 2 可知, 叶绿素含量随着干旱胁迫的加剧呈减少趋势, 但在轻度胁迫时差异未达到显著水平, 且不同糜子品种下降幅度不同。重度胁迫时陇糜 4 号、5283 黄和晋黍 7 号的叶绿素含量分别是相应对照的 0.624、0.611 和 0.538 倍, 水分胁迫对陇糜 4 号的叶绿素影响较小, 可能是其具有较强抗旱能力

的生理基础之一。叶片相对含水量的变化幅度同叶绿素一致, 在重度水分胁迫时 3 个品种分别比对照下降了 7.5%、10.9%和 19.1%, 表明相同胁迫处理下 5283 黄和晋黍 7 号比陇糜 4 号的叶片相对含水量下降幅度大, 使得叶片不能保证正常的水分供应来维持糜子体内生理代谢活动的正常进行, 因此其抗旱性弱。

由表 2 还可看出, 随着水分胁迫的加重, 各品

表 2 水分胁迫对糜子苗期光合色素含量、叶片相对含水量和根系活力的影响
Table 2 Photosynthetic pigments, leaf relative water content and root activity under different water stresses

| 品种 Cultivar | 处理 Treatment | 叶绿素 Chlorophyll (mg g ⁻¹) | 叶片相对含水量 Leaf relative water content (%) | 根系活力 Root activity (μg g ⁻¹) |
|----------------------|----------------------------|------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------|
| 陇糜 4 号 Longmi 4 | 对照 Normal irrigation | 1.65±0.09 A | 0.93±0.07 A | 74.52±4.96 A |
| | 轻度胁迫 Mild water stress | 1.58±0.17 A | 0.91±0.01 A | 67.53±1.27 A |
| | 中度胁迫 Moderate water stress | 1.35±0.005 B | 0.86±0.08 B | 57.29±5.45 B |
| | 重度胁迫 Heavy water stress | 1.03±0.067 B | 0.80±0.02 B | 51.27±6.10 C |
| 5283 黄 5283 Huang | 对照 Normal irrigation | 1.62±0.073 A | 0.91±0.04 A | 72.38±3.81 A |
| | 轻度胁迫 Mild water stress | 1.32±0.140 A | 0.86±0.06 A | 65.62±8.23 A |
| | 中度胁迫 Moderate water stress | 1.13±0.030 B | 0.81±0.08 B | 56.13±4.02 B |
| | 重度胁迫 Heavy water stress | 0.99±0.009 B | 0.77±0.01 C | 49.52±11.84 C |
| 晋黍 7 号 Jinshu 7 | 对照 Normal irrigation | 1.58±0.023 A | 0.89±0.07 A | 70.16±45.43 A |
| | 轻度胁迫 Mild water stress | 1.45±0.150 A | 0.76±0.02 A | 68.43±11.15 A |
| | 中度胁迫 Moderate water stress | 1.09±0.008 B | 0.72±0.02 B | 63.45±3.65 B |
| | 重度胁迫 Heavy water stress | 0.85±0.016 B | 0.65±0.02 B | 55.02±0.84 C |

表内数据为平均值±标准差; 每列数据右侧字母相同者表示差异未达极显著水平($P>0.01$); 字母不同者表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

Values are mean±SD. Values within a column followed by a different latter are significantly different at $P<0.01$.

种的根系活力均呈下降趋势, 除轻度胁迫水分胁迫外, 3 个品种与对照相比均达显著差异水平, 且晋黍 7 号的下降幅度最大, 为 31.2%, 说明其抗旱能力较弱; 陇糜 4 号根系活力的下降幅度较小, 为 21.6%, 表明其抗旱能力较强; 5283 黄品种抗旱能力居中。

2.3 水分胁迫对不同糜子品种 F_o 、 F_m 和 F_v 的影响

从表 3 可以看出水分胁迫下 3 个品种 F_o 均增加, 表明 PSII 反应中心破坏或可逆失活。在不同水分处

理下, F_o 值的变化表现为陇糜 4 号<5283 黄<晋黍 7 号。重度胁迫时陇糜 4 号、5283 黄、晋黍 7 号分别比对照增加 24.6%、34%和 40.8%, 虽然增加幅度不同, 但 3 个品种与对照相比均达差异显著水平。表明无论抗旱性强弱, 干旱胁迫均会导致其 F_o 明显增加, 但抗旱性越强的品种 F_o 增加幅度越小, 说明对其反应中心破坏程度也越小。

随着干旱胁迫的增加, F_m 均呈下降趋势, 陇糜 4 号、5283 黄和晋黍 7 号的 F_m 值在重度胁迫时与对

表 3 水分胁迫对不同糜子品种 F_o 、 F_m 、 F_v 的影响
Table 3 Effects of water stresses on F_o , F_m , and F_v of seedlings in different proso cultivars

| 品种 Cultivar | 处理 Treatment | F_o | F_m | F_v |
|----------------------|----------------------|-------------|------------|------------|
| 陇糜 4 号 Longmi 4 | 对照 Normal irrigation | 118±21.2 B | 343±15.8 A | 225±22.8 A |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 127±15.3 AB | 320±19.5 A | 193±14.8 A |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 132±12.6 A | 311±12.4 A | 179±15.0 A |
| | 重度胁迫 Severe stress | 147±15.4 A | 290±16.8 B | 143±19.3 B |
| 5283 黄 5283 Huang | 对照 Normal irrigation | 106±14.1 B | 328±14.4 A | 221±15.9 A |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 125±17.6 AB | 299±13.2 B | 174±21.6 A |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 130±21.0 A | 246±15.7 B | 116±16.7 B |
| | 重度胁迫 Severe stress | 142±19.3 A | 244±11.5 C | 104±12.0 B |
| 晋黍 7 号 Jinshu 7 | 对照 Normal irrigation | 103±16.9 B | 298±21.0 A | 195±19.6 A |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 109±23.5 B | 290±23.4 B | 181±21.5 A |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 124±24.6 A | 242±17.8 C | 118±22.6 B |
| | 重度胁迫 Severe stress | 145±13.5 A | 205±19.0 D | 60±17.3 C |

表内数据为平均值±标准差; 每列数据右侧字母相同者表示差异未达极显著水平($P>0.01$); 字母不同者表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

Values are mean±SD. Values within a column followed by a different latter are significantly different at $P<0.01$.

照相比分别下降 15.5%、25.6%和 31.2%。分析表明, 陇糜 4 号受轻度和中度胁迫时, F_m 值与对照相比差异未达显著水平, 而 5283 黄和晋黍 7 号为差异显著。同样, 各品种的 F_v 值均随胁迫程度的增加呈下降趋势, 但在轻度胁迫时与对照差异均未达显著水平, 在中度和重度胁迫时, 除陇糜 4 号外, 其他 2 个品种显著低于对照。陇糜 4 号、5283 黄和晋黍 7 号的在重度胁迫时 F_v 值分别下降 36.4%、52.9%和 69.2%, 说明水分胁迫下, 抗旱性越强的品种其 PSII 的光化学活性也越大, 使糜子叶片光合结构失活或

遭到不同程度的破坏, 光合潜力下降, 活性降低。

2.4 水分胁迫对不同糜子品种 F_v/F_o 和 F_v/F_m 值的影响

图 1 表明水分胁迫下 3 个品种的 F_v/F_o 均下降, 陇糜 4 号的 F_v/F_o 在中度胁迫和重度胁迫下, 与对照差异显著, 分别降低 0.11 和 0.15, 5283 黄分别降低 0.12 和 0.31, 而晋黍 7 号分别下降 0.41 和 0.48, 表明水分胁迫下 3 个品种的 PSII 受到了不同程度的伤害, 光合作用原初反应过程受抑制, 光合电子由 PSII 反应中心向 QA、QB 及 PQ 库传递过程受到影响。

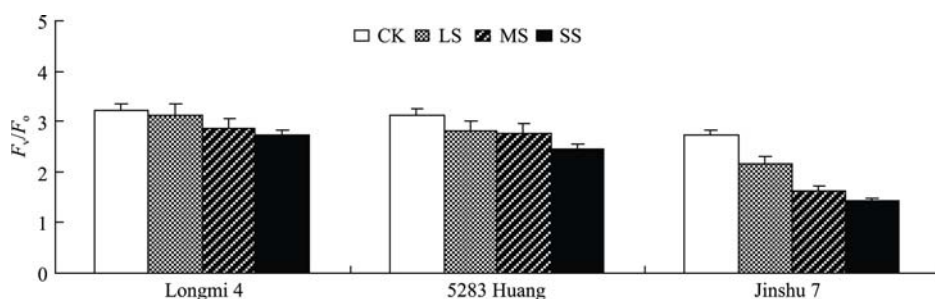


图 1 水分胁迫对不同糜子品种叶片 F_v/F_o 值的影响

Fig. 1 Effects of water stresses on F_v/F_o of seedlings in different proso cultivars

CK: 正常供水; LS: 轻度干旱; MS: 中度干旱; SS: 重度干旱; 各值均为平均值±标准差, 图中所示为 0.01 水平上差异极显著。

CK: normal irrigation; LS: mild drought stress; MS: moderate drought stress; SS: severe drought stress; Values are mean±SD of three replicates at $P<0.01$.

由图 2 可知随着胁迫程度的加剧, F_v/F_m 值的变化趋势同 F_v/F_o , 也呈下降趋势。 F_v/F_m 值的降幅表现为陇糜 4 号<5283 黄<晋黍 7 号, 晋黍 7 号在轻、中、重胁迫下分别降低 12.8%、16.5%和 38.2%, 且在中度和重度胁迫时 3 个品种与对照差异显著, 说

明抗旱性越弱的品种 F_v/F_m 下降幅度越大, 其叶绿素荧光受水分胁迫影响的程度越大。同时也表明当出现干旱胁迫时, 糜子的 PSII 活性中心受到损伤, 光合作用的能力下降, 使糜子缓慢生长或停止生长。

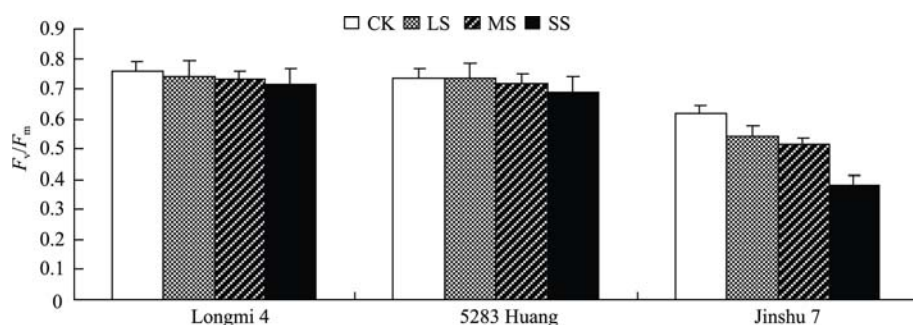


图 2 水分胁迫对不同糜子品种叶片 F_v/F_m 值的影响

Fig. 2 Effects of water stresses on F_v/F_m in seedlings of different proso cultivars

CK: 正常供水; LS: 轻度干旱; MS: 中度干旱; SS: 重度干旱; 各值均为平均值±标准差, 图中所示为 0.01 水平上差异极显著。

CK: normal irrigation; LS: mild drought stress; MS: moderate drought stress; SS: severe drought stress. Values are mean±SD of three replicates at $P<0.01$.

2.5 水分胁迫对不同糜子品种叶片 q_p 和 q_N 的影响

由表 4 可以看出, 正常条件下, 陇糜 4 号、5283

黄和晋黍 7 号的 q_p 值相差不大, 但在中度胁迫和重度胁迫时均与其对照差异显著, 而陇糜 4 号和 5283 黄在轻度胁迫下与对照差异不显著, 在重度胁迫时

晋黍 7 号的下降幅度大于陇糜 4 号和 5283 黄, 同时还可看出, 水分胁迫下 3 个品种的光合效率和光能利用率均有所下降。

随着水分胁迫程度的加剧, 3 个品种的 q_N 在轻、中和重度胁迫下与对照差异均显著。陇糜 4 号与对照相比分别升高 0.240、0.404 和 0.956, 5283 黄分别

升高 0.287、0.819 和 1.083, 晋黍 7 号分别增加 0.550、1.069 和 2.183, 表明 5283 黄和晋黍 7 号吸收的光能以热量方式耗散的较多, 而陇糜 4 号耗散较少, 光能转化率高, q_N 的增加说明 PSII 反应中心耗散过剩光能的能力增强, 可能是糜子抗旱品种在逆境环境下的自身保护反应。

表 4 水分胁迫下各糜子叶绿素猝灭系数的变化
Table 4 Changes of q_p and q_N under water stresses in seedlings of proso cultivars

| 荧光参数 Fluorescence parameter | 处理 Treatment | 陇糜 4 号 Longmi 4 | 5283 黄 5283 Huang | 晋黍 7 号 Jinshu 7 |
|--------------------------------|----------------------|--------------------|----------------------|--------------------|
| q_p | 对照 Normal irrigation | 0.765±0.025 A | 0.747±0.010 A | 0.710±0.028 A |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 0.672±0.013 AB | 0.667±0.013 A | 0.554±0.014 B |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 0.644±0.021 B | 0.660±0.023 B | 0.531±0.008 C |
| | 重度胁迫 Severe stress | 0.531±0.032 C | 0.512±0.059 B | 0.468±0.024 D |
| q_N | 对照 Normal irrigation | 0.275±0.011 D | 0.254±0.003 D | 0.202±0.006 D |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 0.341±0.021 C | 0.327±0.005 C | 0.313±0.053 C |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 0.386±0.039 B | 0.462±0.103 B | 0.418±0.026 B |
| | 重度胁迫 Severe stress | 0.538±0.002 A | 0.529±0.034 A | 0.643±0.056 A |

表内数据为平均值±标准差; 每列数据右侧字母相同者表示差异未达极显著水平($P>0.01$); 字母不同者表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

Values are mean±SD. Values within a column followed by a different latter are significantly different at $P<0.01$.

2.6 水分胁迫对糜子水分利用效率、光合速率及气孔开度的影响

表 5 表明, 随着水分胁迫的加剧, 糜子水分利用率呈上升趋势, 各糜子品种在中度和重度胁迫下与对照差异显著, 在重度胁迫下陇糜 4 号的水分利用效率比其他 2 个品种高, 随着土壤水分胁迫的加强, P_n 、 G_s 和 T_r 、 C_i 均显著降低, 陇糜 4 号的各参

数变化幅度明显小于 5283 黄和晋黍 7 号。重度胁迫下陇糜 4 号的 P_n 、 G_s 和 T_r 、 C_i 分别下降了 10.24%、28.8%和 46.2%、27.7%, 且不同水分处理下, 陇糜 4 号具有相对较高的光合速率、蒸腾强度和气孔开放度, 严重干旱时晋黍 7 号的净光合速率显著低于陇糜 4 号, 说明晋黍 7 号对严重干旱的适应能力较差, 光合速率急剧下降, 而 5283 黄的光合作用参数随土

表 5 水分胁迫对糜子光合参数的影响
Table 5 Photosynthetic parameter of broomcorn millet cultivars under water stresses

| 品种 Cultivar | 处理 Treatment | WUE (P_n/T_r) | P_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | T_r ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | G_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | C_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) |
|----------------------|----------------------|----------------------|---------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------|---------------------------------------|
| 陇糜 4 号 Longmi 4 | 对照 Normal irrigation | 3.03±0.150 C | 23.81±0.15 A | 7.86±0.013 A | 0.517±0.120 A | 282±4.9 A |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 3.15±0.066 C | 23.50±0.03 A | 7.47±0.034 A | 0.487±0.065 A | 278±13.6 A |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 3.26±0.103 B | 22.74±0.02 B | 6.97±0.056 AB | 0.398±0.072 B | 209±5.1 B |
| | 重度胁迫 Severe stress | 5.05±0.210 A | 21.37±0.001 C | 4.23±0.019 B | 0.368±0.017 C | 204±8.4 B |
| 5283 黄 5283 Huang | 对照 Normal irrigation | 3.32±0.980 C | 22.99±0.001 A | 6.93±0.034 A | 0.487±0.054 A | 272±18.3 A |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 4.05±0.132 BC | 22.81±0.013 A | 5.63±0.040 B | 0.425±0.006 A | 264±11.6 A |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 5.04±0.043 B | 22.69±0.003 A | 4.50±0.006 C | 0.387±0.072 B | 259±6.6 AB |
| | 重度胁迫 Severe stress | 6.69±0.321 A | 21.41±0.120 B | 3.20±0.049 D | 0.315±0.031 C | 201±5.8 B |
| 晋黍 7 号 Jinshu 7 | 对照 Normal irrigation | 3.35±0.086 D | 22.13±0.117 A | 6.60±0.024 A | 0.468±0.045 A | 268±6.2 A |
| | 轻度胁迫 Mild stress | 4.10±0.156 C | 22.03±0.144 A | 5.37±0.057 B | 0.410±0.067 AB | 244±12.0 A |
| | 中度胁迫 Moderate stress | 6.39±0.039 B | 21.27±0.017 B | 3.33±0.092 C | 0.312±0.081 B | 231±5.8 B |
| | 重度胁迫 Severe stress | 9.09±0.031 A | 21.18±0.053 B | 2.33±0.076 D | 0.241±0.102 C | 192±14.1 C |

表内数据为平均值±标准差; 每列数据右侧字母相同者表示差异未达极显著水平($P>0.01$); 字母不同者表示差异达极显著水平($P<0.01$)。

Values are mean±SD. Values within a column followed by a different latter are significantly different at $P<0.01$.

壤水分下降的变化梯度稳定, 在严重干旱时依然保持较高的光合速率, 这可能是其抗旱稳产的原因之一。

3 讨论

水分胁迫下, 作物幼苗的生长会发生一系列形态建成过程的改变。水分敏感程度不同的作物品种对水分响应的生长表现不同, 因而研究不同耐旱性作物品种苗期生长过程的变化, 可反映出作物幼苗对水分胁迫的适应性, 揭示作物苗期的耐旱机理。有研究表明, 干旱胁迫时糜子在拔节期和抽穗期通过降低生长速率和叶片衰老等途径来减少叶面积, 导致生物量积累显著降低^[3], 本研究表明干旱胁迫影响各供试品种的多项形态指标, 抑制糜子的生长, 与前人在玉米、棉花等作物上的研究结果一致^[14-15]。从不同品种的形态指标看, 晋黍 7 号对干旱的敏感性高于陇糜 4 号和 5283 黄。

本研究结果表明, 水分胁迫下糜子叶片相对含水量和光合速率明显变化。中度水分胁迫处理明显降低叶片相对含水量和光合速率, 说明土壤相对含水量低于 60% 可能是糜子幼苗生长、水分利用及其光合器官生理活性开始受到抑制临界土壤含水量。但重度水分胁迫处理(土壤相对含水量低于 40%)时, 各品种均未出现叶片凋落和幼苗死亡现象, 说明糜子幼苗确实具有较强的干旱适应能力。供试 3 个品种的保水能力均比较强, 陇糜 4 号的保水能力最稳定。

光合作用是植株生长的生理基础, 可以反映植株生长势和抗旱性^[16]。干旱胁迫下叶片通过气孔因素和非气孔因素影响光合作用。前人对玉米、小麦的研究结果表明, 轻中度胁迫 C_i 下降是由气孔限制因素影响, 重度胁迫下 C_i 下降是由非气孔限制影响, 而本研究中各种干旱均降低 3 个糜子品种叶片气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i), 从而引起 P_n 下降, 可见气孔限制是糜子各品种 P_n 下降的原因之一, 陇糜 4 号下降程度小于晋黍 7 号, 说明陇糜 4 号受到气孔限制程度相对较小。这与前人对玉米、小麦的研究不同^[16-17]。

植物在受到水分胁迫时, 会产生伤害、修复以及补偿等不同阶段性反应。水分胁迫对植物光合作用的影响是多方面的, 不仅直接引发光合机构异常, 同时也影响光合电子传递^[18]。叶绿素荧光可快速检测完整植株在水分胁迫下光合作用的真实行为, 通过分析叶绿素荧光参数的变化可以反映环境对植物的影响, F_o 可以度量色素吸收的能量中以热和荧光

形式散失的能量^[19], F_m 反映 PSII 的电子传递情况, F_v/F_m 代表 PSII 的最大光化学效率或 PSII 原初光能转化效率^[20], F_v/F_o 则可反映 PSII 的潜在活性, 而叶绿素荧光技术主要应用在小麦、玉米等作物中^[21-23], 发现水分胁迫下糜子叶绿素荧光参数的变化与其抗旱性密切相关。重度干旱胁迫下, 3 个品种糜子的 F_o 值升高 24.6%~40.8%, 且陇糜 4 号的增幅较大, 说明水分胁迫下糜子叶片 PSII 内色素吸收的能量流向光化学反应的部分减少, 以热和荧光形式散失的能量增加, 从而避免了光合机构的破坏, F_m 下降 15.5%~31.2% 表明水分胁迫降低了 PSII 反应中心 QA 的氧化态数量, F_v/F_o 和 F_v/F_m 值的降低说明水分胁迫影响了 PSII 捕获激发能的效率和光合作用的原初反应; 据此推测, 水分胁迫下糜子叶片 PSII 的原初光能转化效率和潜在活性降低, PSII 潜在光合作用活力受到抑制, 光合电子传递及光合磷酸化受阻, 导致光合速率降低, 这与前人在小麦上的研究结果一致^[24-25]。

植物对于光能的利用主要包括光化学反应转化光能和非光化学热能耗散以及叶绿素荧光形式耗散过剩的光能, 光化学反应和热耗散的变化会引起叶绿素荧光猝灭过程的相应变化, 叶绿素荧光猝灭有光化学猝灭和非光化学猝灭两个过程, 光化学猝灭与光系统 II 电子传递和初始电子受体 QA 的氧化还原有关^[24]。本研究结果表明, 随着水分胁迫的加剧, 3 个糜子品种的 q_p 值降低, 但 q_N 值却增加, 说明其叶片光合电子传递活性降低, 而且越来越多的吸收光能通过非光化学的途径被耗散, 表现出糜子叶片的自我保护机制。3 个品种相比, 陇糜 4 号的 q_p 和 q_N 的变化幅度比晋黍 7 号小, 表现更强的抵御干旱胁迫的能力。同时表明, 抗旱性较强的品种(陇糜 4 号) q_p 值随干旱胁迫下降的幅度小, 保持了较高的光能利用效率和光合作用潜力, 可能是其抗旱高产的关键。而非光化学猝灭的升高导致光能利用效率明显下降, 叶片有效散热所依赖的蒸腾速率下降, 多余的光能无法用于光合电子传递及热散热, 吸收的光能在光系统局部大量积累, 引发光系统 II 结构的破坏和反应中心的光化学活性降低, 加剧了光合作用的光抑制, 也说明干旱胁迫导致苗期糜子叶片对强光敏感性增加, 干旱和光抑制对光合作用系统造成了叠加伤害。

4 结论

干旱胁迫下糜子叶片光合速率和叶绿素荧光参

数的降低是3个糜子品种生物量减少的主要原因;较高的电子传递速率和光能转化能力是强抗旱糜子品种陇糜4号抗旱的重要生理基础;根据水分胁迫下 F_v 、 F_m 、 F_v/F_m 等指标的变化可鉴定糜子苗期早抵御能力。

References

- [1] Huo Z-G(霍治国), Bai Y-M(白月明), Wen M(温民), Chen L(陈林), Hu Y-L(胡延龙), Ye C-L(叶彩玲). The experimental research on water stress effects on growth and development of winter wheat. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2001, 21(9): 1528–1536 (in Chinese with English abstract)
- [2] Zhang Y-Q(张永清), Miao G-Y(苗果园). Effects of fertilizing in immature soil to broomcorn millet root growing and its physiological ecology. *Soil Water Conserv* (水土保持学报), 2006, 20(3): 158–169 (in Chinese with English abstract)
- [3] Zhang Y-Q(张永清), Miao G-Y(苗果园). The biological response of broomcorn millet root to drought stress with different fertilization levels. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2006, 2(4): 601–606 (in Chinese with English abstract)
- [4] Zhang R-H(张仁和), Xue J-Q(薛吉全), Pu J(浦军), Zhao B(赵兵), Zhang X-H(张兴华), Zheng Y-J(郑友军), Bu L-Z(卜令铎). Influence of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2011, 7(3): 521–528 (in Chinese with English abstract)
- [5] Wang L(王纶), Wang X-Y(王星玉), Wen Q-F(温琪汾), W B-E(武变娥). Research and utilization of proso millet germplasm resource in China. *Plant Genet Resour* (植物遗传资源报), 2005, 6(4): 474–477 (in Chinese with English abstract)
- [6] Wang Z-H(王正航), Wu X-S(武仙山), Chang X-P(昌小平), Li R-Z(李润植), Jing R-L(景蕊莲). Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence kinetics parameters of flag leaf and their gray relational grade with yield in wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2010, 36(2): 217–227 (in Chinese with English abstract)
- [7] Zhao L-Y(赵丽英), Deng X-P(邓西平), Shan L(山仑). Effects of osmotic stress on chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedling. *Chin J Eco-Agric* (中国生态农业学报), 2007, 15(1): 63–66 (in Chinese with English abstract)
- [8] Zhang L-M(张雷明), Shang-Guan Z-P(上官周平), Mao M-C(毛明策). Effect of long-term application of nitrogen fertilizer on leaf chlorophyll fluorescence of upland winter wheat. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2003, 14(5): 695–698 (in Chinese with English abstract)
- [9] Li S-Z(李绍长), Hu C-H(胡昌浩), Gong J(龚江). Effects of low phosphorus stress on the chlorophyll fluorescence of different phosphorus use efficient maize (*Zea mays* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(4): 365–370 (in Chinese with English abstract)
- [10] Zhang Q-D(张其德), Liu H-Q(刘合芹), Zhang J-H(张建华). Effect of limited irrigation on some photosynthetic functions of flag leaves in winter wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2000, 26(6): 869–873 (in Chinese with English abstract)
- [11] Chen J-M(陈建明), Yu X-P(俞晓平), Cheng J-A(程家安). The application of chlorophyll fluorescence kinetics in the study of physiological responses of plants to environmental stresses. *Acta Agric Zhejiangensis* (浙江农业学报), 2006, 18(1): 51–55 (in Chinese with English abstract)
- [12] Lu C M, Zhang J H. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *J Exp Bot*, 1999, 50: 1199–1206
- [13] Zhang Z-L(张志良). Guidance of Plant Physiology Experiments (植物生理试验指导). Beijing: High Education Press, 1992. pp 88–154 (in Chinese)
- [14] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South Afr J Bot*, 2009, 75: 34–42
- [15] Levitt J. Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, Radiation, Salt and Other Stresses, 2nd Edn. New York: Academic press, 1980. pp 25–280
- [16] Xu D-Q(许大全). Photosynthetic Efficiency (光合作用效率). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2002. pp 821–834 (in Chinese)
- [17] Yang X-Q(杨晓青), Zhang S-Q(张岁岐), Liang Z-S(梁宗锁), Shan Y(山颖). Effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of different drought resistance winter wheat cultivars seedlings. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 2004, 24(5): 812–816 (in Chinese with English abstract)
- [18] Zhang R-H(张仁和), Ma G-S(马国胜), Chai H(柴海), Zhang X-H(张兴华), Lu H-D(路海东), Xue J-Q(薛吉全). Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence of maize leaves at seedling. *Agric Res Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2010, 28(6): 170–176 (in Chinese with English abstract)
- [19] Sharp R E, Poroyko V, Hejlek L G, Spollen W G, Springer G K, Bohnert H J, Nguyen H T. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *J Exp Bot*, 2004, 55: 2343–2351
- [20] Cao Y(曹昀), Wang G-X(王国祥). Effects of water content on germination and seedlings growth of sweet flag. *Acta Ecol Sin*

- (生态学报), 2007, 27(5): 1748–1755 (in Chinese with English abstract)
- [21] Cong X(丛雪), Qi H(齐华), Meng F-C(孟凡超), Liu M(刘明). Effects of water stresses on chlorophyll fluorescence parameters and membrane permeability of different maize varieties. *Acta Agric Boreali-Sin* (华北农学报), 2010, 25(5): 141–144 (in Chinese with English abstract)
- [22] Liu R-X(刘瑞显), Wang Y-H(王友华), Chen B-L(陈兵林), Guo W-Q(郭文琦), Zhou Z-G(周治国). Effects of nitrogen levels on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics under drought stress in cotton flowering and boll-forming stage. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(4): 675–683 (in Chinese with English abstract)
- [23] Han R-H(韩瑞宏), Lu X-S(卢欣石), Gao G-J(高桂娟), Yang X-J(杨秀娟). Photosynthetic physiological response of alfalfa (*Medicago sativa*) to drought stress. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2007, 27(12): 5229–5237 (in Chinese with English abstract)
- [24] Zhang J(张娟), Zhang Z-B(张正斌), Xie H-M(谢惠民), Dong B-D(董宝娣), Hu M-Y(胡梦云), Xu P(徐萍). The relationship between water use efficiency and related physiological traits in wheat leaves. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(12): 1593–1599 (in Chinese with English abstract)
- [25] Ji T-H(冀天会), Zhang C-J(张灿军), Yang Z-G(杨子光), Guo J-W(郭军伟), Meng L-M(孟丽梅), Ma W(马雯). Study on the relationship of chlorophyll fluorescence characters and drought resistance of winter wheat varieties under drought stress. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2005, 25(4): 64–66 (in Chinese with English abstract)

欢迎订阅 2013 年《中国生态农业学报》

《中国生态农业学报》由中国科学院主管, 中国科学院遗传与发育生物学研究所和中国生态经济学会主办, 科学出版社出版。系中国期刊方阵双效期刊、中国科技精品期刊、中文核心期刊、RCCSE 中国权威学术期刊, 为中国学术期刊综合评价数据库、中国期刊全文数据库、中国学术期刊文摘、中国科学引文数据库、中国科技论文与引文数据库、CNKI 中国期刊全文数据库源刊, 并被国际农业生物学文摘(CABI)、美国化学文摘(CA)、哥白尼索引(IC)、美国乌利希国际期刊指南等国际数据库及检索单位收录。荣获第三届、四届全国农业优秀期刊一等奖和首届北方优秀期刊奖, 被评为 2009 年中国北方优秀期刊, 连续多届获得河北省优秀期刊奖。

《中国生态农业学报》主要报道全球环境变化与农业、农业生态系统与生态农业理论基础、农田生态系统与农业资源、生态农业模式和技术体系、农业生态经济学、农业环境质量及环境保护、农业有害生物的综合防治等领域创新性研究成果。适于从事农业生态学、生态学、生态经济学以及环境保护等领域科技人员、高等院校有关专业师生, 农业及环境管理工作者和基层从事生态农业建设的技术人员阅读与投稿。

《中国生态农业学报》国内外公开发行, 国内刊号 CN 13-1315/S, 国际刊号 ISSN 1671-3990。月刊, 国际标准大 16 开本, 每期 128 页, 定价 35 元, 全年 420 元。邮发代号: 82-973, 全国各地邮局均可订阅。也可直接汇款至编辑部补订(需另加邮资 50.00 元)。

地址: (050022)河北省石家庄市槐中路 286 号 中科院遗传发育所农业资源中心《中国生态农业学报》编辑部

电话: (0311) 85818007 传真: (0311) 85815093

网址: <http://www.ecoagri.ac.cn> E-mail: editor@sjziam.ac.cn