

复水对水分胁迫条件下糜子生长的补偿效应

赵伟洁 李翠 晁桂梅 刘凤琴 张东旗 高小丽 冯佰利*

(西北农林科技大学 农学院/旱区作物逆境生物学国家重点实验室,陕西 杨凌 712100)

摘要 为明确复水对糜子叶片衰老与活性氧代谢的影响,建立糜子抗旱节水栽培技术体系,以榆糜2号为试验材料,采用盆栽控水方式,研究复水对水分胁迫条件下糜子叶片衰老与活性氧代谢特征的动态变化。结果表明,随胁迫程度的加剧和胁迫时间的延长,糜子功能叶片自下而上依次衰老,其叶绿素含量、可溶性蛋白质含量、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性逐渐降低,丙二醛(MDA)含量持续上升。复水后,中度水分胁迫拔节期复水效果最佳,糜子顶三叶叶绿素含量、可溶性蛋白质含量、SOD和POD活性分别比对照高出7.65%、4.20%、5.30和3.52%,表现出超补偿效应;开花期复水产生了等量补偿效应;重度水分胁迫条件下,拔节期复水对糜子叶片SOD、POD产生了部分补偿效应,对叶绿素、可溶性蛋白质和MDA含量产生了等量补偿效应;开花期复水后各指标的补偿效果不明显。相关分析表明,糜子产量与生育后期各功能叶片的叶绿素含量、可溶性蛋白质含量、SOD活性呈极显著正相关,与POD活性呈显著正相关,MDA含量与产量呈现显著负相关。拔节期复水对中度水分胁迫下糜子生长的补偿效应最佳。

关键词 糜子;复水;水分胁迫;叶片衰老;保护酶活性

中图分类号 S 516

文章编号 1007-4333(2014)05-0055-11

文献标志码 A

Compensation effect of rewatering on the growth of broomcorn millet under water stress

ZHAO Wei-jie, LI Cui, CHAO Gui-mei, LIU Feng-qin,

ZHANG Dong-qi, GAO Xiao-li, FENG Bai-li*

(College of Agronomy/State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas,
Northwest A & F University, Yangling 712100, China)

Abstract The aim of this paper is to study the effects of rewatering on the leaf senescence mechanism and active oxygen metabolic characteristics of broomcorn millet after water stress, thus to provide a theoretical basis for water saving cultivation techniques of broomcorn millet. Using Yumi 2 as the material, a pot experiment was conducted. It was found that as the stress level intensified and the stress time prolonged, the leaves of broomcorn millet aged from the bottom to the top, the contents of chlorophyll and soluble protein, and the activities of SOD and POD of the leaves gradually decreased, while the content of MDA continuously increased. Rewatering at the jointing stage after moderate water stress showed an over-compensation effect which was characterized by the contents of chlorophyll, soluble protein and the activities of SOD and POD of the top three leaves of broomcorn millet that were 7.65%, 4.20%, 5.30% and 3.52% higher than CK respectively. Rewatering at the flowering stage after moderate water stress had a contour compensation effect on these indexes. Rewatering at the jointing stage after severe water stress had a partial compensation effect on the activities of SOD and POD of the top three leaves, and had a contour compensation effect on the contents of chlorophyll, soluble protein and MDA of the top three leaves, while the compensation effect on these

收稿日期: 2014-01-08

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31371529); 国家谷子糜子产业技术体系(CARS-07-12.5-A9); 陕西省小杂粮产业技术体系项目资助

第一作者: 赵伟洁, 硕士研究生, E-mail: jieweizhao1989@163.com

通讯作者: 冯佰利, 教授, 博士生导师, 主要从事作物高产生态生理技术及小杂粮栽培、育种研究, E-mail: 7012766@163.com

indexes of rewatering at the flowering stage after severe water stress was not significant. According to the results of the correlative analysis, there were high significant positive correlations between the yield and the contents of chlorophyll and soluble protein and the SOD activity, a significant positive correlation between the yield and the POD activity, and a significant negative correlation between the yield and MDA content of the tested leaves of mature period. Therefore, it can be concluded that rewatering at the jointing stage after moderate water stress had the best compensation effect on broomcorn millet.

Key words broomcorn millet; rewatering; water stress; leaf senescence; protective enzyme activity

糜子(*Panicum miliaceum* L.)是中国北方旱作农区重要的粮食作物和经济作物^[1],年播种面积约70~80万hm²,主要分布在陕西、山西、甘肃、宁夏和内蒙古等长城沿线风沙区,干旱是影响其产量的主要因素之一。因此,研究糜子抗旱的生态生理机制,提高糜子产量和品质,增加产区农民收入,维护国家粮食区域平衡具有重要的战略意义^[2]。

大量研究表明,水分胁迫在减少水分消耗的同时,必然对作物生育造成影响和伤害^[3-4],但复水对适度水分胁迫下作物的生长发育、生理生化性状有一定的调节效应^[5-7]。山仑等^[8]研究发现,作物对水分胁迫的响应有一个从“伤害”到“适应”的过程,一定范围的水分胁迫后复水,往往会产生生长、生理和产量上的补偿。在细胞水平上,长时期干旱逆境会使植物细胞结构和功能受到破坏,植物体内自由基的大量积累会引发膜脂过氧化作用,最终分解的产物丙二醛(Malonaldehyde,MDA)含量也会增加,破坏细胞膜,加大膜脂透性^[9]。作物在受到水分胁迫后复水,可通过多种途径产生活性氧,同时细胞内也存在清除这些活性氧的多种途径^[10-11],其中超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase,SOD)、过氧化物酶(Peroxidase,POD)等是活性氧清除系统的重要保护性酶^[12-13],它们能有效地阻止高浓度氧积累,防止膜脂过氧化,延缓植物衰老,使植物维持正常的生长和发育^[14]。目前关于糜子的研究多集中在糜子种质资源、营养价值、高产栽培模式等方面^[15],有关复水对糜子叶片衰老与活性氧代谢的系统研究鲜见报道。本研究采取盆栽试验方法,研究水分胁迫条件下复水对糜子叶片衰老与活性氧代谢的影响,旨在为建立糜子抗旱节水栽培技术体系提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

糜子盆栽试验于2013年6—9月在西北农林科

技大学干旱棚进行(北纬34°16',东经108°4')。盆土采用耕层0~20cm土壤,土壤类型为垆土,养分含量为有机质10.4g/kg、全氮0.12g/kg、碱解氮39.2mg/kg、速效磷0.45mg/kg、速效钾6.8mg/kg,风干土土壤含水量为2.8%,田间最大持水量为26.20%。试验用高35cm、内径30cm的聚乙烯塑料桶,先于盆底装入2.50kg的石子,再铺2.00kg的细砂作为过滤层,斜插入1根直径2.0cm、长40cm的PVC管用于灌水和通气,管的下方位于盆的中心,上方靠在盆沿。土壤经风干、打碎、过筛后,与基肥混合充分后每盆装干土12kg。基肥用量为每千克干土施P₂O₅0.2g、N素0.25g的标准,每盆施尿素6.0g,磷酸二氢钾4g。供试品种为榆糜2号,每盆播种30粒,三叶一心期间定苗,每盆12株。

播种到三叶一心期前保持充分供水,三叶一心期开始进行水分胁迫,使各处理土壤相对含水量分别达到设定指标上限,胁迫历时到拔节期、开花期后,当日即复水至充分供水(即对照)水平。共设置7个处理(表1),每个处理重复15盆,共105盆。各盆随机摆放,每10d随机调换一次位置,排除边际效应。每天早晨用感量2g的TCS-A1-30型计重台称质量,低于控水下限补水。

1.2 测定项目及方法

选择生长基本一致,无病虫害的糜子主茎挂牌标记,从抽穗期开始直至成熟,每隔6d取样一次。取样以糜子旗叶、倒二叶和倒三叶作为测定对象,所取样品及时放于冰壶中带回实验室,洗净叶片表面的尘土和污物并用吸水纸擦干,去除叶脉,混匀后进行各项指标的测定,重复3次。

1.2.1 叶绿素含量

准确称取0.08g旗叶、倒二叶和倒三叶剪碎的样品,分别置20mL具塞刻度试管中,加入80%丙酮浸提叶绿素^[16]。用Inskeep^[17]法计算叶绿素含量。

表 1 试验处理

Table 1 Experimental treatments

处理 Treatments	水分胁迫程度 Levels of water stress	胁迫历时 Stress duration	土壤含水量控制范围/% Scale of Soil water content
T1	正常	全生育期	75±5
T2	中度	三叶一心期—成熟期	60±5
T3	中度	三叶一心期—拔节期	60±5
T4	中度	三叶一心期—开花期	60±5
T5	重度	三叶一心期—成熟期	40±5
T6	重度	三叶一心期—拔节期	40±5
T7	重度	三叶一心期—开花期	40±5

1.2.2 酶液制取及保护酶活性测定

糜子叶片，去除中脉后剪碎，分别取 0.50 g 旗叶、倒二叶和倒三叶的剪碎的样品，置于预冷的研钵中，加入 8 mL 冷磷酸缓冲液(pH 7.8)及少量石英砂，在冰浴中研磨提取，匀浆于 2 °C，20 000 r/min 冷冻离心 20 min，上清液即为酶提取液，于 4 °C 冰箱中保存备用。参照 Giannopolitis 等^[18]和王爱国等^[19]改进法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性；过氧化物酶(POD)活性测定采用 Sigma 法^[20]。

1.2.3 丙二醛(MDA)及可溶性蛋白质含量测定

采用 Heath 等^[21]的硫代巴比妥酸法测定丙二醛；考马斯亮蓝 G-250 蛋白染色法测定可溶性蛋白质含量^[16]。

1.2.4 产量及其构成因素

成熟期随机取 5 株分析籽粒产量构成因素，收获期按照常规方法进行考种。

1.2.5 数据处理

采用 Microsoft Excel2003, DPS 统计软件进行相关数据的处理和分析。根据 Maschinski 和 Belsky 的方法^[22-23]，将复水补偿作用分为 5 类(表 2)，以此对各项指标的复水效应进行判定。

表 2 复水对糜子生理指标补偿效应分级评定表

Table 2 Graded assessment of a compensation effect of rewatering on the physiological characters of broomcorn millet after water stress

补偿作用定义 Definition of compensation effect	处理指标及对照指标的关系 Relationship between treatment and control	补偿情况 Compensation effect
超补偿 Over compensation	$QT/QC > 1$	> 100
等量补偿 Contour compensation	$QT/QC = 1$	$= 100$
部分补偿 Partial compensation	$QT/QC < 1$	< 100
无补偿 No-compensation	$\Delta QT/\Delta QC = 0$	$= 0$
伤害补偿 Injury compensation	$\Delta QT/\Delta QC < 0$	< 0

注：QT 为复水后处理指标量；QC 为对照指标量； ΔQT 为复水处理指标变化量； ΔQC 为对照指标变化量。

Note: QT refer treatments after rewater; QC refers control; ΔQT refer changes of treatments after rewater; ΔQC refer changes of CK.

2 结果与分析

2.1 叶片叶绿素含量

由表3可见,水分胁迫条件下,随着生育期的推进,糜子抽穗后各功能叶片叶绿素含量呈下降趋势,不同叶位表现为旗叶>倒二叶>倒三叶。水分胁迫降低了糜子叶片叶绿素含量,且降低幅度随水分胁迫程度的加剧和胁迫时间的延长而增大。但复水后,糜子叶片叶绿素含量发生了变化。与对照相比,中度水分胁迫条件下,拔节期复水其顶三叶叶绿素含量增加7.65%,产生了超补偿效应;开花期复水差异不显著($P>0.01$),产生了等量补偿效应。重度水分胁迫条件下,拔节期复水后顶三叶叶绿素含量比对照小0.57%,差异不显著,产生了等量补偿效应;开花期复水后,叶绿素含量下降幅度虽有一定程度的减缓,但补偿效果不明显。

2.2 叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性

表4可以看出,水分胁迫条件下,糜子各功能叶片SOD活性呈现出先增后减趋势,同一时期不同叶位SOD的变化表现为:旗叶>倒二叶>倒三叶。与对照相比,中度、重度水分胁迫下,糜子叶片顶三叶SOD含量分别降低了15.34%、30.15%,差异显著($P<0.01$)。中度水分胁迫条件下,拔节期复水顶三叶SOD活性开花期后比对照高4.20%,产生了超补偿效应;开花期复水无显著差异,产生了等量补偿效应。重度水分胁迫条件下,拔节期复水后顶三叶SOD活性与对照差异明显缩小,产生了部分补偿效应;开花期复水补偿效果不明显。

2.3 叶片过氧化物酶(POD)活性

水分胁迫下,糜子各功能叶片POD活性表现为先升高后降低(表5),不同叶位POD活性表现为:旗叶>倒二叶>倒三叶。中度水分胁迫条件下,糜子顶三叶POD活性比对照降低了2.14%;但拔节期复水后顶三叶POD活性比对照显著提高5.30%,产生了超补偿效应;开花期复水则与对照差异不显著,产生了等量补偿效应。重度水分胁迫条件下,糜子叶片POD活性极显著小于对照($P<0.01$),比对照低16.70%,产生了伤害补偿效应;拔节期复水后顶三叶POD活性增加,逐渐缩小与对照的差异,产生了部分补偿效应;开花期复水补偿效果不明显。

2.4 叶片丙二醛(MDA)含量

由表6可知,水分胁迫导致糜子各功能叶片MDA含量增加,增幅随水分胁迫程度加剧而增大、胁迫历时延长而减少,不同叶位表现为:倒三叶>倒二叶>旗叶。中度、重度水分胁迫顶三叶MDA含量分别比对照显著增加11.24%、16.35%($P<0.01$)。中度水分胁迫条件下,拔节期复水糜子叶片顶三叶MDA含量比对照显著降低11.11%,产生了超补偿效应;开花期复水则与对照无显著差异,产生了等量补偿效应。重度水分胁迫条件下,拔节期复水糜子叶片顶三叶MDA含量较对照下降了1.76%,差异不显著,产生了等量补偿效应;开花期复水后,叶片MDA含量虽有一定程度的减小,但仍比对照高2.0%,产生了伤害补偿效应。

2.5 叶片可溶性蛋白质含量

水分胁迫过程中,糜子各功能叶片可溶性蛋白质含量呈先增后减趋势(表7),不同叶位表现为:旗叶>倒二叶>倒三叶。与对照相比,中度、重度水分胁迫糜子叶片顶三叶可溶性蛋白质含量分别下降了11.63%、23.20%;但复水后,中度水分胁迫拔节期复水顶三叶可溶性蛋白质含量比对照增加了3.52%,产生了超补偿效应;中度水分胁迫开花期和重度水分胁迫拔节期复水后,可溶性蛋白质含量与对照均无显著差异,产生了等量补偿效应;重度水分胁迫开花期复水可溶性蛋白质含量比对照小17.00%,补偿效果不明显。

2.6 复水对糜子产量的补偿效应

水分胁迫不仅影响糜子的穗粒数,而且影响千粒重,最终导致产量降低(表8)。与对照相比,中度、重度水分胁迫使糜子产量分别降低44.59%和53.54%,但中度水分胁迫条件下拔节期复水糜子产量增加17.68%,产生了超补偿效应,中度水分胁迫开花期复水和重度水分胁迫拔节期复水处理糜子的穗粒数和千粒重增加,产生了部分补偿作用。

2.7 叶片生育后期各生理指标与产量的相关分析

由表9可知,糜子生育后期,各功能叶片的叶绿素、可溶性蛋白质含量,SOD活性与产量呈极显著正相关($P<0.01$);POD活性与产量呈显著正相关($P<0.05$);MDA积累量与产量呈显著负相关($P<0.05$)。

表3 糜子叶片叶绿素含量的变化
Table 3 Changes of the chlorophyll content of leaves of broomcorn millet($\bar{x} \pm SD$)

叶位 Leaf position	处理 Treatments	日期 Date							mg/g
		08-01	08-07	08-14	08-20	08-25	08-30	09-04	
旗叶 Flag leaf	T1	4.28±0.16 A	3.54±0.30 AB	3.32±0.30 AB	2.60±0.17 A	1.81±0.15 AB	1.47±0.09 AB	1.22±0.08 A	
	T2	3.62±0.23 AB	3.09±0.10 CD	2.68±0.18 ABC	1.85±0.15 B	1.58±0.07 BC	1.24±0.01 BC	1.08±0.01 AB	
	T3	4.35±0.29 A	3.92±0.03 A	3.51±0.54 A	2.90±0.08 A	2.05±0.16 AB	1.61±0.16 A	1.28±0.12 A	
	T4	3.62±0.23 AB	3.09±0.10 CD	3.09±0.34 AB	2.67±0.16 A	1.86±0.11 AB	1.36±0.04 BC	1.19±0.10 A	
	T5	3.33±0.43 B	2.94±0.11 D	2.01±0.01 C	1.62±0.29 B	1.43±0.16 BC	1.18±0.09 C	0.89±0.18 B	
	T6	4.09±0.20 AB	3.43±0.22 BC	3.31±0.15 AB	2.69±0.25 A	1.87±0.21 C	1.44±0.08 AB	1.02±0.11 AB	
	T7	3.33±0.43 B	2.94±0.11 D	2.59±0.38 BC	1.85±0.09 B	1.70±0.06 ABC	1.35±0.08 BC	1.05±0.08 AB	
倒二叶 The 2nd leaf	T1	3.91±0.70 AB	3.36±0.42 AB	2.86±0.15 A	2.11±0.03 A	1.44±0.12 AB	1.18±0.10 AB	0.95±0.10 AB	
	T2	3.69±0.17 AB	2.72±0.26 B	2.01±0.10 B	1.53±0.27 B	1.16±0.10 BC	1.02±0.04 BC	0.89±0.03 AB	
	T3	4.30±0.26 A	3.67±0.30 A	3.06±0.30 A	2.47±0.36 A	1.55±0.11 A	1.22±0.06 AB	0.84±0.08 BC	
	T4	3.69±0.16 AB	2.72±0.26 B	2.76±0.28 A	2.06±0.14 A	1.41±0.11 AB	1.23±0.05 AB	1.10±0.11 A	
	T5	3.14±0.09 B	1.93±0.05 C	1.73±0.30 B	1.33±0.05 B	1.06±0.13 C	0.87±0.13 C	0.65±0.13 C	
	T6	3.85±0.28 AB	3.22±0.28 AB	2.80±0.18 A	2.13±0.01 A	1.43±0.10 AB	1.35±0.10 A	0.91±0.05 AB	
	T7	3.14±0.09 B	1.93±0.05 C	1.94±0.31 B	1.53±0.13 B	1.25±0.06 BC	1.07±0.09 BC	0.82±0.05 BC	
倒三叶 The 3rd leaf	T1	4.42±0.58 A	2.97±0.06 A	2.37±0.19 AB	1.94±0.11 A	1.30±0.03 ABC	1.06±0.06 A	0.78±0.08 AB	
	T2	3.86±0.46 A	2.53±0.11 B	1.82±0.18 BC	1.13±0.11 B	1.00±0.11 D	0.74±0.07 B	0.67±0.09 B	
	T3	4.45±0.30 A	3.16±0.21 A	2.52±0.11 A	1.99±0.03 A	1.51±0.08 A	1.09±0.15 A	0.78±0.04 AB	
	T4	3.86±0.46 A	2.53±0.11 B	2.31±0.11 AB	1.88±0.10 A	1.10±0.13 CD	0.96±0.08 AB	0.72±0.10 B	
	T5	3.21±0.94 A	2.16±0.13 C	1.61±0.23 C	1.29±0.17 B	1.04±0.05 D	0.86±0.14 AB	0.59±0.15 B	
	T6	4.18±1.08 A	2.99±0.17 A	2.24±0.41 AB	1.92±0.11 A	1.37±0.07 AB	1.07±0.07 A	0.96±0.06 A	
	T7	3.21±0.94 A	2.16±0.13 C	1.90±0.10 BC	1.49±0.26 B	1.18±0.10 BCD	0.94±0.11 AB	0.69±0.08 B	

注：同叶位同时期不同字母表示在 0.01 水平上差异显著。下表同。

Note: Values followed by a different letter within each column are significantly different at the 0.01 probability level. The same as below.

表4 糜子叶片SOD活性活性的变化
Table 4 Changes of the SOD activity of leaves of broomcorn millet ($\bar{x} \pm SD$)

叶位 Leaf position	处理 Treatments	日期 Date							U/g
		08-01	08-07	08-14	08-20	08-25	08-30	09-04	
旗叶 Flag leaf	T1	862.0±39.9 A	1 461.3±94.8 A	1 975.7±69.6 A	1 570.5±40.3 A	1 088.7±101.9 A	564.0±29.9 A	380.8±33.3 A	380.8±33.3 A
	T2	759.5±81.9 AB	1204.5±90.2 BC	1 744.2±95.8 ABC	1 347.1±57.5 C	885.9±80.5 BC	451.3±53.0 BC	299.1±38.6 ABC	299.1±38.6 ABC
	T3	844.9±29.3 AB	1420.4±75.9 AB	1 997.5±113.5 A	1 651.0±53.6 A	1 113.9±92.0 A	588.5±45.4 A	395.6±54.4 A	395.6±54.4 A
	T4	759.5±81.9 BC	1204.5±90.2 BC	1 808.8±109.2 AB	1 449.2±79.7 B	972.4±77.5 AB	519.1±64.7 AB	319.1±44.2 ABC	319.1±44.2 ABC
	T5	655.8±19.8 C	1081.0±71.0 C	1 542.5±56.8 C	1 138.4±110.8 D	740.6±45.0 C	372.1±32.7 C	224.1±32.5 C	224.1±32.5 C
	T6	719.5±25.8 BC	1252.2±126.4 BC	1 752.6±64.1 ABC	1 409.6±50.6 BC	1021.0±88.4 AB	526.4±52.6 AB	306.8±41.7 ABC	306.8±41.7 ABC
	T7	655.8±19.8 C	1081.0±71.0 C	1 646.0±38.0 BC	1 317.4±46.3 C	885.9±53.2 BC	449.4±56.6 BC	272.1±56.0 BC	272.1±56.0 BC
倒二叶 The 2nd leaf	T1	796.6±48.5 A	1 466.5±57.3 A	1 852.8±47.2 A	1 321.2±80.0 AB	891.6±69.3 AB	468.1±104.6 A	355.2±33.2 A	355.2±33.2 A
	T2	675.1±44.3 BC	1 283.3±91.1 BC	1 678.3±67.7 B	1 178.3±85.7 ABC	771.0±46.5 BC	411.1±15.0 A	271.7±53.5 AB	271.7±53.5 AB
	T3	747.5±35.8 B	1410.7±37.6 AB	1 869.0±22.7 A	1 367.2±80.7 A	915.4±49.0 A	504.5±28.6 A	366.2±46.8 A	366.2±46.8 A
	T4	675.1±44.3 BC	1 283.3±91.1 BC	1 714.2±46.9 B	1 307.3±106.5 AB	833.4±84.4 AB	422.9±62.8 A	326.3±39.3 A	326.3±39.3 A
	T5	540.0±39.3 D	877.2±33.0 D	1 423.7±33.0 C	994.4±73.5 C	679.9±36.4 C	337.3±26.9 A	196.1±23.1 B	196.1±23.1 B
	T6	623.1±46.3 CD	1197.3±76.9 C	1 674.2±58.4 B	1 245.4±46.2 AB	850.3±75.5 AB	416.1±115.6 A	299.2±59.5 AB	299.2±59.5 AB
	T7	540.0±39.3 D	877.2±33.0 D	1 521.7±24.4 C	1 139.9±103.5 BC	789.9±32.2 ABC	426.1±67.8 A	278.7±21.1 AB	278.7±21.1 AB
倒三叶 The 3rd leaf	T1	691.9±56.3 A	1 336.1±100.4 A	1 758.9±60.6 A	1 203.0±77.0 AB	814.7±65.8 AB	406.7±36.5 A	319.6±36.2 A	319.6±36.2 A
	T2	584.5±72.1 BC	1 139.3±112.2 AB	1 541.5±97.6 BC	1 067.6±52.1 AB	686.5±55.7 CD	396.3±34.1 A	250.7±32.1 A	250.7±32.1 A
	T3	678.9±24.6 AB	1 256.7±37.9 A	1 763.8±39.7 A	1 246.4±84.3 A	847.7±34.9 A	426.9±71.9 A	361.3±83.4 A	361.3±83.4 A
	T4	584.5±72.1 BC	1 139.3±102.2 AB	1 605.5±24.0 AB	1 177.6±85.6 AB	750.5±51.7 ABC	372.2±43.7 A	305.5±56.2 A	305.5±56.2 A
	T5	431.6±89.0 C	811.6±35.7 C	1 368.3±39.1 C	873.6±44.0 C	617.5±47.1 D	291.5±37.1 A	169.9±36.1 A	169.9±36.1 A
	T6	581.7±51.4 BC	1 027.1±57.3 BC	1 572.6±111.7 BC	1 111.2±90.1 AB	789.9±52.5 ABC	365.5±65.7 A	314.4±47.8 A	314.4±47.8 A
	T7	431.6±89.0 C	811.6±35.7 C	1 458.4±120.6 BC	1 028.9±78.8 BC	714.9±15.4 BCD	376.2±51.8 A	292.5±16.3 A	292.5±16.3 A

表5 糜子叶片 POD 活性的变化
Table 5 Changes of the POD activity of leaves of broomcorn millet ($\bar{x} \pm SD$)

叶位 Leaf position	处理 Treatments	日期 Date							U/g
		08-01	08-07	08-14	08-20	08-25	08-30	09-04	
旗叶 Flag leaf	T1	375.5±59.9 AB	520.0±29.7 AB	921.7±46.8 AB	825.8±30.8 ABC	654.5±17.2 ABC	354.5±17.2 AB	58.0±10.0 A	
	T2	432.7±33.9 A	626.4±45.8 A	945.3±26.7 A	744.4±23.4 CD	582.0±39.3 CD	295.3±44.2 BC	39.3±8.0 A	
	T3	349.3±46.6 AB	548.9±50.1 A	943.1±45.3 AB	859.2±58.8 AB	704.2±32.1 AB	417.5±25.3 A	68.1±4.4 A	
	T4	432.7±13.9 A	626.4±45.8 A	852.6±16.2 BC	769.4±36.9 BCD	631.8±40.8 BCD	365.2±48.4 AB	42.7±3.9 A	
	T5	316.8±28.3 B	421.2±34.5 B	801.7±52.6 C	687.9±38.8 D	507.5±33.0 D	374.2±50.6 C	37.4±6.0 A	
	T6	341.2±46.1 B	542.6±65.7 A	879.9±36.8 BC	872.9±34.2 A	627.7±24.6 A	461.0±46.8 AB	59.3±7.8 A	
	T7	316.8±28.3 B	421.2±44.5 B	840.0±37.1 BC	747.8±21.7 CD	605.8±45.9 CD	405.8±69.1 B	37.4±6.0 A	
倒二叶 The 2nd leaf	T1	296.9±25.8 A	494.3±39.9 AB	890.4±80.7 AB	783.0±37.6 AB	616.3±77.2 AB	303.6±21.4 AB	49.4±6.7 B	
	T2	361.0±51.6 A	561.7±30.3 A	909.6±57.5 A	703.6±25.1 BC	554.9±28.8 B	227.7±11.1 B	34.4±5.5 C	
	T3	301.9±43.6 A	527.7±24.9 AB	909.6±77.8 A	812.4±10.1 A	694.0±41.4 A	335.3±36.7 A	68.6±5.3 A	
	T4	361.0±51.6 A	561.7±30.3 A	830.9±49.9 AB	756.5±37.2 AB	590.7±65.0 AB	261.0±54.7 AB	44.4±4.8 BC	
	T5	249.5±50.7 A	458.1±34.0 B	748.6±29.5 B	645.6±25.8 C	498.1±41.4 B	206.1±28.8 B	39.5±1.5 BC	
	T6	285.0±54.3 A	518.2±32.6 AB	879.3±35.4 AB	761.1±53.7 AB	585.7±44.9 AB	285.0±54.3 AB	51.0±5.7 B	
	T7	249.5±50.7 A	458.1±34.0 B	820.0±39.9 AB	713.8±19.9 BC	559.4±44.2 AB	216.1±46.1 B	39.5±1.5 BC	
倒三叶 The 3rd leaf	T1	262.2±63.5 AB	443.8±45.7 AB	844.8±32.9 A	738.1±38.9 A	566.6±41.4 AB	279.8±32.0 A	38.2±4.1 BC	
	T2	306.9±39.9 A	513.2±17.8 A	869.3±38.2 A	664.3±76.0 AB	509.0±34.8 BC	189.7±31.1 BC	28.7±2.5 C	
	T3	274.9±21.2 AB	466.6±48.6 AB	871.5±34.8 A	751.3±42.0 A	613.9±46.6 A	295.1±43.1 A	53.8±4.1 A	
	T4	306.9±39.9 A	513.2±17.8 A	798.7±35.0 A	703.8±18.2 AB	544.5±44.3 ABC	267.9±40.3 A	35.0±7.5 C	
	T5	214.4±8.6 AB	414.6±36.7 B	709.3±42.4 B	602.5±35.0 B	451.0±46.5 C	170.4±6.6 C	35.0±2.7 C	
	T6	250.3±17.9 AB	473.1±32.3 AB	833.7±30.6 A	713.5±37.1 A	528.0±19.0 ABC	255.6±11.2 AB	47.1±2.4 AB	
	T7	214.4±8.6 AB	414.6±36.7 B	782.6±23.5 AB	668.2±67.6 AB	499.8±26.7 BC	190.7±19.0 BC	38.3±3.2 BC	

表6 糜子叶片MDA含量的变化
Table 6 Changes of the MDA content of leaves of broomcorn millet ($\bar{x} \pm SD$)

叶位 Leaf position	处理 Treatments	日期 Date							$\mu\text{mol/g}$
		08-01	08-07	08-14	08-20	08-25	08-30	09-04	
旗叶 Flag leaf	T1	1.20±0.26 B	3.79±0.33 A	4.61±0.38 B	5.11±0.31 B	6.64±0.59 CD	8.46±0.44 AB	9.34±0.81 AB	
	T2	1.87±0.33 AB	4.72±1.11 A	5.59±0.26 A	6.31±0.35 A	7.48±0.39 AB	9.53±0.42 A	10.30±0.37 AB	
	T3	1.54±0.08 AB	4.28±0.38 A	3.81±0.26 C	4.38±0.51 B	5.38±0.18 E	7.56±1.08 B	8.95±0.89 B	
	T4	1.87±0.33 AB	4.72±1.01 A	4.67±0.30 B	5.00±0.11 B	6.85±0.06 BC	9.02±0.73 AB	9.92±0.53 AB	
	T5	2.48±0.42 A	4.75±0.22 A	5.84±0.30 A	6.40±0.20 A	7.91±0.17 A	9.92±0.14 A	10.99±0.79 A	
	T6	1.84±0.60 AB	4.34±0.33 A	4.70±0.04 B	5.31±0.36 B	6.66±0.32 CD	8.41±0.31 AB	9.85±0.52 AB	
	T7	2.48±0.42 A	4.75±0.22 A	4.68±0.35 B	5.21±0.38 B	6.94±0.16 BC	8.97±0.53 AB	9.10±0.33 B	
倒二叶 The 2nd leaf	T1	2.36±0.32 A	4.47±0.41 B	5.23±0.12 CD	6.47±0.36 BC	7.63±0.57 ABC	9.18±0.31 BC	10.28±0.40 ABC	
	T2	2.98±0.61 A	5.27±0.38 AB	6.10±0.41 AB	7.28±0.32 AB	8.21±0.54 AB	9.83±0.35 AB	10.86±0.25 AB	
	T3	2.82±0.45 A	4.49±0.30 B	4.44±0.12 E	4.84±0.34 D	6.19±0.33 D	8.41±0.29 C	9.61±0.33 C	
	T4	2.98±0.61 A	5.27±0.38 AB	5.18±0.22 CD	5.77±0.21 CD	6.71±0.50 CD	9.10±0.47 BC	9.89±0.48 BC	
	T5	3.29±0.58 A	5.58±0.43 A	6.37±0.04 A	7.46±0.56 A	8.91±0.29 A	10.29±0.30 A	11.15±0.56 A	
	T6	3.18±0.52 A	4.34±0.30 B	4.84±0.26 DE	6.30±0.47 BC	7.00±0.80 BCD	9.33±0.41 ABC	10.09±0.60 ABC	
	T7	3.29±0.58 A	5.58±0.43 A	5.57±0.23 BC	5.72±0.19 CD	7.29±0.43 BCD	9.27±0.52 BC	10.22±0.30 ABC	
倒三叶 The 3rd leaf	T1	3.06±0.39 B	5.29±0.20 A	5.96±0.32 BC	7.19±0.42 BC	8.27±0.29 BC	10.40±0.36 BC	11.14±0.28 AB	
	T2	3.46±0.31 AB	5.52±0.39 A	6.61±0.11 AB	7.85±0.41 AB	9.02±0.34 AB	10.86±0.14 AB	11.88±0.66 A	
	T3	3.19±0.36 AB	4.74±0.38 A	4.49±0.40 E	5.23±0.33 E	6.68±0.36 D	9.20±0.30 D	10.69±0.11 AB	
	T4	3.46±0.31 AB	5.52±0.39 A	5.35±0.58 CDE	6.31±0.44 CD	7.62±0.54 CD	9.61±0.32 CD	10.80±0.29 AB	
	T5	3.97±0.06 A	5.67±0.64 A	6.95±0.20 A	8.24±0.32 A	9.47±0.27 A	11.22±0.32 A	11.43±0.53 AB	
	T6	3.21±0.34 AB	5.00±0.08 A	5.10±0.48 DE	6.44±0.42 CD	7.94±0.32 C	9.48±0.60 CD	10.21±0.70 B	
	T7	3.97±0.06 A	5.67±0.64 A	5.50±0.31 CD	6.01±0.40 DE	7.88±0.26 C	10.05±0.40 BCD	10.67±0.46 AB	

表7 糜子叶片可溶性蛋白质含量变化
Table 7 Changes of the soluble protein content of leaves of broomcorn millet ($\bar{x} \pm SD$)

叶位 Leaf position	处理 Treatments	日期 Date							mg/g
		08-01	08-07	08-14	08-20	08-25	08-30	09-04	
旗叶 Flag leaf	T1	6.57±0.51 A	8.01±0.22 A	9.68±0.31 A	7.66±0.68 AB	6.76±1.20 A	4.78±0.20 AB	3.24±0.06 A	
	T2	5.74±0.33 AB	7.40±0.29 AB	8.80±0.13 B	6.94±0.75 AB	5.75±0.45 AB	4.04±0.24 BC	2.54±0.26 AB	
	T3	6.30±0.40 A	7.89±0.86 A	10.13±0.63 AB	8.15±0.76 A	6.83±0.41 A	5.25±0.34 A	3.31±0.38 A	
	T4	5.74±0.39 AB	7.40±0.29 AB	9.20±0.33A B	7.30±0.48 AB	6.59±0.39 A	4.52±0.22 AB	3.14±0.11 A	
	T5	5.08±0.33 B	6.71±0.40 B	7.73±0.44 C	6.21±0.44 B	5.12±0.70 B	3.43±0.38 C	2.07±0.36 B	
	T6	5.69±0.43 AB	7.22±1.02 AB	9.11±0.23 AB	7.60±0.52 AB	6.64±0.47 A	4.67±0.45 AB	3.30±0.46 A	
	T7	5.08±0.33 B	6.71±0.40 B	7.85±0.41 C	6.81±0.45 AB	5.71±0.31 AB	4.04±0.56 BC	2.77±0.59 AB	
倒二叶 The 2nd leaf	T1	6.25±0.54 A	7.77±0.56 A	9.24±0.69 A	6.93±0.53 AB	5.98±0.28 AB	4.01±0.35 A	2.76±0.39 A	
	T2	5.52±0.34 AB	7.11±0.22 AB	8.49±0.42 ABC	6.16±0.15 ABC	5.21±0.10 BC	3.47±0.57 AB	2.06±0.24 AB	
	T3	6.17±0.42 AB	7.72±0.38 A	9.65±0.57 A	7.39±0.35 A	6.27±0.25 A	4.44±0.35 A	2.92±0.51 A	
	T4	5.52±0.34 AB	7.11±0.22 AB	8.90±0.78 AB	6.90±0.51 AB	5.84±0.53 AB	4.11±0.37 A	2.75±0.18 A	
	T5	4.77±0.54 B	6.40±0.24 B	7.26±0.29 C	5.43±0.48 C	4.46±0.32 C	2.89±0.24 B	1.61±0.21 B	
	T6	5.31±0.86 AB	6.94±0.25 AB	8.86±0.27 AB	6.74±0.40 AB	5.77±0.30 AB	3.98±0.18 A	2.43±0.36 AB	
	T7	4.77±0.54 B	6.40±0.24 B	7.46±0.84 BC	6.31±0.26 ABC	5.24±0.50 BC	3.49±0.37 AB	2.06±0.48 AB	
倒三叶 The 3rd leaf	T1	5.82±0.36 A	7.29±0.57 A	8.99±0.58 AB	6.64±0.64 AB	5.50±0.19 A	3.75±0.48 AB	2.40±0.43 AB	
	T2	5.20±0.33 AB	6.82±0.66 AB	8.29±0.24 AB	5.69±0.45 AB	4.83±0.50 AB	3.16±0.34 BC	1.80±0.34 BC	
	T3	5.74±0.05 A	7.23±0.24 A	9.36±0.27 A	7.05±0.56 A	5.95±0.84 A	4.18±0.50 A	2.72±0.49 A	
	T4	5.20±0.33 AB	6.82±0.66 AB	8.55±0.12 AB	6.57±0.35 AB	5.42±0.37 A	3.89±0.27 AB	2.31±0.28 AB	
	T5	4.52±0.45 B	6.08±0.34 B	7.07±0.55 C	5.19±0.43 B	4.02±0.34 B	2.50±0.36 C	1.25±0.21	
	T6	5.17±0.20 AB	6.82±0.41 AB	8.55±0.29 AB	6.52±0.43 AB	5.49±0.35 A	3.52±0.47 AB	2.16±0.18 AB	
	T7	4.52±0.45 B	6.08±0.34 B	7.96±0.63 BC	6.14±0.88 AB	5.05±0.45 AB	3.09±0.05 BC	1.73±0.16 BC	

表8 复水对糜子产量的影响

Table 8 Effect of rewatering on the yield of broomcorn millet

处理 Treatments	穗数/(穗/盆) Ears per pot	粒数/(粒/穗) Grains per ear	千粒重/g 1 000-grain weight	产量/(g/盆) Yield (g/pot)
T1	12	192.2±18.3 aAB	8.83±0.08 bcAB	20.37±4.21 abAB
T2	12	111±12.4 bBC	8.47±0.39 deBC	11.28±1.66 cdC
T3	12	216±17.8 aA	9.25±0.24 aA	23.97±2.54 aA
T4	12	151.4±20.3 abABC	8.85±0.14 bAB	15.73±2.56 bcBC
T5	12	96.2±8.9 bC	8.21±0.23 eC	9.46±1.46 dC
T6	12	154.4±14.6 abABC	8.88±0.33 bAB	16.45±3.35 bcABC
T7	12	103.6±12.1 bBC	8.51±0.25 cdBC	10.61±1.52 cdC

注:数据后不同大小写字母表示差异达0.01和0.05显著水平。

Note: Values followed by a different common and capital letter mean significant difference at 0.05 and 0.01 probability levels.

表9 叶片生理指标与实收产量的相关性

Table 9 Correlation between seed yield and physiological indicators of broomcorn millet

性状 Character	产量 Seeds yield	叶绿素 Chl	可溶性蛋白质 SP	过氧化物酶 POD	超氧化物歧化酶 SOD
叶绿素 Chl	0.94**	1			
可溶性蛋白质 SP	0.92**	0.91**	1		
过氧化物酶 POD	0.80*	0.78*	0.95**	1	
超氧化物歧化酶 SOD	0.91**	0.86**	0.98**	0.93**	1
丙二醛 MDA	-0.82*	-0.90**	-0.85**	-0.75*	-0.74*

注: * 表示 0.05 显著水平; ** 表示 0.01 显著水平。

Note: * Significant at the 0.05 probability level; ** Significant at the 0.01 probability level.

3 讨论

1) SOD、POD 等作为防御活性氧自由基对细胞膜系统伤害的酶系统,在抗逆生理中的作用越来越受到人们的重视^[24]。研究表明,干旱、养分亏缺等逆境条件下,其缓解措施能诱导植物叶片保护酶系统活性提高,减轻膜脂过氧化程度^[25]。同时可溶性蛋白质含量的增加可起到脱水保护剂的作用,给细胞内的束缚水提供一个结合衬质以增加植物组织束缚水含量,从而使细胞结构在脱水时不致遭受更大的破坏^[26]。本研究结果表明,水分胁迫降低了糜子叶片叶绿素含量、可溶性蛋白质含量、SOD 和 POD 活性,且降低幅度随水分胁迫程度的加剧和胁迫时间的延长而增大,不利于活性氧的有效清除,加速糜子叶片衰老。但中度水分胁迫条件下,拔节期复水对糜子叶片叶绿素含量、可溶性蛋白质含量、SOD 和 POD 活性有明显的提高,产生了超补偿效应,开花期复水产生等量补偿效应;重度水分胁迫条件下,拔节期复水产生部分补偿效应,开花期复水则补偿效果不明显。可见在糜子生长过程中,适当的胁迫

能诱导体内保护酶活性和可溶性蛋白质含量提高,有效地清除活性氧和维持细胞具有较强的渗透能力;但长时间水分胁迫或开花后复水时,植物体内保护酶系统的活力和平衡受到破坏,SOD、POD 清除氧自由基来抵抗膜脂过氧化的能力减弱,使活性氧积累,启动并加剧膜脂过氧化而造成整体膜的损伤,即使后期复水对其补偿作用也不明显。

2) 植物生长的过程中,随着水分胁迫的加剧,MDA 含量增多,MDA 含量高低是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标^[27]。本试验中,拔节期复水对中度水分胁迫下糜子叶片 MDA 含量产生了超补偿效应,对重度水分胁迫产生了等量补偿效应;开花期中度水分胁迫复水后,糜子叶片 MDA 含量与对照无显著差异,产生了等量补偿效应,而重度水分胁迫只产生了部分补偿效应。可见,在中度水分胁迫条件下,拔节期复水糜子叶片形成了一定的耐旱机制,保护酶系统活性维持在较高水平,避免了活性氧自由基的大量积累,控制了细胞膜脂的过氧化变化,使活性氧代谢处于一定的平衡状态,从而降低了质膜的过氧化破坏程度;而长期

重度水分胁迫下叶片膜脂过氧化伤害程度重,抗逆性差,衰老快,不利于产量的形成。

3)作物生长发育和最终产量的形成过程,实际是作物与环境间的物质能量转化,以及受环境影响的根、冠间物质分配、积累平衡的过程^[28]。产量依赖于叶片的光合作用,保持较高的叶绿素含量水平有利于产量的提高。本研究中,各功能叶片的叶绿素含量、SOD和POD活性与产量呈正相关,MDA与产量呈显著负相关。水分胁迫复水后,可溶性蛋白质含量、SOD和POD活性增加,MDA含量的减少,从而使叶片膜脂过氧化程度低,防止细胞结构在脱水时受到伤害,促进叶片叶绿素含量的提高,有利于延缓叶片的衰老,保持长时间较高的光合作用,促进籽粒灌浆,提高产量。

4 结 论

复水对水分胁迫条件下糜子生长的补偿效应明显,尤以三叶一心期中度胁迫拔节期复水补偿效应最佳。有利于延缓糜子叶片衰老,提高叶片叶绿素含量和可溶性蛋白质含量,增加保护酶SOD、POD的活性,减少与膜脂过氧化作用相关的MDA含量,质膜氧化减弱,光合、蒸腾等生理代谢增强有利于产量提高。因此,糜子生产过程中,三叶一心期适当的水分胁迫后复水可作为节水高产的技术措施。

参 考 文 献

[1] 张雄,王立祥.小杂粮在黄土高原旱作农业中的地位 and 作用[J].西北农业学报,2008,17(5):333-336

[2] 张永清,苗果园.水分胁迫条件下有机肥对小麦根苗生长的影响[J].作物学报,2006,2(4):601-606

[3] 杨帆,苗灵凤,胥晓,等.植物对干旱胁迫的响应研究进展[J].应用与环境生物报,2007,13(4):586-591

[4] 高志红,陈晓远,刘晓英.土壤水变动对冬小麦生长产量及水分利用效率的影响[J].农业工程学报,2007,23(8):52-58

[5] Reynolds J F, Kemp P R, Ogle K, et al. Modifying the 'pulse reserve' paradigm for deserts of North America: Precipitation pulse, soil water, and plant responses[J]. Oecologia, 2004, 141(2): 194-210

[6] 薛惠云,张永江,刘连涛,等.干旱胁迫与复水对棉花叶片光谱、光合和荧光参数的影响[J].中国农业科学,2013,46(11):2386-2393

[7] 郝树荣,郭相平,王为木,等.水稻分蘖期水分胁迫及复水对根系生长的影响[J].干旱地区农业研究,2007,25(1):149-152

[8] 山仓,苏珮,郭礼坤,等.不同类型植物对干湿交替环境的反应[J].西北植物学报,2000,20(2):164-170

[9] 邵艳军,山仓,李广敏.干旱胁迫与复水条件下高粱、玉米苗期渗透调节及抗氧化比较研究[J].中国生态农业学报,2006,14(1):68-70

[10] Bowler C, Montagu M V, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 83-116

[11] Kaiser W. The effect of hydrogen peroxide on CO₂ fixation of isolated intact chloroplasts[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1976, 440: 476-482

[12] 宋慧,柴研,冯佰利,等.不同小豆品种叶片衰老与活性氧代谢[J].作物学报,2010,36(2):347-353

[13] 王永军,杨今胜,袁翠平,等.超高产夏玉米花期不同部位叶片衰老与抗氧化酶特性[J].作物学报,2013,39(12):2183-2191

[14] Savitch L V, Nassacci A, Gray G R, et al. Acclimation to low temperature or light mitigates sensitivity to photo inhibition: Roles of the Calvin cycle and the Mehler reaction[J]. Aust J Plant Physiol, 2000, 27: 253-264

[15] 王纶,王星玉,温琪汾,等.中国黍稷种质资源研究与利用[J].植物遗传资源报,2005,6(4):474-477

[16] 陈毓荃.生物化学实验方法和技术[M].北京:科学出版社,2002

[17] 苏正淑,张宪政.几种测定植物叶绿素含量的方法比较[J].植物生理学通讯,1989,(5):77-78

[18] Giannopolitis C N, Riess K. Superoxide dismutases: I Occurrence in higher plants[J]. Plant Physiol, 1977, 59: 309-314

[19] 王爱国,罗广华,邵从本,等.大豆种子超氧化物歧化酶的研究[J].植物生理学报,1983,9(1):77-83

[20] Stellmach B. 酶的测定方法[M].钱嘉渊,译.北京:中国轻工业出版社出版,1992

[21] Heath R L, Packer L. Photo peroxidation in isolated chloroplasts: 1. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation[J]. Archives Biochem Biophysics, 1968, 125: 189-198

[22] Maschinski J, Whitham T G. The continuum of plant responses to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability and timing[J]. An Nat, 1989, 34: 1-19

[23] Belsky F A. Does herbivory benefit plants a review of the evidence[J]. An Nat, 1986, 127: 807-829

[24] 王琰,陈建文,狄晓艳.水分胁迫下不同油松种源SOD、POD、MDA及可溶性蛋白比较研究[J].生态环境学报,2011,20(10):1449-1453

[25] Islam M R, Hu Y, Mao S, et al. Effects of water-saving superabsorbent polymer on antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in corn (*Zea mays* L) under drought stress[J]. J Sci Food Agric, 2011, 91: 813-819

[26] 李妮亚,高俊凤,汪沛洪.小麦幼苗水分胁迫诱导蛋白的特征[J].植物生理学报,1998,24(1):65-71

[27] Riesa S K, Giannopolitis C N. Superoxide dismutase occurrence in higher plants[J]. Plant Physiol, 1997, 59(6): 309-314

[28] 马富举,李丹丹,蔡剑,等.干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响[J].应用生态学报,2012,23(3):724-730