

干旱胁迫对张杂谷3号及亲本光合特性及物质积累的影响

张晓磊, 史高雷, 赵治海, 冯小磊*, 王晓明*

(张家口市农业科学院/国家谷子改良中心张家口杂交谷子分中心/河北省杂交谷子工程技术研究中心, 河北 张家口 075000)

摘要: 干旱胁迫下张杂谷3号产量明显高于常规品种, 源于其水分胁迫下优良光合及生理特性而获得较高的生物学产量。因此, 研究其光合特性有助于了解高产杂交谷子生长优势的光合特征和利用探索性育种技术提高谷子的光合性能。在敦煌自然极度干旱条件下, 利用张杂谷3号及亲本开展杂交谷子光合特性及物质积累的特性研究。结果表明: 张杂谷3号在生长所需营养物质来自籽粒的3叶期之前, 长势表现出显著超亲优势, 高出亲本33.3%。单株叶面积和地上生物量明显高于亲本。始灌浆期, 干旱胁迫对张杂谷3号旗叶SPAD影响较小, 仅下降3.56%, 而亲本则大幅度下降至26.42%和29.18%。同时, 不论干旱与否, 张杂谷3号及其亲本的净光合速率(P_n)日变化呈明显的双峰曲线。受到干旱胁迫后, 旗叶光合日变化明显降低, 下降幅度最大的为不育系, 张杂谷3号表现中亲优势。但干旱胁迫下张杂谷3号水分利用效率(WUE)基本没有下降, 双峰值分别增加1.03%和-4.46%, 恢复系则下降18.83%和32.39%, 而不育系下降最为明显分别达到32.39%和29.04%。后续继续开展谷子杂交种光合特性研究, 为选育出更抗旱高产的谷子杂交种打下坚实基础。

关键词: 杂交谷子; 光合作用; 水分利用效率; 干旱胁迫

中图分类号: S515.048

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2020)04-0016-05

Effects of Drought Stress on Photosynthetic Characteristics and Material Accumulation of ZZG 3 and Its Parents

ZHANG Xiaolei, SHI Gaolei, ZHAO Zhihai, FENG Xiaolei*, WANG Xiaoming*

(Zhangjiakou Academy of Agricultural Sciences / National Foxtail Millet Improvement Center / Hebei Province Engineering Research Center of Hybrid Millet, Zhangjiakou 075000, China)

Abstract: The yield of hybrid millet ZZG 3 was significantly higher than that of conventional varieties, which was due to its excellent photosynthetic and physiological characteristics under drought stress. Therefore, the study of its photosynthetic characteristics is helpful to understand the photosynthetic of high-yield hybrid millet growth advantage and utilization breeding technology. Under extreme drought conditions in Dunhuang, the photosynthetic characteristics and material accumulation of hybrid millet were studied by using ZZG 3 and its parents. The results showed that ZZG 3 had significant transgressive heterosis before 3-leaf stage when the growth of nutrients required from grain, and 33.3% higher than parents. At the beginning of filling stage, SPAD value of flag leaf was only decreased 3.56%, but 26.42% and 29.18% in parents, respectively. At the same time, the diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n) of ZZG 3 and its parents showed an obvious bimodal curve regardless of drought or not. After drought stress, the diurnal variation of P_n decreased most significantly in female parent, and ZZG 3 showed mid-parent heterosis. However, under drought stress, the WUE of ZZG 3 did not decrease substantially, the double peak increased by 1.03% and -4.46%, the restorer line decreased by 18.83% and 32.39%, while the male sterile line decreased most significantly, reaching 32.39% and 29.04%, respectively. Subsequent research will continue to carry out photo-

收稿日期: 2019-06-05

基金项目: 国家重点研发项目(2019YFD1001705-4)

作者简介: 张晓磊(1983-), 女, 助理研究员, 硕士, 主要从事谷子杂种优势利用研究。

通讯作者: 冯小磊, 男, 博士, 副研究员, E-mail: f_xlei@163.com

王晓明, 男, 硕士, 研究员, E-mail: wang_xm635@126.com

synthetic characteristics of hybrid millet, which established the foundation for breeding more drought-resistant and high-yield hybrid millet.

Key words: Hybrid foxtail millet; Photosynthesis; Water use efficiency; Drought stress

谷子作为我国的传统粮食作物,在我国北方地区广泛种植^[1]。具有抗旱耐贫瘠、适应性强等特点,对频繁发生的旱灾及地下水位快速下降、保持北方旱作区农业健康稳定发展有着极其重要的作用^[2-3]。杂种优势利用在高粱^[4-5]、水稻^[6-7]、玉米^[8-9]等作物上得到广泛应用。谷子杂种优势利用研究最早可追溯到20世纪60年代延安农科所雄性不育材料的发现^[10]。张家口农业科学院选育出表现明显光温敏特征的不育系材料A2,育成世界上第一个光温敏两系杂交种,在国家区试中增产30%以上^[11]。随后选育出第一个大面积推广的抗除草剂品种“张杂谷3号”^[12]。谷子是高光合和强抗旱性C₄作物,对其在水分胁迫下的光合生理生化特征特性进行了大量研究报道。干旱胁迫对不同谷子品种光合特性影响不同,抽穗期干旱胁迫引起绝大多数品种旗叶气孔导度减小、蒸腾速率和光合效率显著下降^[13]。张杂谷3号具有高产、抗旱等特性,叶片宽大且叶绿素含量高^[14]。灌浆期,张杂谷3号光合速率、光饱和点和潜在最大光合速率高于常规谷子^[15]。拔节期,干旱胁迫的延长,谷子光合参数都呈下降趋势,但张杂谷3号下降幅度较小,复水后张杂谷3号恢复到较高的水平^[16]。但是,干旱胁迫下张杂谷3号及其亲本相关性研究几乎没有。本研究在年均降水量不足40 mm的敦煌开展干旱条件下张杂谷3号光合及物质积累研究,为深入研究杂交谷子抗旱性和品种抗旱改良提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于2014年4~10月在甘肃省敦煌市魏家桥二队进行,海拔1 138 m,多年平均降雨量39.9 mm,年平均蒸发量2 486 mm。试验用地平整,土壤为黄土状亚沙土。土壤有机质含量12.09 g/kg,碱解氮40.47 mg/kg,速效磷22.78 mg/kg,速效钾196.57 mg/kg。

1.2 试验设计

试验材料为谷子杂交种张杂谷3号及其亲本。张杂谷3号由河北省张家口市农业科学院选育的第一个抗拿捕净除草剂的两系杂交种,因其产量高、抗旱性强得到大面积示范推广。试验地

前茬为棉花。设置干旱处理和正常浇水两种水分模式。干旱处理只在播种前灌溉足水,整个生育期不进行补灌;正常浇水处理分别在拔节期、抽穗期及灌浆期补灌900 m³/hm²水。于2014年4月13日播种,采用人工穴播,株行距为45 cm和50 cm,留单株,种植密度为4.5万株/hm²。小区面积为15 m²(3 m×5 m),随机区组排列,3次重复。5月3日间苗,5月21日定苗,9月17日收获。

1.3 数据采集与分析

1.3.1 试验环境因子

开花后,分别对水旱处理进行0~120 cm土壤水分调查,以20 cm土层为单位。以S型进行5点取土样,烘箱烘干称重。大气温度(T_a)和光合有效辐射(PAR)通过Li-6400便携式光合仪记录。空气相对湿度通过试验田小型气象站测量。

1.3.2 生长量和生长速度测定

分别在3叶期、10叶期及收获期采集样品,测定地上部分鲜重,然后在105℃烘箱中杀青15 min,80℃过夜烘干至质量恒定,对干物质称重。计算不同时期谷子的生长量。3叶期植株较小,以5株整体测量,其它两个时期单株测量。

1.3.3 叶绿素含量测定

在测量叶片光合指标的同时,选择晴朗天气用SPAD-502叶绿素计对相应的谷子旗叶中部进行测定,每个处理测量10片叶子。

1.3.4 光合生理指标测定

7月27~31日在谷子完全开花后选择天气晴朗的日子,于9:00、11:00、13:00、15:00、17:00、19:00时间点前后20 min内用Li-6400便携式光合仪测定旗叶净光合速率(P_n)、气孔导度(Cond)和蒸腾速率(T_r)等光合指标。每小区选取5株代表性植株测量,最后结果取平均值。叶片水分生产效率(WUE)计算公式为:WUE=P_n/T_r。旱地张杂谷3号、3号恢复系和3号不育系分别用3D、3RD和3SD表示;而水地张杂谷3号、3号恢复系和3号不育系分别用3W、3RW和3SW表示。

1.3.5 数据分析

采用Excel和SAS 9.2统计分析软件对试验数据进行整理分析。

2 结果与分析

2.1 试验地大气温度、光合有效辐射及大气相对湿度日变化

由于敦煌地处我国西部,日出时间相对较晚。根据气象资料,在9:00到19:00时间段内,光合有效辐射开始为773 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,随后呈上升趋势,在15:00测量值最大,达到1952 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,随后下降到1429 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,仍保持较高的光合有效辐射强度。大气温度与光合有效辐射呈现相似的趋势,在15:00达到最大值38.05 $^{\circ}\text{C}$,随后略有下降,但仍维持在36 $^{\circ}\text{C}$ 以上。空气相对湿度呈现先上升再下降,最后缓慢上升的趋势。在11:00达到最大值44.95%,随后急剧下降到15:00的最低值13.95%,最后恢复到20%以上。

2.2 不同水分处理下田间土壤含水量变化

对不同水分处理土壤含水量进行测定,随着土壤深度的增加含水量增加。水地土壤含水量明显高于旱地处理。在0~60cm土层中,水地含水量都高于10%,而旱地都低于10%,且0~40cm土层土壤含水量低于7%(图1)。

2.3 不同水分处理对张杂谷及其亲本不同时期地上部生物量的影响

由表1可见,在不同叶龄期,张杂谷3号生物量鲜、干重与其亲本之间存在着显著差异($P < 0.05$)。在正常灌溉3叶期,土壤水分充足,张杂

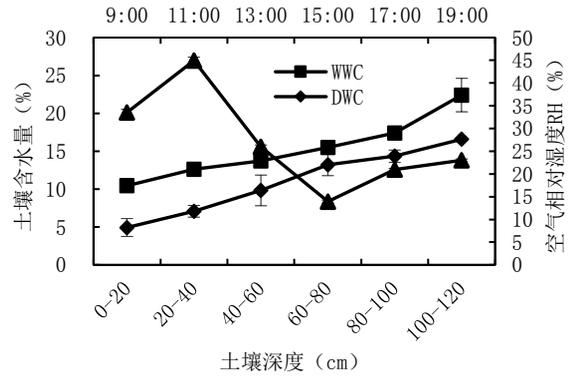


图1 田间大气相对湿度日变化和土壤含水量变化

谷3号生物量显著高于亲本,而亲本之间没有差异。到了10叶期之后,参试材料之间存在显著差异,张杂谷3号的单株生物量鲜重和干重分别达到29.70g和6.67g,3号不育系次之为14.31g和3.29g,而3号恢复系只有13.22g和3.05g。成熟期张杂谷3号生物量干重分别超出亲本23.79%和10.49%。谷子生长前期需水量小及土壤水分无效散失少,干旱胁迫对每种参试材料影响不明显。同一材料在不同水分处理下不存在显著差异。随着土壤水分的缺失,干旱胁迫对不同材料生长发育存在差异性影响,张杂谷3号生物量干重下降3.74%,而亲本分别下降23.85%和55.92%。

表1 不同水分处理对张杂谷及其亲本不同时期地上部生物量的影响

处理	材料	3叶期鲜重	3叶期干重	10叶期鲜重	10叶期干重	成熟期地上部鲜重	成熟期地上部干重
干旱胁迫	3号不育系	0.06±0.00b	0.01±0.00e	4.25±0.26g	0.81±0.02j	88.58±1.72e	30.05±0.99j
	3号恢复系	0.06±0.00b	0.03±0.00d	7.80±0.10e	1.55±0.06i	121.23±2.28d	58.17±1.70i
	张杂谷3号	0.08±0.00a	0.04±0.00c	10.21±0.16d	2.07±0.05i	171.62±2.04b	81.24±0.97f
正常灌溉	3号不育系	0.06±0.00b	0.01±0.00e	14.31±0.37b	3.29±0.13h	167.50±2.57c	68.17±0.99h
	3号恢复系	0.06±0.00b	0.03±0.00d	13.22±0.13c	3.05±0.06h	175.21±2.55b	76.38±1.25g
	张杂谷3号	0.08±0.00a	0.04±0.00c	29.70±1.13a	6.67±0.12f	181.30±1.33a	84.39±0.63f

注:每个时期单独作显著性分析,不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)

2.4 不同水分处理对张杂谷及其亲本光合指标日变化的影响

叶片是植物进行光合作用的重要场所,其光合产物对干物质积累起着关键性的作用。干旱胁迫使张杂谷3号及其亲本单株叶面积显著下降,分别达到29.24%、54.12%及46.27%。无论干旱胁迫与否,张杂谷3号单株叶面积显著高于亲本不育系,而不育系最低(图2)。

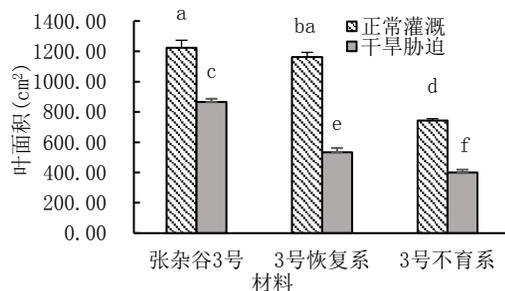


图2 始灌浆期谷子单株叶面积

谷子旗叶 SPAD 值可以反映叶绿素的相对含量。从图 3 可以发现,在始灌浆期干旱胁迫对张杂谷 3 号及其亲本 SPAD 值都有显著影响 ($P < 0.05$),张杂谷 3 号叶绿素相对含量下降较小为 3.56%,而亲本则大幅度下降分别达到 26.42%和 29.18%。正常灌溉下,张杂谷 3 号与恢复系 SPAD 值差异不显著,但显著高于不育系;而干旱胁迫下分析叶绿素含量张杂谷 3 号显著高于亲本。

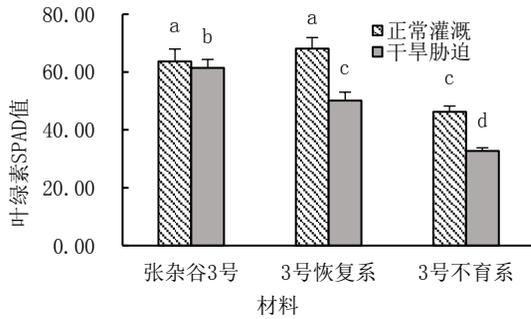


图 3 始灌浆期旗叶 SPAD 值分析叶绿素含量

由图 4 可以看出,正常灌溉和干旱胁迫下张杂谷 3 号及其亲本的净光合速率 (P_n) 日变化基本上呈现明显的双峰曲线,其光合午休现象多发生在 13:00 左右。正常灌溉条件下,谷子旗叶 P_n 峰值出现在 11:00 和 15:00 ~ 17:00 左右,而且下午基本持平或略高于中午。在 11:00,张杂谷 3 号旗叶 P_n 峰值为 $19.57 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 略高于不育系 0.72%,低于恢复系 6.37%。谷子植株受到干旱胁迫后,旗叶 P_n 日变化明显降低,特别是在中午峰值之后。在 11:00,干旱胁迫处理下,参试材料旗叶 P_n 达到一天最高,张杂谷 3 号达到 $17.40 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,比正常灌溉降低 11.1%;恢复系降低 6.84%,而不育系降低最为明显,达到 37.36%。但是,光合午休时间不育系反而较高。随着时间的推移,张杂谷 3 号光合恢复较快,在 17:00 达到最高值。

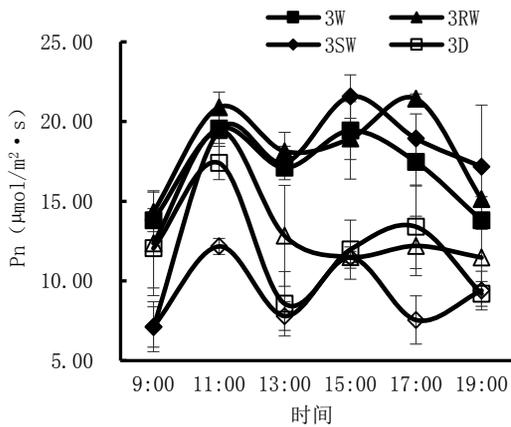


图 4 始灌浆期旗叶净光合速率(P_n)日变化

气孔导度表示气孔张开的程度,对植物光合、呼吸及蒸腾有着重要的作用。由图 5 可以发现,正常灌溉下张杂谷 3 号及其亲本的气孔导度 (Cond) 日变化较为平稳,变化范围较小。而受到干旱胁迫后,明显呈现出双峰曲线,其最高值出现在 11:00,张杂谷 3 号居中水平,张杂谷 3 号及其亲本分别比正常灌溉条件下降低 31.25%、21.05%和 46.67%;13:00 基本下降到最低值,随后出现缓慢上升,到 17:00 达到峰值,分别较正常灌溉条件下降低 50.00%、54.55%及 66.67%,与中午峰值相比下降明显。

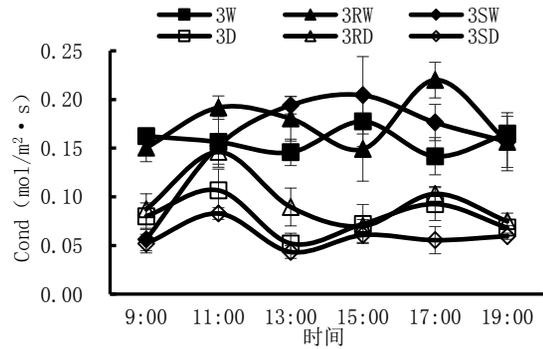


图 5 始灌浆期旗叶气孔导度(Cond)日变化

对张杂谷 3 号及其亲本水分利用效率 (WUE) 的日变化测定表明,不论土壤干旱与否,其 WUE 值明显呈现双峰曲线,下午略显峰值且明显低于中午。正常灌溉条件下,张杂谷 3 号 WUE 双峰值分别达到 7.77 、 $3.81 \mu\text{mol}/\text{mmol}$,都低于亲本。干旱胁迫下,张杂谷 3 号 WUE 基本上没有下降,双峰值分别增加 1.03%、-4.46%,恢复系则下降 18.83%和 32.39%,而不育系下降最为明显分别达到 32.39%和 29.04% (图 6)。

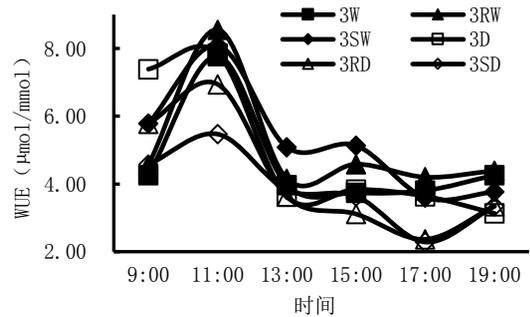


图 6 始灌浆期旗叶水分利用效率(WUE)日变化

3 讨论

光合作用是植物生长发育过程中物质生成的重要基础,植物 90% ~ 95% 的干物质来自于

此^[17]。在我国西北旱作农业区,水资源短缺日益严重,在有限的水分条件下,提高水分生产效率,增加粮食产量,作物在干旱胁迫下保持较高的光合效率尤为重要。光合日变化特征是作物光合在一天时间段内对特定环境做出的动态变化响应^[18]。杂交谷子具有产量高、抗旱及耐贫瘠等特点,研究发现强光下杂交谷子的光合速率高于常规谷子,最大光合速率高于常规谷子,而表观量子效率低于常规谷子^[15]。

本研究以年均降雨量小于40 mm且基本无有效降雨的敦煌作为试验地点,以期达到更好效果。在整个生育期,张杂谷3号表现出显著超亲的生长态势。在3叶期,张杂谷3号为后期实现高生物量建立基础。张杂谷3号恢复系本身就是一个抗旱丰产性好的常规品种,而不育系抗旱性较差。谷子旗叶SPAD值反映叶绿素的相对含量,干旱胁迫对始灌浆期的张杂谷3号及其亲本SPAD值都有显著影响($P<0.05$),对张杂谷3号影响较小,而恢复系、不育系则大幅度下降分别达到26.42%和29.18%。较高的叶绿素相对含量为张杂谷3号较长时间内保持较高的光合速率打下基础。在灌浆初始期对张杂谷3号及其亲本光合日变化进行测定。不论干旱胁迫与否,张杂谷3号及亲本的净光合速率日变化基本呈现明显的双峰曲线,其光合午休现象多发生在13:00左右。敦煌地区存在时差,曲线表现后移。谷子植株受到干旱胁迫后,旗叶光合日变化明显降低,下降幅度最大的为不育系。张杂谷3号在17:00达到最高值,较长时间保持较高的净光合速率。干旱胁迫下,张杂谷3号WUE基本上没有下降,双峰值分别增加1.03%和-4.46%,恢复系则下降18.83%和32.39%,而不育系下降最为明显分别达到32.39%和29.04%。本研究通过对干旱胁迫下谷子杂交种及其亲本光合特性进行研究,干旱胁迫使得所有参试材料的旗叶各指标都显著下降。但是,杂交种叶绿素含量及水分利用效率下降幅度较小,明显低于亲本下降幅度;而净光合速率表现出中亲优势,但是后期恢复较快。后期继续研究亲本光合特性与杂交种光合特性及最终产量的相关性,为选育出更抗旱高产的谷子杂交种打

下坚实基础。

参考文献:

- [1] 牛西午,刘作易.中国杂粮研究[M].北京:中国农业科学技术出版社,2007:16-20.
- [2] 王莺,赵文,张强.中国北方地区农业干旱脆弱性评价[J].中国沙漠,2019,39(4):149-158.
- [3] 刘杰安,王小慧,吴尧,等.近30年我国谷子生产时空变化与区域优势研究[J].中国农业科学,2019,52(11):1883-1894.
- [4] 王立新,成慧娟,马尚耀,等.粒用高粱新选亲本配合力分析[J].作物杂志,2014(6):56-60.
- [5] 倪先林,赵甘霖,刘天朋,等.杂交糯高粱主要农艺性状的配合力和遗传力研究[J].江苏农业科学,2011,39(3):90-93.
- [6] 袁隆平,唐传道.杂交水稻选育的回顾、现状与展望[J].中国水稻,1999(4):3-6.
- [7] 王晓玲,朱海涛,王智权,等.水稻杂种优势遗传基础研究进展[J].分子植物育种,2019,17(6):1879-1887.
- [8] 孟义江,高进军.中国玉米优势群划分和利用研究[J].玉米科学,2006,14(1):16-17,32.
- [9] 郑德刚,金益,王立丰,等.玉米自交系划分到杂种优势群的方法[J].东北农业大学学报,2005,36(1):1-4.
- [10] 沿岸地区农业科学研究所.谷子雄性不育育种小结[J].陕西农业科技,1972(5):6-10.
- [11] 赵治海.谷子新品种—张杂谷1号[J].河北农业科技,2002(3):15.
- [12] 章彦俊,李鑫娥,屈俊成.春谷新品种“张杂谷3号”特征特性及优质高产栽培技术要点[J].河北农业科技,2008(6):18.
- [13] 徐丽霞,仪慧兰,郭二虎,等.干旱胁迫对谷子抽穗期生理生化和产量的影响[J].山西大学学报(自然科学版),2016,39(4):672-678.
- [14] 张永芳,王润梅,于国玲.高产谷子张杂谷3号在晋北地区的形态、生理指标研究[J].种子,2018,37(5):118-121.
- [15] 刘子会,张红梅,张艳敏,等.灌浆期杂交谷子旗叶的光合特性[J].西北农业学报,2012,21(11):60-64.
- [16] 李丽丽,侯智远,卢海博,等.干旱胁迫和复水对‘张杂谷3号’光合特性和产量的影响[J].河北农业大学学报,2017,40(4):19-24.
- [17] 王忠.植物生理学[M].北京:中国农业出版社,2000:179-182.
- [18] 闵勇,朱成立,舒慕晨,等.微咸水—淡水交替灌溉对夏玉米光合日变化的影响[J].灌溉排水学报,2018,37(3):9-17.

(责任编辑:王丝语)