

文章编号: 1672-3317(2023)07-0018-07

土壤水分时间变异性对糜子拔节期水分利用效率的影响

张鑫, 刘迪川, 龙怀玉*, 徐孟泽, 徐爱国, 张认连

(中国农业科学院 农业资源与农业区划研究所/

北方干旱半干旱耕地高效利用全国重点实验室, 北京 100081)

摘要:【目的】探究土壤水分时间变异性对作物水分利用效率的影响。【方法】以糜子为研究对象, 采用盆栽试验, 设置4个处理, 分别为稳定性高含水率(SW1)处理、稳定性低含水率(SW2)处理、波动性高含水率(FW1)处理和波动性低含水率(FW2)处理, 分析不同处理对糜子生长发育、光合作用、气孔特征、生物量分配和生理指标的影响。【结果】①与波动性土壤水分(FW)处理相比, 稳定性土壤水分(SW)处理显著促进了糜子拔节期生长。在控水60 d以后, 稳定性高土壤含水率(SW1)处理糜子株高、茎粗和叶面积分别较波动性高土壤含水率(FW1)处理提高了33.00%、13.04%和127.36%, 稳定性低土壤含水率(SW2)处理糜子株高、茎粗和叶面积分别比波动性低土壤含水率(FW2)处理提高了51.94%、144.70%和13.91%。②SW处理更有利于糜子拔节期的光合作用、生物量积累和水分利用效率的提高。控水期间, SW处理糜子叶片净光合速率均显著高于FW处理; SW1处理鲜质量、水分利用效率分别比FW1处理提高了222.45%和200.00%, SW2处理鲜质量、水分利用效率分别比FW2处理提高了352.54%和260.00%。③SW处理显著增加了糜子拔节期叶片气孔的长度和宽度, 降低了气孔密度。根丙二醛(MDA)、根抗氧化性酶(SOD、POD、CAT)、叶丙二醛(MDA)、叶脯氨酸(Pro)、叶超氧化物歧化酶(SOD)量和叶过氧化氢酶(CAT)量在各处理间无明显差异, 根脯氨酸(Pro)、叶过氧化物酶(POD)、叶脱落酸量在SW1处理和FW1处理间差异显著。【结论】糜子对稳定性土壤水分和波动性土壤水分的响应不同, 稳定性土壤水分条件更有利于糜子拔节期的生长发育、光合作用和水分利用效率的提高。

关键词: 土壤水分时间变异性; 糜子; 水分利用效率

中图分类号: S516

文献标志码: A

doi: 10.13522/j.cnki.ggpps.2022679

OSID:



张鑫, 刘迪川, 龙怀玉, 等. 土壤水分时间变异性对糜子拔节期水分利用效率的影响[J]. 灌溉排水学报, 2023, 42(7): 18-24.
ZHANG Xin, LIU Dichuan, LONG Huaiyu, et al. Effect of Temporal Soil Water Fluctuation on Water Use Efficiency of Broomcorn Millet (*Panicum miliaceum* L.) at Jointing Stage[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2023, 42(7): 18-24.

0 引言

【研究意义】农业水资源短缺已经成为一个全球性的问题^[1]。在世界上大部分地区, 降水已经无法满足农业生产的需求, 需要通过灌溉来补充。合理的灌溉可以改善土壤水分条件, 提高作物对水分的利用效率, 促进作物生长发育和产量形成。因此, 土壤水分-作物关系理论的更新可能是发展高效节水灌溉技术的关键^[2]。【研究进展】长久以来, 学者们对土壤水分-作物关系的探索多集中于水分胁迫下的作物响应, 并据此提出了作物响应水分胁迫的根冠通讯机制以及抵抗水分胁迫的缺水补偿效应理论^[3-4]。以此为理论基础, 调亏灌溉、分根区交替灌溉^[5]等节水灌溉技术得以发展并应用于实践生产。然而, 自21世纪以来, 关于负压灌溉(NPI)的研究^[6]指出: 当土壤含

水率变化平稳时, 作物似乎存在另一种机制以提升自身对土壤水分的利用效率^[6]。前人^[7-8]将这种土壤水分随时间的变化命名为“土壤水分时间变异”, 通过对比NPI下弱时间变异的“稳定性土壤水分”与传统灌溉技术下强时间变异的“波动性土壤水分”发现, 稳定性土壤水分可以通过降低作物受水分胁迫的程度以促进其生长发育, 提升产量和水分利用效率^[7-8]。糜子(*Panicum miliaceum* L.)属禾本科黍属, 是我国传统的粮食作物之一, 具有丰富的食用价值和药用价值, 由于其具有生育期短、耐旱耐贫瘠等优点, 近年来糜子已经作为一种耐旱的模式作物被大量研究^[9]。冯晓敏^[10]研究了不同黍品种的生理生态特征, 发现同一生育期, 不同品质黍稷的脯氨酸(Pro)和丙二醛(MDA)量随着水分胁迫程度的加剧而增加; 水分胁迫程度使黍稷超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性呈上升趋势, 且胁迫程度与上升幅度成正比。Zhang等^[11]分析了不同黍子基因型对干旱的响应, 指出植物激素在黍子类禾本科作物响应干旱胁迫时起正向调节作用, 其中ABA信号在干旱响应中

收稿日期: 2022-12-07 修回日期: 2023-03-29 网络出版日期: 2023-05-08

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFE0112300)

作者简介: 张鑫(1998-), 女, 硕士研究生, 主要从事土壤水分-作物关系研究。E-mail: 82101205176@caas.cn

通信作者: 龙怀玉(1969-), 男, 研究员, 主要从事土壤水分-作物关系、土壤水分调控技术等研究。E-mail: longhuaiyu@caas.cn

©《灌溉排水学报》编辑部, 开放获取 CC BY-NC-ND 协议

起主导作用。【切入点】近年来，土壤水分时间变异性对作物的影响受到了不少关注，但前人仅探讨了耗水量大的作物（玉米、油麦菜）对土壤水分时间变异的响应，未见针对耐旱型作物的研究，其对土壤水分时间变异的响应也尚不明确。【拟解决的关键问题】本研究以糜子为试验对象，在其水分敏感的拔节期，在 2 个土壤含水率水平上，通过 NPI、人工浇灌分别形成稳定性土壤水分和波动性土壤水分，对比分析糜子的农艺性状、光合特性、气孔特征、生物量分配和生理指标，以探讨糜子对土壤水分时间变异的响应，以期对土壤水分-作物关系理论发展提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验土壤取自河北廊坊的中国农业科学院廊坊国际高新技术产业园耕作层表土，去除杂质，风干后过筛。砂壤土（砂粒量 78.69%、粉粒量 13.53%、黏粒量 7.78%），土壤体积质量为 1.43 g/cm³，田间体积持水率（FC）为 28.0%，pH 值为 8.25，有机质质量分数为 11.24 g/kg，速效磷质量分数为 22.12 mg/kg，速效钾质量分数为 116.82 mg/kg，速效氮质量分数为 58.43 mg/kg。

1.2 试验设计

试验采用盆栽方法，于 2021 年 12 月—2022 年 2 月在中国农业科学院遮雨网室进行。共设置 4 个处理，分别为：稳定性高含水率（SW1）处理、稳定性低含水率（SW2）处理、波动性高含水率（FW1）处理、波动性低含水率（FW2）处理，每个处理 3 个重复。其中稳定性土壤水分通过负压灌溉实现，该装置由控压阀（重液式负压阀）、储水桶（内径 26.2 cm）、灌水器（陶土管，长 26 cm，外径 19 mm，内径 7.3 mm）3 个部分组成，通过硅胶管连接，灌水器斜向下插入盆中土壤，通过土壤吸水产生负压，维持土壤水分稳定^[6]。波动性土壤水分通过人工浇灌实现，设置一定的土壤水分上下限（FW1 处理 70%FC（下限）~100%FC（上限），FW2 处理 61%FC（下限）~96%FC（上限）），当达到设置的土壤水分下限时，浇水至土壤水分上限，使得土壤含水率的均值与负压灌溉所设土壤含水率相同。

试验采用长 42 cm、宽 26 cm、高 25 cm 的塑料盆，每盆装入风干土 26 kg，并均匀混入尿素 8.35 g、过磷酸钙 4.57 g 和硫酸钾 2.56 g。装好盆后，灌水到 75%FC，于墒情合适时播种。供试品种为“绿宝糯黍子”，每盆播 6 穴，每穴播饱满一致的种子 5 粒，播种深度为 4 cm。播种后保持正常供水，苗期结束后，启动负压装置，开始控水至拔节期结束。

1.3 测试指标及方法

1.3.1 土壤含水率

控水开始后，每隔 2 d 使用 AZS-100 TDR 土壤水分仪（北京澳作生态仪器有限公司）测定土壤含水率，每盆测定 3 次，取其平均值。

1.3.2 灌水量

人工浇灌处理每次灌水后记录灌水量，负压灌溉处理每天 16:00 用直尺赶走气泡，记录储水桶侧边硅胶管水位下降高度，计算水位差，乘以桶底面积，即为灌水量。

1.3.3 壤水分变化过程评价参数

土壤含水率随时间变化的变异系数（Cv）计算式为^[12]：

$$Cv = s/\theta, \quad (1)$$

式中： s 为土壤含水率的标准差； θ 为土壤含水率的平均值。 $Cv \leq 0.1$ 时为弱变异， $0.1 < Cv < 1$ 时为中等变异， $Cv \geq 1$ 时为强变异。

1.3.4 主要农艺性状指标的测定

控水开始 2 周后，各处理表现出差异之后每隔 1 周进行 1 次农艺性状的监测，包括株高、茎粗和最大叶面积。

1.3.5 光合指标的测定

控水开始后，每 2 周测 1 次。选择晴朗的天气，于 09:30—12:00 采用 LI-6 400 便携式光合仪在 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \text{s})$ 光强下测定净光合速率（ Pn ）、气孔导度（ G_s ）、蒸腾速率（ Tr ）。

1.3.6 地上部生物量

收获时，各株按根、茎、叶分开后，于 105 °C 杀青 30 min，75 °C 烘干至恒质量，即为干物质量。对地上部和地下部称质量后计算根冠比。

1.3.7 单株耗水量

糜子单株耗水量的计算式^[7]为：

$$ET_k = (M_k - \Delta W) / n = [M_k - (\theta m_k - \theta m_{k-1}) \times m_s / \rho_w] / n, \quad (2)$$

式中： ET_k 为第 k 时间段单株糜子的耗水量（L）； M_k 为第 k 时间段的灌水量（L）； ΔW 为土壤储水量变化量（L）； n 为盆中的植株数； θm_k 为第 k 时间段土壤的质量含水率（%）； θm_{k-1} 为 $k-1$ 时间段土壤的质量含水率（%）； m_s 为盆钵中土体质量（kg）； ρ_w 为水的密度（1 g/cm³）。

1.3.8 水分利用效率

水分利用效率（ WUE_B ，g/kg）= 单株糜子干物质量 / 单株耗水量。

1.3.9 叶片气孔特征

收样时，每盆随机选取 3 株糜子，在其第 3 片完全展开叶 10~15 cm 处取样，在中脉到叶缘 1/3 处取 3 mm² 大小的叶片，用 PBS 轻轻漂洗叶片表面，迅速

放入电镜固定液, 室温固定 2 h 后转移到 4 °C 保存。固定好的样品经 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 PB (pH 值为 7.4) 漂洗 3 次, 每次漂洗 15 min。漂洗后分别用体积分数为 30%、50%、70%、80%、90%、95%、100% 酒精进行脱水处理每次脱水 15 min, 之后放入乙酸异戊酯溶液静置 15 min。最后放入临界点干燥仪(K850)进行干燥。干燥后样本紧贴于导电碳膜双面胶上放入离子溅射仪 (MC1 090) 样品台进行喷金 30 s 左右。然后用 SU8 100 扫描电镜拍照, 每个处理观察 3 个样品, 每张扫描 5 个视野。之后采用 Image J 软件计算叶片气孔长度、气孔宽度和气孔密度。

1.3.10 生理指标的测定

糜子丙二醛(MDA)、脯氨酸(Pro)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)及过氧化氢酶(CAT)活性分别采用硫代巴比妥酸法、酸性茚三酮法、核黄素法、愈创木酚比色法、钼酸铵比法测定^[13]。脱落酸(ABA)参照(SN/T4 591—2016)采用液相色谱-质

谱法进行测定。

1.4 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2016 进行数据处理和绘图, SPSS 21.0 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 糜子土壤水分变化状况

控水期间各处理累计灌水量和土壤体积含水率随时间的动态变化如图 1 所示。控水期间, SW1、SW2、FW1、FW2 处理的累计灌水量依次为 17.34、14.02、16.45、12.89 L, 平均土壤体积含水率分别为 25.61%、22.60%、24.94% 和 22.12%。SW1、SW2、FW1、FW2 处理土壤含水率的变异系数分别为 0.019、0.02、0.114、0.117, 其中, SW1 处理和 SW2 处理属于弱时间变异的稳定性土壤水分, 归类为稳定性土壤水分 SW 处理, FW1 处理和 FW2 处理属于中等时间变异, 归类为波动性土壤水分 FW 处理。

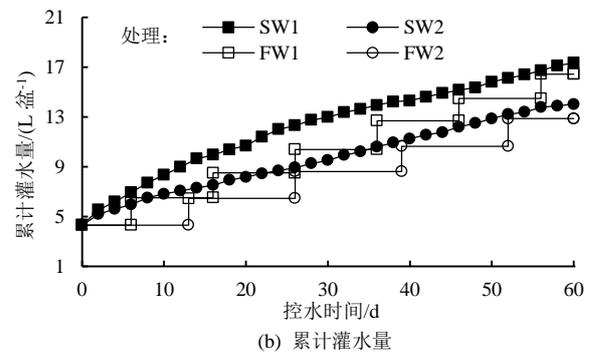
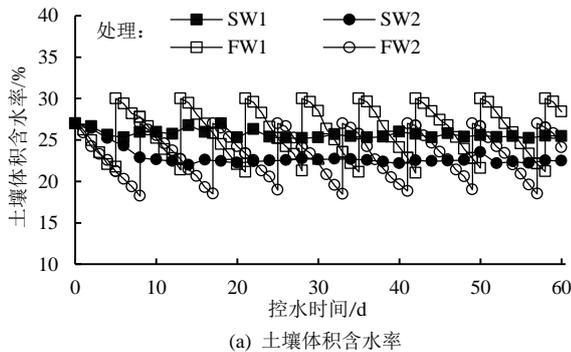


图 1 糜子土壤体积含水率和累计灌水量的动态变化

Fig.1 Dynamic changes in soil volumetric water content and cumulative irrigation of broomcorn millet

2.2 糜子农艺性状变化

图 2 为糜子株高、茎粗和叶面积的动态变化。由图 2 可知, 随着控水时间的增加, 各处理糜子株高、茎粗和叶面积均呈增长趋势, 且控水 13 d 以后, SW1 处理与 FW1 处理、SW2 处理与 FW2 处理的糜子株高、茎粗和叶面积已有显著差异, 均表现为 SW1 处理 > FW1 处理, SW2 处理 > FW2 处理。控水 60 d 后, SW1 处理的株高、茎粗和叶面积分别较 FW1 处理高 33.00%、13.04% 和 127.36%, SW2 处理的株高、茎

粗和叶面积分别较 FW2 处理高 51.94%、144.70% 和 13.91%。说明稳定性土壤水分更有利于糜子拔节期生长发育。SW 处理和 FW 处理糜子株高、茎粗和叶面积均随土壤含水率的升高而增加, 表现为 SW1 处理 > SW2 处理, FW1 处理 > FW2 处理; 控水 60 d 以后, SW1 处理株高、茎粗和叶面积分别较 SW2 处理高 12.80%、4.46% 和 25.51%, 而 FW1 处理株高、茎粗和叶面积比 FW2 处理分别高 28.87%、5.26% 和 35.08%。

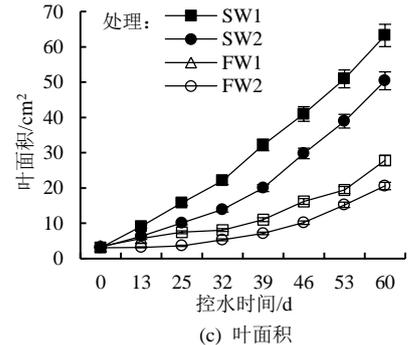
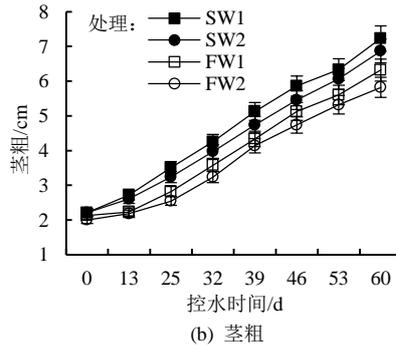
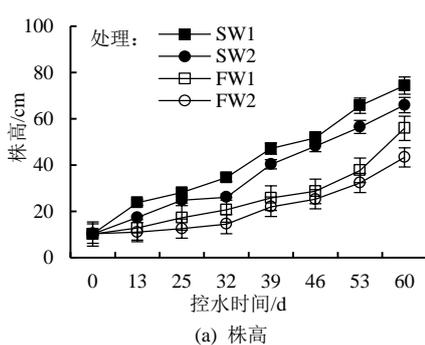


图 2 糜子株高、茎粗和叶面积的动态变化

Fig.2 Dynamic changes in plant height, stem diameter and leaf area of broomcorn millet

2.3 糜子生物量分配和水分利用效率

表 1 为糜子各处理生物量分配及水分利用效率。由表 1 可知, 不同处理糜子鲜质量和水分利用效率的变化趋势相同, 均表现为 SW1 处理 > SW2 处理 > FW1 处理 > FW2 处理, 单株耗水量变化表现为 SW1 处理 > FW1 处理 > SW2 处理 > FW2 处理, 根冠比表现为 FW2 处理 > SW2 处理 > FW1 处理 > SW1 处理。SW1 处理的单株耗水量、鲜质量和水分利用效率均显著高于 FW1 处理, 根冠比小于 FW1 处理, 但差异并不显著; 与 FW1 处理相比, SW1 处理单株耗水量、鲜质量和水分利用效率分别提高了 29.21%、222.45% 和 200.00%, 根冠比下降了 25%。SW2 处理的单株耗水量、鲜质量和水分利用效率均显著高于 FW2 处理, 与 FW2 处理相比, SW2 处理单株耗水量、鲜质量和水分利用效率分别提高了 6.67%、352.54% 和 260.00%, 根冠比则显著降低了 50%。SW1 处理的单株耗水量、鲜质量和水分利用效率分别比 SW2 处理显著提高 59.72%、195.88% 和 150.00%, 根冠比则降低了 40.00%; FW1 处理的单株耗水量、鲜质量和水分利用效率分别比 FW2 处理提高了 31.85%、315.25% 和 20.00%, 根冠比则降低了 60.00%, 且 FW1 处理单株耗水量、鲜质量、根冠比和水分利用效率均与 FW2 处理之间差异显著。综上可知, 同一土壤含水率水平下, 稳定性土壤水分能显著提升糜子拔节期生物量的积累和水分利用效率, 同时降低其根冠比; 相同土壤水分变化过程下, 较高的土壤含水率更有利于糜子拔节期生物量的积累和水分利用效率的提高。

表 1 不同处理糜子生物量分配和水分利用效率

Table 1 Biomass distribution and water utilization of

broomcorn millet under different treatments				
处理	单株耗水量/ (L 株 ⁻¹)	鲜质量/g	根冠比	水分利用效率/ (g kg ⁻¹)
SW1	2.30±0.01a	7.90±1.84a	0.03±0.01b	0.45±0.11a
SW2	1.44±0.15c	2.67±0.29b	0.05±0.01b	0.18±0.02b
FW1	1.78±0.02b	2.45±0.43b	0.04±0.01b	0.15±0.03b
FW2	1.35±0.05d	0.59±0.05c	0.10±0.02a	0.05±0.02c

注 图中同列不同小写字母表示各处理在 $P < 0.05$ 水平差异显著, 下同。

2.4 糜子光合特性和气孔特征

不同处理糜子净光合速率、气孔导度和蒸腾速率变化一致, 均表现为 SW1 处理 > SW2 处理 > FW1 处理 > FW2 处理 (图 3)。控水期间, SW1 处理糜子净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均显著高于 FW1 处理, SW2 处理糜子净光合速率显著高于 FW2 处理; 控水 13 d 和控水 46 d 后, SW2 处理糜子气孔导度显著高于 FW2 处理, 控水 13、32、46 d 后, SW2 处理糜子蒸腾速率显著高于 FW2 处理。控水 32 d 后和控水 60 d 后, SW2 处理气孔导度高于 FW2 处理, 但二者差异并不显著; 控水 60 d 后, SW2 处理蒸腾速率高于 FW2 处理, 但差异并不显著。控水 60 d 后, SW1 处理的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率较 FW1 处理分别高 131.61%、90.27% 和 138.19%; SW2 处理的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率较 FW2 处理分别高 128.74%、25.00% 和 30.76%, 表明稳定性土壤水分条件更有利于糜子拔节期光合作用。

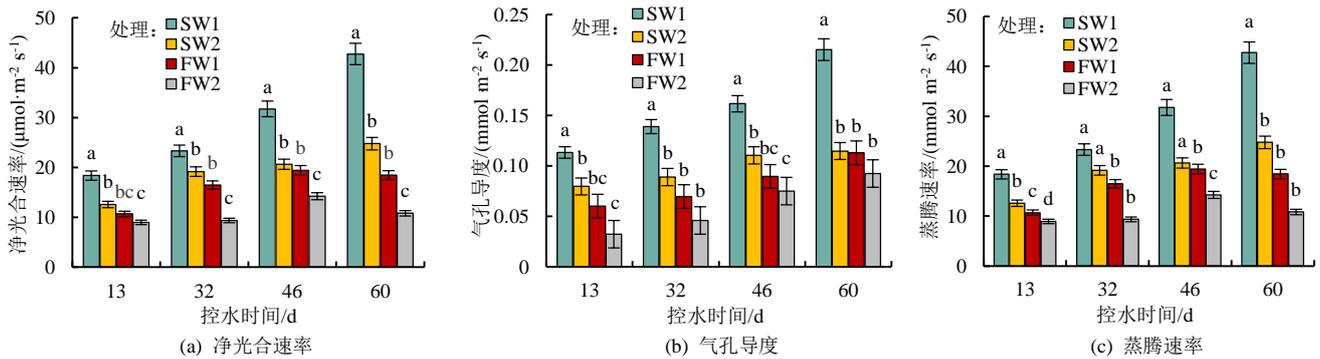


图 3 糜子叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率的动态变化

Fig.3 Dynamic changes of net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate of broomcorn millet

不同处理糜子叶片气孔特征如表 2 所示。控水期间, 糜子叶片气孔长度和气孔宽度变化一致, 均表现为 SW1 处理 > FW1 处理, SW2 处理 > FW2 处理 ($p < 0.05$)。FW1 处理叶片气孔长度和气孔宽度分别比 SW1 处理减少了 6.71% 和 15.57%; FW2 处理叶片气孔长度和气孔宽度分别比 SW2 处理减少了 19.52% 和 20.76%。糜子叶片气孔密度表现为 SW1 处理 < FW1 处理, SW2 处理 < FW2 处理, SW1 处理叶片气孔密度比 FW1 处理减少了 20.32%; SW2 处理比 FW2

处理减少了 16.13%。土壤水分变化过程一致时, 糜子叶片气孔长度和气孔宽度均随土壤含水率的降低而减小, 表现为 SW1 处理 > SW2 处理, FW1 处理 > FW2 处理 ($p < 0.05$)。糜子叶片气孔密度与其气孔长度和气孔宽度变化则相反, 表现为 SW1 处理 < SW2 处理 ($p > 0.05$), FW1 处理 < FW2 处理 ($p > 0.05$)。综上可知, 同一土壤含水率水平下, 稳定土壤水分变化过程能显著增加糜子拔节期叶片气孔长度和气孔宽度并降低其气孔密度, 土壤水分变化过程相同时,

土壤含水率的高低对糜子叶片气孔长度和气孔宽度的影响更明显。

表 2 不同处理糜子叶片气孔特征

Table 2 Stomatal characteristics of broomcorn millet leaves under different treatments

处理	气孔长度/ μm	气孔宽度/ μm	气孔密度/(个 mm^{-2})
SW1	32.51±1.30 a	19.85±0.67 a	23.26±1.39 c
SW2	28.07±0.18 b	18.26±0.94 ab	25.59±0.76 bc
FW1	30.33±0.65 ab	16.79±0.88 bc	29.19±1.82 ab
FW2	22.59±1.74 c	14.47±0.41 d	30.51±0.24 a

2.5 糜子不同部位生理指标变化

表 3 为各处理糜子生理性状。由表 3 可知, 各处

表 3 不同处理糜子生理性状

Table 3 Physiological traits of broomcorn millet under different treatments

处理	MDA 量/(nmol g^{-1})		Pro 量/(ng g^{-1})		ABA 量/($\mu\text{g g}^{-1}$)		SOD 量/(U g^{-1})		POD 量/(mU g^{-1})		CAT 量/(U g^{-1})	
	叶	根	叶	根	叶	根	叶	根	叶	根	叶	根
SW1	0.84 a	0.81 a	398.10 a	311.70 b	43.03 a	27.27 b	708.56 a	682.34 a	4.19 a	4.10 a	48.20 a	43.91 a
SW2	0.89 a	0.74 a	442.55 a	423.64 a	43.71 a	37.02 ab	676.27 a	701.12 a	3.47 ab	3.54 a	53.94 a	48.77 a
FW1	0.79 a	0.76 a	353.92 a	481.35 a	24.25 b	31.20 b	713.71 a	660.56 a	2.85 b	4.06 a	60.02 a	54.88 a
FW2	0.73 a	0.78 a	401.02 a	434.63 a	34.10 a	44.50 a	643.34 a	567.42 a	3.60 ab	3.84 a	61.21 a	49.85 a

3 讨论

3.1 土壤水分时间变异性对糜子生长发育和水分利用效率的影响

本研究中 SW 处理糜子株高、茎粗、叶面积均显著高于 FW 处理, 根冠比则显著低于 FW 处理, 这说明稳定性土壤水分促进糜子生长发育的同时抑制了根系的生长。这与王转等^[7]的研究结果一致。稳定性土壤水分条件下, 作物根系生长受到抑制, 减少了根系生长中光合产物的消耗, 从而使地上部获得更多的养分和光合产物; 但稳定性土壤水分虽然抑制了作物根系的生长, 但并没有削弱根系的吸收能力, 因为稳定性土壤水分增强了根系活力^[14]。同时稳定性土壤水分能够提高土养分的有效性, 如李迪等^[15]研究表明, 负压灌溉增加了土壤碱解氮量、有效磷量和速效钾量, 这些变化促进了作物对养分和水分的吸收, 最终表现为稳定性土壤水分条件下糜子生长状况更好。

同一土壤含水率水平下, 稳定性土壤水分显著提高了糜子拔节期的水分利用效率, 这可能是因为稳定性土壤水分避免了土壤水分出现过度湿润和过度干燥的情况, 减少了不必要的蒸发, 更有利于作物对水分的获取和吸收^[16]。本研究发现, 糜子虽为耐旱作物, 但其对土壤水分时间变异的响应模式与耗水量大的作物^[8]类似, 均表现出了在稳定性土壤水分条件下更好的生长状况和更高的水分利用效率。据此推测降低土壤水分时间变异性、提高土壤水分稳定性更有利于作物生长发育和水分利用效率的提升。

理糜子叶片中 Pro、ABA 量变化相似, 均表现为 SW1 处理 > FW1 处理, SW2 处理 > FW2 处理, 其中 SW1 处理 ABA 量显著高于 FW1 处理, 比 FW1 处理高 43.65%。根中 Pro、ABA 量则相反, 表现为 SW1 处理 < FW1 处理, SW2 处理 < FW2 处理, 其中 FW1 处理根中 Pro 量显著高于 SW1 处理, 比 SW1 处理高 35.24%。糜子叶片和根中 MDA 量无显著差异。各处理糜子叶片和根中 CAT、SOD 酶活性无显著差异, POD 酶活性略有不同, 根中 POD 酶活性无显著差异, 叶片中 POD 酶活性仅在 SW1 处理与 FW1 处理间差异显著, 表现为 SW1 处理 > FW1 处理。

3.2 土壤水分时间变异性对糜子光合特性的影响

本研究表明, 稳定性土壤水分更有利于糜子拔节期光合作用。本研究中, SW1 处理和 SW2 处理土壤含水率在控水期间分别维持在 89%FC 和 79%FC 左右。而 FW1 处理和 FW2 处理在浇水前, 土壤含水率会有一段时间处于灌溉下限 70%FC 和 60%FC 左右。FW1 处理的灌溉下限 70%FC 仍热满足充足供水的条件, FW2 处理的灌溉下限 60%FC 已经接近生产中的缺水临界指标, 可视为轻度胁迫^[17]。可以看到人工浇灌处理的 FW2 处理中当土壤含水率达到下限值, 此时糜子会受到短暂的轻度胁迫。周海燕^[18]研究发现, 拔节期轻度、重度胁迫都不会显著影响糜子的光合作用, 且土壤水分胁迫不会对拔节期糜子体内水势造成太大影响。而植物叶片水势只有下降到一定的数值时叶片气孔才会关闭, 光合作用降低^[19]。这些都说明本研究中 SW 处理与 FW 处理糜子叶片各光合指标之间的差异并非来自水分胁迫, 而是土壤水分时间变异。

本研究中同一土壤含水率水平下, 稳定性土壤水分显著增加了糜子拔节期气孔长度和气孔宽度, 降低了气孔密度(表 2)。值得注意的是, SW2 处理与 FW2 处理气孔长度差异显著, SW1 处理与 FW1 处理差异并不显著, 这说明提高土壤含水率一定程度上可以削弱土壤水分波动对糜子叶片气孔长度造成的影响。气孔密度是由气孔数和叶片面积共同决定的。SW 处理气孔密度显著低于 FW 处理, 可能是因为稳定性土壤水分条件下, 糜子叶片面积增大, 降低了单位面积气孔数。本研究中光合速率采用 LI-6400 便捷式光合仪

检测, 它实际反应的是 CO_2 的吸收量^[20], 由于作物的气孔导度是由气孔大小和气孔密度共同决定的^[21], 因此推测稳定性土壤水分条件下, 糜子通过调节叶片气孔大小和气孔密度增加叶片气孔导度, 从而吸收更多的 CO_2 , 最终表现为更高的净光合速率。

3.3 土壤水分时间变异性对糜子生理生化的影响

不同水分处理下, 糜子叶片和根中 MDA 量、SOD 活性和 CAT 量无明显差异, Pro 量和 POD 活性仅在 SW1 处理和 FW1 处理间差异显著(表 3)。作物在受到水分胁迫时, 最先受到伤害的是细胞膜, 膜系统的过氧化作用会导致细胞的衰老, MDA 量的变化说明了细胞膜脂质过氧化的强弱^[22]。SOD、POD 活性和 CAT 量的变化反映了作物对活性氧、自由基的清除能力^[10]。因此, 这些指标一定程度上可以反映作物遭受水分胁迫的程度, 本研究中上述指标在各处理间均无明显差异, 这说明在整个控水期间, 各处理糜子受到的水分胁迫的程度较小。事实上, 本研究中仅 FW2 处理在控水期间遭遇了数次短暂的轻度胁迫, 其余各处理土壤含水率均未达到胁迫水平。冯晓敏等^[17]研究表明, 只有在中度胁迫和重度胁迫下, 各糜子品种渗透调节物质和保护性酶活性才会显著提高。这也正是本研究中 MDA 量、SOD 活性和 CAT 量在不同土壤水分变化过程下无明显差异的主要原因。

对比不同处理糜子不同部位 ABA 量发现, SW1 处理糜子叶片 ABA 量显著高于 FW1 处理, 这与刘迪川等^[8]研究发现负压灌溉下油麦菜叶片 ABA 量显著低于人工浇灌的研究结果不同。ABA 作为胁迫激素, 在植物应对缺水胁迫中的生理作用已被充分证明, 但 Yoshida 等^[23]指出 ABA 的功能不仅体现在胁迫条件下, 在水分充足条件下 ABA 对植物的代谢和生长发育发挥着重要的作用: 在非水分胁迫条件下, ABA 通过适当调节气孔孔径、刺激组织导水性和促进木质部发育来维持植物生长。本研究中, SW1 处理与 FW1 处理土壤水分处理均未达到胁迫水平, 仅有土壤水分变化过程的不同。在稳定性土壤水分条件下, 糜子表现出了较高的气孔导度和较小的气孔密度, 据此推测: 稳定性土壤水分条件下糜子叶片 ABA 量更高, 并非水分胁迫的体现, 而是土壤水分变异激发了 ABA 发挥调节气孔等作用, 进而促进其光合作用, 最终作用于产量。

4 结论

1) 糜子对稳定性土壤水分和波动性土壤水分的响应不同, 与耗水量大的作物类似, 稳定性土壤水分条件显著促进了糜子拔节期生长发育, 提高了糜子拔节期光合效率和水分利用效率。

2) 稳定性土壤水分对糜子拔节期生长发育的促进作用可能并非通过抑制土壤水分胁迫实现, 而是通过促进 ABA 在叶片积累, 调节叶片气孔大小和气孔密度, 提高叶片气孔导度, 进而促进糜子光合作用和生长发育。

(作者声明本文无实际或潜在的利益冲突)

参考文献:

- [1] MUELLER N D, GERBER J S, JOHNSTON M, et al. Closing yield gaps through nutrient and water management[J]. *Nature*, 2012, 490(7 419): 254-257.
- [2] 龙怀玉, 武雪萍, 张淑香, 等. 作物主动汲水技术内涵与研究进展[J]. *农业工程学报*, 2020, 36(23): 139-152.
LONG Huaiyu, WU Xueping, ZHANG Shuxiang, et al. Connotation and research progress of crop initiate water drawing technology[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2020, 36(23): 139-152.
- [3] 周磊, 甘毅, 欧晓彬, 等. 作物缺水补偿节水的分子生理机制研究进展[J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19(1): 217-225.
ZHOU Lei, GAN Yi, OU Xiaobin, et al. Progress in molecular and physiological mechanisms of water-saving by compensation for water deficit of crop and how they relate to crop production[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(1): 217-225.
- [4] GOLLAN T, DAVIES W J, SCHURR U, et al. Control of gas exchange: Evidence for root-shoot communication on drying soil[J]. *Annales Des Sciences Forestières*, 1989, 46(Supplement): 393s-400s.
- [5] CHENG M H, WANG H D, FAN J L, et al. A global meta-analysis of yield and water use efficiency of crops, vegetables and fruits under full, deficit and alternate partial root-zone irrigation[J]. *Agricultural Water Management*, 2021, 248: 106 771.
- [6] YANG P G, BAI J J, YANG M, et al. Negative pressure irrigation for greenhouse crops in China: A review[J]. *Agricultural Water Management*, 2022, 264: 107 497.
- [7] 王转, 朱国龙, 龙怀玉, 等. 土壤水分时间变异对玉米生长及水分效率的影响[J]. *中国农业科技导报*, 2020, 22(11): 153-164.
WANG Zhuan, ZHU Guolong, LONG Huaiyu, et al. Effects of temporal variation of soil moisture on the growth and water use efficiency of maize[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020, 22(11): 153-164.
- [8] 刘迪川, 王转, 朱国龙, 等. 土壤水分时间变异对油麦菜水分利用效率的影响机制[J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(9): 1 673-1 684.
LIU Dichuan, WANG Zhuan, ZHU Guolong, et al. Mechanism of soil moisture temporal variance affecting water use efficiency of romaine lettuce (*Lactuca sativa* L. var. longifolia)[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(9): 1 673-1 684.
- [9] PANCHAL A, SINGH R K, PRASAD M. Recent advancements and future perspectives of foxtail millet genomics[J]. *Plant Growth Regulation*, 2023, 99(1): 11-23.
- [10] 冯晓敏. 不同黍稷品种耐旱性差异及生理生态特性研究[D]. 临汾: 山西师范大学, 2012.
FENG Xiaomin. Study on drought tolerance diversity and physiological characteristics of different prosoes[D]. Linfen: Shanxi Normal University, 2012.
- [11] ZHANG F P, SUSSMILCH F, NICHOLS D S, et al. Leaves, not roots or floral tissue, are the main site of rapid, external pressure-induced ABA biosynthesis in angiosperms[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(5): 1 261-1 267.
- [12] HILLEL D. Applications of soil physics[J]. *Engineering Geology*, 1980, 19(1): 70-71.

- [13] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 1990.
ZHANG Zhiliang. Experimental instruction of plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 1990.
- [14] ZHANG J L, JI J F, WANG P, et al. Molecular mechanism of negative pressure irrigation inhibiting root growth and improving water use efficiency in maize[J]. *Plant and Soil*, 2022, 472(1): 127-143.
- [15] 李迪, 龙怀玉, 王宁, 等. 连续负压供水对辣椒种植土壤速效养分及酶活性的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2018(4): 21-27.
LI Di, LONG Huaiyu, WANG Ning, et al. Effect of continuous negative pressure water supply on soil nutrients and soil bioactivities[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2018(4): 21-27.
- [16] 李生平, 武雪萍, 龙怀玉, 等. 负压水肥一体化灌溉对黄瓜产量和水、氮利用效率的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2017, 23(2): 416-426.
LI Shengping, WU Xueping, LONG Huaiyu, et al. Water and nitrogen use efficiencies of cucumber under negatively pressurized fertigation[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2017, 23(2): 416-426.
- [17] 冯晓敏, 张永清. 水分胁迫下不同耐旱性糜子叶片保护酶活性及膜脂过氧化特性[J]. *干旱地区农业研究*, 2019, 37(1): 200-207.
FENG Xiaomin, ZHANG Yongqing. Characteristics of protective enzyme activities and lipid peroxidation in broomcorn millet leaves under soil water stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019, 37(1): 200-207.
- [18] 周海燕. 毛乌素沙地主要作物糜子生理生态学特性的研究[J]. *作物学报*, 2001, 27(6): 908-914.
ZHOU Haiyan. Physiological and ecological characteristics of *Panicum miliaceum* L. in the Mo us sandy land[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(6): 908-914.
- [19] 王万里. 植物对水分胁迫的响应[J]. *植物生理学通讯*, 1981(5): 55-64.
- [20] 卢菊义次. 作物的光合作用与物质生产[M]. 北京: 科学出版社, 1979.
- [21] FRANKS P J, DRAKE P L, BEERLING D J. Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: An analysis using *Eucalyptus globulus*[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(12): 1 737-1 748.
- [22] 刘景辉, 赵海超, 任永峰, 等. 土壤水分胁迫对燕麦叶片渗透调节物质含量的影响[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(7): 1 432-1 436.
LIU Jinghui, ZHAO Haichao, REN Yongfeng, et al. Change of osmotica in oat leaf under soil moisture stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(7): 1 432-1 436.
- [23] YOSHIDA T, CHRISTMANN A, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, et al. Revisiting the basal role of ABA roles outside of stress[J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(7): 625-635.

Effect of Temporal Soil Water Fluctuation on Water Use Efficiency of Broomcorn Millet (*Panicum miliaceum* L.) at Jointing Stage

ZHANG Xin, LIU Dichuan, LONG Huaiyu*, XU Mengze, XU Aiguo, ZHANG Renlian

(State Key Laboratory of Efficient Utilization of Arid and Semi-arid Arable Land in Northern China Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: 【Objective】 Soil water in the field experiences spatiotemporal variation due to irrigation and rainfall events, but its impact on crop growth is unclear. Using millet as a model plant, this paper investigates the effect of temporal soil moisture fluctuation on its water use efficiency. 【Method】 Experiments were conducted in pots with two soil water treatments: keeping the soil water content stable (SW), or temporally fluctuating it (FW). The former was achieved by keeping the pressure of irrigation water negative (NPI), and the latter by manual irrigation. In both treatments, the average soil water content was kept at 24.94%~25.61% (W1) or 21.12%~22.60%. The changes in growth, photosynthesis, stomatal characteristics, biomass allocation and physiological traits of the millet were measured in each treatment. 【Result】 ① Keeping soil water content stable significantly promoted crop growth. 60 days after start of the experiment, keeping soil water content stable in the range of 24.94%~25.61% (SW1) increased plant height, stem diameter and leaf area by 33.0%, 13.04% and 127.36%, respectively, compared to FW1, while SW2 increased plant height, stem diameter and leaf area by 51.94%, 144.70% and 13.91%, respectively, compared to FW2. ② Compared to FW, SW increased photosynthesis, dry matter accumulation and water use efficiency. During the experimental period, the photosynthetic traits of the millet in SW were significantly higher than those in FW. ③ In addition, SW1 increased fresh biomass and water use efficiency by 222.45% and 200.00%, respectively, compared to FW1, while SW2 increased the fresh biomass and water use efficiency by 352.54% and 260.00%, respectively, compared to FW2. On average, SW increased length and width of leaf stomata while reducing leaf stomatal density. SW and FW treatments did not show significant influence on root malondialdehyde (MDA), root antioxidant enzymes (SOD, POD, CAT), leaf malondialdehyde (MDA), leaf proline (Pro), leaf superoxide dismutase (SOD) and leaf catalase (CAT) contents, but impacted root pro, leaf POD and leaf abscisic acid contents significantly. 【Conclusion】 The broomcorn millet responded differently to stable and fluctuating soil water content, with stable soil water content being more favorable to growth, photosynthesis and water use efficiency of the crop.

Key words: soil moisture temporal variance; broomcorn millet; water use efficiency

责任编辑: 白芳芳