

## 大气CO<sub>2</sub>浓度升高和干旱互作对谷子光合及抗旱生理特性的影响

刘亚静, 张东升, 李萍, 宗毓铮, 郝兴宇

引用本文:

刘亚静, 张东升, 李萍, 等. 大气CO<sub>2</sub>浓度升高和干旱互作对谷子光合及抗旱生理特性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(3): 500–508.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200528>

(向下翻页, 阅读全文)

---

### 您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

#### 大气CO<sub>2</sub>浓度增高对不同水稻品种稻米品质的影响

Effects of CO<sub>2</sub> concentration enrichment on the grain quality of different rice varieties

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(3): 509–519 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200558>

#### 基于FvCB模型的盐胁迫下紫花苜蓿幼苗光合特性的研究

Photosynthetic characteristics of alfalfa seedlings under salt stress based on FvCB model

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(3): 540–548 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200501>

#### 大气CO<sub>2</sub>浓度升高与氮肥互作对玉米光合特性及产量的影响

Effects of interaction between elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration and nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristic and yield of maize

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(2): 255–264 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190677>

#### 细菌性根腐病对三七光合特性的影响

Effects of bacterial root rot on photosynthetic characteristics in *Panax notoginseng*

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(11): 1739–1752 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200266>

#### 大气CO<sub>2</sub>浓度升高对谷子生长发育及玉米螟发生的影响

Effect of elevated [CO<sub>2</sub>] on growth and attack of Asian corn borers (*Ostrinia furnacalis*) in foxtail millet (*Setaria italica*)

中国生态农业学报. 2017, 25(1): 55–60 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.160687>

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.200528

刘亚静, 张东升, 李萍, 宗毓铮, 郝兴宇. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和干旱互作对谷子光合及抗旱生理特性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(3): 500-508

LIU Y J, ZHANG D S, LI P, ZONG Y Z, HAO X Y. Interactive effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought on photosynthetic and physiological indexes of foxtail millet[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2021, 29(3): 500-508

# 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和干旱互作对谷子光合及抗旱生理特性的影响\*

刘亚静, 张东升, 李萍, 宗毓铮, 郝兴宇\*\*

(山西农业大学农学院 太谷 030801)

**摘要:** 为明确谷子光合作用以及抗旱生理过程对高大气 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱交互作用的响应机制, 在开顶式气室中(OTC)开展大气 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱交互对谷子影响的研究。设置两个 CO<sub>2</sub> 浓度: 环境 CO<sub>2</sub> 浓度(400 μmol·mol<sup>-1</sup>)和高 CO<sub>2</sub> 浓度(600 μmol·mol<sup>-1</sup>); 两个水分处理: 正常水分(70%~80%田间持水量)和干旱(45%~55%田间持水量), 对高 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱互作下谷子光合气体交换参数、荧光动力学参数及抗旱相关生理指标的变化进行了研究。结果表明: 高 CO<sub>2</sub> 浓度可降低干旱条件下光合色素含量, 加剧孕穗期谷子气孔关闭, 减轻灌浆期干旱对谷子净光合速率的负效应并增加其水分利用效率。孕穗期高 CO<sub>2</sub> 处理使正常水分处理下谷子气孔导度下降 66.7%, 而干旱处理下减少 77.7%; 灌浆期高 CO<sub>2</sub> 使正常水分处理和干旱处理下谷子净光合速率分别增加 19.0%和 87.7%, 水分利用效率增加 37.1%和 39.2%。干旱处理显著降低谷子除非光化学淬灭系数(NPQ)以外所有荧光动力学参数值, 灌浆期高 CO<sub>2</sub> 能缓解该作用。高 CO<sub>2</sub> 处理显著减少纤维素含量和正常水分处理下过氧化物酶活性。干旱显著升高 POD 活性(高 CO<sub>2</sub> 浓度)及脯氨酸含量、可溶性总糖、淀粉含量(环境 CO<sub>2</sub> 浓度)和纤维素含量(高 CO<sub>2</sub> 浓度)。因此 CO<sub>2</sub> 浓度升高能够改善谷子的 PS II 光化学效率和提高抗氧化酶活性来增强谷子的抗旱性。

**关键词:** 干旱; 高大气 CO<sub>2</sub>; 光系统 II 效率; 抗逆性

中图分类号: S515

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



## Interactive effect of elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought on photosynthetic and physiological indexes of foxtail millet\*

LIU Yajing, ZHANG Dongsheng, LI Ping, ZONG Yuzheng, HAO Xingyu\*\*

(College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China)

**Abstract:** There is a lack of knowledge on the interactive effects of elevated atmospheric carbon dioxide (CO<sub>2</sub>) concentrations ([CO<sub>2</sub>]) and drought on the photosynthesis and physiological processes underlying foxtail millet drought resistance. An experiment was conducted in an open-top chamber with two CO<sub>2</sub> treatments, ambient [CO<sub>2</sub>] (CK, 400 μmol·mol<sup>-1</sup>) and elevated [CO<sub>2</sub>] (ECO<sub>2</sub>, 600 μmol·mol<sup>-1</sup>), and two water treatments, normal water (relative water content was 75%–85% soil capacity) and drought (relative water content was 35%–45% soil capacity). We quantified the interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and

\* 国家自然科学基金面上项目(31871517, 31971773)资助

\*\* 通信作者: 郝兴宇, 主要研究方向为农业气象及气候变化对农业的影响。E-mail: haoxingyu1976@126.com

刘亚静, 主要研究方向为植物生理生态与分子生物学。E-mail: 15735167985@163.com

收稿日期: 2020-07-01 接受日期: 2020-10-10

\* This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31871517, 31971773).

\*\* Corresponding author, E-mail: haoxingyu1976@126.com

Received Jul. 1, 2020; accepted Oct. 10, 2020

drought on the gas exchange parameters, fluorescence parameters, and drought-resistant physiological indicators in millet. The results showed that elevated CO<sub>2</sub> could reduce the content of photosynthetic pigment under drought conditions. Elevated [CO<sub>2</sub>] aggravated millet stomatal closure at the booting stage, alleviated the negative effects of drought on the net photosynthetic rate at the filling stage, and increased the water utilization efficiency. During the booting stage, elevated [CO<sub>2</sub>] resulted in a 66.7% reduction in stomatal conductance under normal water conditions and a 77.7% reduction under drought conditions. During the grouting period, under normal water conditions, elevated [CO<sub>2</sub>] led to a 19.0% increase in the grain net photosynthetic rate and a 37.1% increase in water use efficiency; under drought conditions, it led to an 87.7% increase in the grain net photosynthetic rate and a 39.2% increase in water use efficiency, respectively compared with that of ambient [CO<sub>2</sub>]. Drought significantly reduced all of the millet fluorescence kinetic parameters, except non-photochemical quenching (NPQ), and elevated [CO<sub>2</sub>] alleviated this effect in the grouting period. At the booting stage, ECO<sub>2</sub> and drought showed significant interactive effects on the intrinsic efficiency of photosystem II (PS II) ( $F_v/F_m'$ ), PS II photochemistry ( $\Phi_{PSII}$ ), and the highest photosynthetic electron transport (ETR) and photochemical quenching coefficient (qP). Elevated [CO<sub>2</sub>] significantly reduced the content of cellulose and activity of peroxidase (POD) under normal water conditions. POD activity (under ECO<sub>2</sub>), and contents of proline, soluble total sugar, starch content (under CK), and the cellulose content (under ECO<sub>2</sub>) were significantly increased under drought conditions. We conclude that elevated [CO<sub>2</sub>] can enhance the drought resistance of C<sub>4</sub> foxtail millet by improving the photochemical efficiency of photosystem II and the activity of antioxidant enzymes.

**Keywords:** Drought; Elevated CO<sub>2</sub> concentration; PS II efficiency; Stress resistance

大气中 CO<sub>2</sub> 浓度持续上升, 预计到 21 世纪中期将达到 550  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 到 21 世纪末将达到 700  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  (RCP4.5)<sup>[1]</sup>。极端天气事件(如: 干旱)于此同时发生。干旱严重影响了农业生产, 尤其对半干旱地区雨养农业造成威胁。对于 C<sub>3</sub> 作物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高所引发的“CO<sub>2</sub> 肥效”作用, 常常抑制光呼吸、促进光合生产、对生长发育过程产生一定影响, 进而提高作物生产力。而对于 C<sub>4</sub> 作物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度增大往往引发作物气孔导度减小, 进而减小作物蒸腾, 有利于提高作物水分利用效率<sup>[2-4]</sup>。干旱往往抑制作物光合生产、生长发育以及产量形成。研究发现大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高能减小干旱对作物(如: 小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)和大豆(*Glycine max*))生产所引发的不利影响<sup>[5-8]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高使得作物碳固定能力增强, 光呼吸强度降低, 从而提高了作物光合速率, 增加植物净同化率, 进而使根系生物量增多, 增强植物对养分的吸收能力, 进而增强其抗旱性<sup>[6-7]</sup>。

对于 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 作物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高的“肥效”作用对干旱胁迫下作物光合作用负效应的补偿机制不同。其中, 升高大气 CO<sub>2</sub> 浓度常常直接减轻干旱对 C<sub>3</sub> 作物光合速率的负效应<sup>[9-10]</sup>。武海霞等<sup>[9]</sup>研究发现, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高可以直接缓解轻度水分亏缺对冬小麦净光合速率造成的不利影响, 但随着水分胁迫的增强, 高 CO<sub>2</sub> 的“肥效”作用逐渐降低甚至完全消失。对于 C<sub>4</sub> 作物, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高常常并不能直接改善作物光合速率, 因为 C<sub>4</sub> 作物玉米在目前的大气 CO<sub>2</sub> 浓度下是饱和的<sup>[11]</sup>。但是, 升高的大气 CO<sub>2</sub> 浓度会引起 C<sub>4</sub> 植物玉米、高粱(*Sorghum*

*bicolor*)、甘蔗(*Saccharum officinarum*)及谷子(*Setaria italica*)等气孔导度的降低, 从而降低了蒸腾速率, 减少了叶片蒸腾量, 间接改善植物水分状态, 促进光合生产过程<sup>[3]</sup>。研究表明大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高会降低 C<sub>4</sub> 植物玉米和高粱的蒸腾速率, 减少其对土壤水分的需求量, 进而改善水分利用效率和减轻干旱的负效应<sup>[12]</sup>。Li 等<sup>[2]</sup>研究表明, 升高 CO<sub>2</sub> 浓度使谷子所有生育期净光合速率增加, 2014 年谷子气孔导度除孕穗期外均增加, 但 2015 年均减小。升高 CO<sub>2</sub> 浓度, 蒸腾速率变化与气孔导度相似, 水分利用率均增加。

干旱胁迫会降低作物光系统 II 的光化学效率, 影响作物体内活性氧自由基代谢和脂膜流动性。作物常常通过增加体内抗氧化酶活性(如: 过氧化物酶(POD))来清除活性氧<sup>[13]</sup>, 或者增加可溶性糖和氨基酸含量(如: 脯氨酸等)来调节细胞渗透势<sup>[14-15]</sup>, 进而达到应对干旱胁迫的目的。研究表明升高 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱的交互作用能够增加大豆抗氧化能力<sup>[8]</sup>, 增强其抗旱性。而其他研究发现升高 CO<sub>2</sub> 浓度并不能改善干旱下大豆 POD 酶活性<sup>[8]</sup>。关于干旱胁迫对 C<sub>4</sub> 植物的影响, 谷子会通过调整其形态发育及生理生化过程来适应干旱。干旱胁迫使灌浆期谷子净光合速率、气孔导度及蒸腾速率都出现极显著下降, 水分利用率得到极显著提高, 渗透调节物质可溶性糖和还原糖含量极显著增加<sup>[16]</sup>。干旱使糜子(*Panicum miliaceum*)孕穗期净光合速率、气孔导度及蒸腾速率出现极显著降低, 水分利用率显著升高。干旱使叶片可溶性糖含量极显著提高, 但 POD 活性无显著变化<sup>[17]</sup>。

谷子(*Setaria italica*)属禾本科(Gramineae)狗尾草属(*Setaria*)植物,是典型的 C<sub>4</sub> 植物,耐干旱、耐贫瘠、营养价值高、富含多种人体所需微量元素、适应性广,主要栽种在半干旱的雨养农业区,是我国主要的粮草兼用作物之一<sup>[18-20]</sup>。目前已有升高 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱分别对谷子影响的相关研究,但是升高 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱交互作用影响的研究多为 C<sub>3</sub> 作物,二者交互作用对谷子影响的研究还少有报道。另外,已有研究表明在正常水分供给条件下大气 CO<sub>2</sub> 升高能够提高谷子光合作用和水分利用效率<sup>[2,12]</sup>。目前我们仍不清楚升高 CO<sub>2</sub> 浓度是否能够进一步改善谷子的抗旱性,有必要明确谷子光合作用以及抗旱相关生理过程对高大气 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱互作的响应机制,为谷子应对气候变化提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地点及材料

试验于开顶式气候室内进行,该气候室位于山西省晋中市太谷区山西农业大学试验基地(37.42°N, 112.58°E)。气候室包括 2 个开顶气室,分别为对照环境 CO<sub>2</sub>+环境温度和升 CO<sub>2</sub>+环境温度 2 个处理,每个气室面积 4 m×8 m,高 3.2 m。供试谷子品种为‘原平小谷’,栽种在收纳箱(60 cm×40 cm×35 cm)内,箱底留 5 个排水孔。供试土壤类型为褐潮土, pH 为 8.5,有机质含量 12.3 g·kg<sup>-1</sup>,总氮含量 0.81 g·kg<sup>-1</sup>,总磷含量 0.69 g·kg<sup>-1</sup>,总钾含量 14.5 g·kg<sup>-1</sup>。土壤经充分过筛混匀后分装于收纳箱中,每箱土深 28 cm。每个气室种 8 箱,每箱种 10 穴,每穴播 3~5 粒种子,施尿素和磷酸二铵各 20 g·kg<sup>-1</sup>。出苗后,定苗为每穴 1 苗。2015 年 6 月 17 日播种,10 月 4 日收获,全生育期共 109 d。

### 1.2 试验设计

试验设置两个大气 CO<sub>2</sub> 浓度,分别为当前大气 CO<sub>2</sub> 浓度(CK, 400 μmol·mol<sup>-1</sup>)和高大气 CO<sub>2</sub> 浓度(ECO<sub>2</sub>, 600 μmol·mol<sup>-1</sup>),气室 CO<sub>2</sub> 浓度通过 CO<sub>2</sub> 控制系统(邯郸冀南新区盛炎电子科技有限公司研发)自动控制。两个土壤水分处理分别为干旱(45%~55%田间持水量,中度干旱胁迫)和正常水分(70%~80%田间持水量)<sup>[21]</sup>。分别于当前和高大气 CO<sub>2</sub> 浓度两个气室进行试验,两个气室各设 4 盆干旱处理谷子和 4 盆正常水分处理谷子,并排放置 4 行,每行各放置 1 盆干旱处理和 1 盆正常水分处理谷子。每日通过智能土壤墒情速测仪(SU-SW 型,北京盟创伟业科技有限公司,中国)监测每盆谷子土壤湿度。每日上午、

下午各测定 1 次,换算为田间持水量,使水分处理保持在设定范围。

### 1.3 试验方法

#### 1.3.1 气体交换参数测定

分别在谷子的孕穗期(播种后 50 d)和灌浆期(播种后 80 d)进行气体交换参数测定。每盆选取代表性植株 2 株,每处理选 8 株。每株选取完全展开的旗叶,用便携式光合仪(LI-COR 6400, Lincoln Neb, USA)在晴天上午 9:00—11:30 进行光合测定<sup>[22]</sup>,测定指标包括净光合速率( $P_N$ )、气孔导度( $g_s$ )和蒸腾速率( $E$ ),然后计算水分利用效率(WUE),计算公式为:

$$WUE = P_n / E \quad (1)$$

测定时使用内置红蓝 LED 光源,光量子通量密度(PPFD)设定为 1400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,叶室温度设定为 25 。

#### 1.3.2 叶绿素荧光参数测定

将便携式光合仪 LI-COR 6400 的叶夹更换为叶绿素荧光叶夹,分别在谷子孕穗期和灌浆期,每盆选取代表性植株 2 株,每处理选 8 株。每株选取旗叶测定叶绿素荧光参数。于晴天上午 8:00—12:00 测定光处理下样叶荧光参数并做好标记,然后将标记的样叶用锡箔纸包好,进行 20 min 左右暗处理,以保证叶片完全的暗适应,然后测定相应荧光参数。测定的荧光参数包括初始荧光( $F_o$ )、最大荧光( $F_m$ )、光下最小荧光( $F_o'$ )和光下最大荧光( $F_m'$ ),并计算实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )、电子传递效率(ETR)、光化学淬灭系数( $qP$ )、非光化学淬灭系数(NPQ)等叶绿素荧光参数,计算公式为:

$$\Phi_{PSII} = (F_m' \times F_s) / F_m \quad (2)$$

$$ETR = PPFD \times \Phi_{PSII} \times 0.85 \times 0.5 \quad (3)$$

$$qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o') \quad (4)$$

$$NPQ = F_m / F_m' - 1 \quad (5)$$

#### 1.3.3 叶片 POD 活性和光合色素、脯氨酸、糖类含量测定

在谷子孕穗期进行测定,每盆选取代表性植株 2 株,每处理共 8 株,每株取完全展开的旗叶。叶绿素用丙酮-乙醇-蒸馏水(4.5:4.5:1)的混合液提取,再用分光光度计(722N,上海仪电分析仪器有限公司,中国)分别在波长 645 nm、663 nm 和 652 nm 下测定吸光值,进行叶绿素含量(Chla 和 Chlb)及类胡萝卜素(Car)含量测定。用愈创木酚比色法测定 POD 活性,用酸性茚三酮比色法测定脯氨酸含量<sup>[23]</sup>,用 3,5-二硝基水杨酸法测定还原糖含量,蒽酮-硫酸法测定可溶性总糖含量、淀粉含量和纤维素含量<sup>[24-25]</sup>。

## 1.4 数据处理

数据整理、图表绘制用 Microsoft Excel, 使用 SPSS 21 进行 ANOVA 方差分析。采用最小极差法 (LSD) 在 0.05 的显著水平进行多重比较分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 CO<sub>2</sub> 浓度升高降低干旱条件下叶片光合色素含量

从图 1 可知, 孕穗期, CO<sub>2</sub> 浓度升高显著减少谷

子叶片类胡萝卜素(Car)含量, 干旱显著升高叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb) 和 Car 含量。二者交互作用下, Chla、Chlb 和 Car 含量相比单一干旱处理分别降低 44.94%、52.17% 和 46.15%, 说明 CO<sub>2</sub> 对干旱造成的光合色素增加有一定的缓解作用。CO<sub>2</sub> 浓度和干旱交互作用对 Chla 和 Chlb 含量影响极显著, 对 Car 含量影响显著。

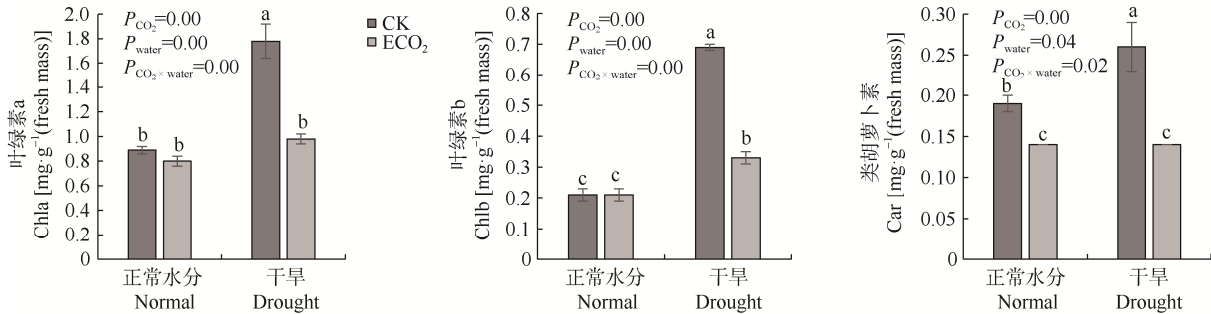


图 1 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和干旱对谷子孕穗期光合色素含量的影响

Fig. 1 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought on photosynthetic pigments contents of foxtail millet at booting stage

CK: 当前大气 CO<sub>2</sub> 浓度(400 μmol·mol<sup>-1</sup>); ECO<sub>2</sub>: 升高 CO<sub>2</sub> 浓度(600 μmol·mol<sup>-1</sup>). 不同小写字母表示差异达 P<5% 显著水平。CK: ambient CO<sub>2</sub> concentration (400 μmol·mol<sup>-1</sup>); ECO<sub>2</sub>: elevated CO<sub>2</sub> concentration (600 μmol·mol<sup>-1</sup>). Different lowercase letters indicate significant differences at P<5% level.

### 2.2 高 CO<sub>2</sub> 促进孕穗期谷子气孔关闭, 减轻灌浆期干旱对谷子净光合速率负效应并增加其水分利用率

CO<sub>2</sub> 浓度升高和干旱处理对净光合速率(P<sub>n</sub>)没有表现出明显的交互效应(图 2A)。在孕穗期, 干旱处理显著降低谷子 P<sub>n</sub>, ECO<sub>2</sub> 处理对谷子 P<sub>n</sub> 影响不显著; 在灌浆期, ECO<sub>2</sub> 处理显著增加了干旱处理条件下的 P<sub>n</sub>, 而干旱处理显著降低 P<sub>n</sub>, ECO<sub>2</sub> 处理减轻了干旱对谷子 P<sub>n</sub> 的负效应, 其中, ECO<sub>2</sub> 导致正常水分处理下谷子 P<sub>n</sub> 增加 19.0%, 干旱处理下谷子 P<sub>n</sub> 增加 87.7%。

CO<sub>2</sub> 浓度升高和水分处理显著影响谷子气孔导度(g<sub>s</sub>)和蒸腾速率(E), 但二者对 g<sub>s</sub> 和 E 的影响没有表现出明显的交互作用。在孕穗期, 干旱处理显著减少谷子的 g<sub>s</sub> 和 E; ECO<sub>2</sub> 处理导致正常水分处理下谷子 g<sub>s</sub> 减少 66.7%, 而干旱处理下减少 77.7%, 表明 ECO<sub>2</sub> 加剧了干旱处理下谷子气孔关闭。在灌浆期, ECO<sub>2</sub> 处理显著减少正常水分处理下谷子的 g<sub>s</sub> 和 E, 并没有影响干旱处理下 g<sub>s</sub> 和 E, 干旱处理显著减少谷子的 g<sub>s</sub> 和 E(图 2B 和 2C)。

CO<sub>2</sub> 浓度处理和水分处理及二者交互作用对水分利用率(WUE)的影响不显著。孕穗期, ECO<sub>2</sub> 显著降低了干旱条件下谷子的 WUE, 正常水分处理下影响不显著; 灌浆期, 正常水分条件下 ECO<sub>2</sub> 使谷子 WUE 增加 37.1%, 而干旱条件下 ECO<sub>2</sub> 使谷子 WUE 增加 39.2%, 表明相比正常水分处理, 高 CO<sub>2</sub> 浓度更

多地改善了干旱下谷子的 WUE(图 2D)。

### 2.3 干旱显著降低谷子叶片 PS II 光化学效率, 灌浆期高 CO<sub>2</sub> 缓解该作用

孕穗期, ECO<sub>2</sub> 显著减少了正常水分处理下谷子的光系统 II 实际光化学量子产量(Φ<sub>PSII</sub>)、表观电子传递效率(ETR)和光化学淬灭系数(qP), 而对干旱处理无显著影响(表 1)。ECO<sub>2</sub> 显著降低正常水分处理下光系统 II 有效光化学量子产量(F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>'), 而在干旱处理下则显著升高该值。没有显著影响光系统 II 最大光化学量子产量(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)和非光化学淬灭系数(NPQ)。但干旱处理显著降低谷子除 NPQ 以外所有荧光动力学参数值。ECO<sub>2</sub> 处理和水分处理对谷子 F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>'、Φ<sub>PSII</sub>、ETR 和 qP 表现出显著的交互效应。相比于正常水分处理下的 CK, ECO<sub>2</sub> 和干旱交互作用导致谷子的 F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>'、Φ<sub>PSII</sub>、ETR 和 qP 分别显著减少 13.9%、69.6%、68.7% 和 64.1%。

灌浆期, 干旱处理显著降低除 NPQ 外所有荧光参数值, 水分处理对所有荧光参数值影响极显著。干旱导致 CK 处理下谷子的 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>、F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>'、Φ<sub>PSII</sub>、ETR 和 qP 分别显著降低 6.8%、29.3%、56.5%、57.6% 和 39.3%, NPQ 显著升高 26.7%; ECO<sub>2</sub> 处理下谷子的 F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>'、Φ<sub>PSII</sub>、ETR 和 qP 分别显著降低 21.4%、42.1%、42.4% 和 26.1%, NPQ 显著升高 33.7%(P<0.05)。因此, 高 CO<sub>2</sub> 可缓解干旱对谷子光系统 II 光化学效率造成的不利影响(表 1)。

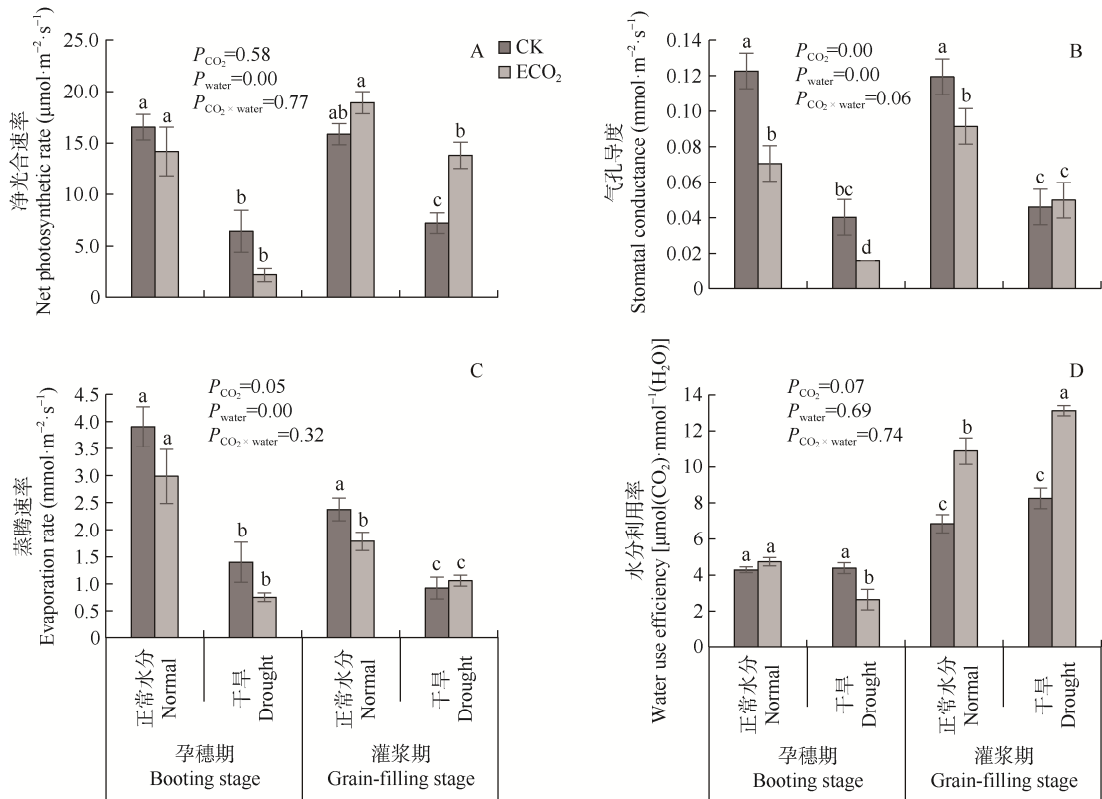


图 2 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高与干旱对谷子气体交换参数的影响

Fig. 2 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought on gas exchange parameters of foxtail millet

CK: 当前大气 CO<sub>2</sub> 浓度(400 μmol·mol<sup>-1</sup>); ECO<sub>2</sub>: 升高 CO<sub>2</sub> 浓度(600 μmol·mol<sup>-1</sup>)。不同小写字母表示同一生育期不同处理间差异达 P<5% 显著水平。CK: ambient CO<sub>2</sub> concentration (400 μmol·mol<sup>-1</sup>); ECO<sub>2</sub>: elevated CO<sub>2</sub> concentration (600 μmol·mol<sup>-1</sup>). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at the same growth stage at P<5% level.

表 1 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和干旱对谷子叶绿体荧光参数的影响

Table 1 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought on chloroplast fluorescence parameters of foxtail millet

生育期 Growth period	处理 Treatment		$F_v/F_m$	$F_v'/F_m'$	$\Phi_{PSII}$	ETR	$qP$	NPQ	
孕穗期 Booting stage	正常水分 Normal water	CK	0.75±0.01a	0.36±0.02a	0.23±0.02a	137.71±9.64a	0.64±0.03a	2.27±0.15b	
		ECO <sub>2</sub>	0.75±0.00ab	0.31±0.02b	0.13±0.01b	76.71±8.83b	0.41±0.04b	2.42±0.14b	
	干旱 Drought	CK	0.72±0.01b	0.27±0.01c	0.08±0.01c	47.16±3.52c	0.30±0.02c	2.71±0.24ab	
		ECO <sub>2</sub>	0.74±0.01ab	0.31±0.01b	0.07±0.01c	43.08±3.94c	0.23±0.02c	2.96±0.09a	
		P 值 P value	CO <sub>2</sub>	0.63	0.92	0.00	0.00	0.00	0.22
			Water	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		CO <sub>2</sub> ×Water	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.75	
灌浆期 Grain-filling stage	正常水分 Normal water	CK	0.73±0.01a	0.41±0.01a	0.23±0.01a	135.10±8.47a	0.56±0.03a	1.65±0.11c	
		ECO <sub>2</sub>	0.76±0.01a	0.42±0.01a	0.19±0.02a	114.98±11.54a	0.46±0.04b	1.63±0.09b	
	干旱 Drought	CK	0.68±0.02b	0.29±0.03b	0.10±0.01b	57.22±4.42b	0.34±0.02c	2.09±0.18ab	
		ECO <sub>2</sub>	0.71±0.01ab	0.33±0.01b	0.11±0.01b	66.25±3.00b	0.34±0.02c	2.18±0.25a	
		P 值 P value	CO <sub>2</sub>	0.05	0.13	0.47	0.47	0.07	0.84
			Water	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
		CO <sub>2</sub> ×Water	0.83	0.47	0.07	0.07	0.07	0.72	

CK: 当前大气 CO<sub>2</sub> 浓度(400 μmol·mol<sup>-1</sup>); ECO<sub>2</sub>: 升高 CO<sub>2</sub> 浓度(600 μmol·mol<sup>-1</sup>)。不同小写字母表示同一生育期不同处理间差异达 P<5% 显著水平。CK: ambient CO<sub>2</sub> concentration (400 μmol·mol<sup>-1</sup>); ECO<sub>2</sub>: elevated CO<sub>2</sub> concentration (600 μmol·mol<sup>-1</sup>). Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at the same growth stage at P<5% level.

2.4 干旱增加谷子叶片 POD 活性和脯氨酸、可溶性糖和淀粉含量, 高 CO<sub>2</sub> 浓度降低纤维素含量孕穗期, ECO<sub>2</sub> 处理没有显著影响谷子脯氨酸、

可溶性糖和淀粉含量, 显著减少纤维素含量和正常水分处理下 POD 活性。干旱极显著升高 POD 活性(ECO<sub>2</sub> 处理下)和脯氨酸、可溶性糖、淀粉(CK 处理



下)和纤维素含量(ECO<sub>2</sub> 处理下)。干旱使 ECO<sub>2</sub> 处理下 POD 活性和纤维素含量分别显著升高 70.8%和 20.7%，使脯氨酸含量在 CK 与 ECO<sub>2</sub> 处理下分别升

高 152.4%和 313.0%，使可溶性糖含量在 CK 与 ECO<sub>2</sub> 处理下分别升高 86.6%和 67.5%，使 CK 处理下淀粉含量显著升高 106.1%(图 3)。

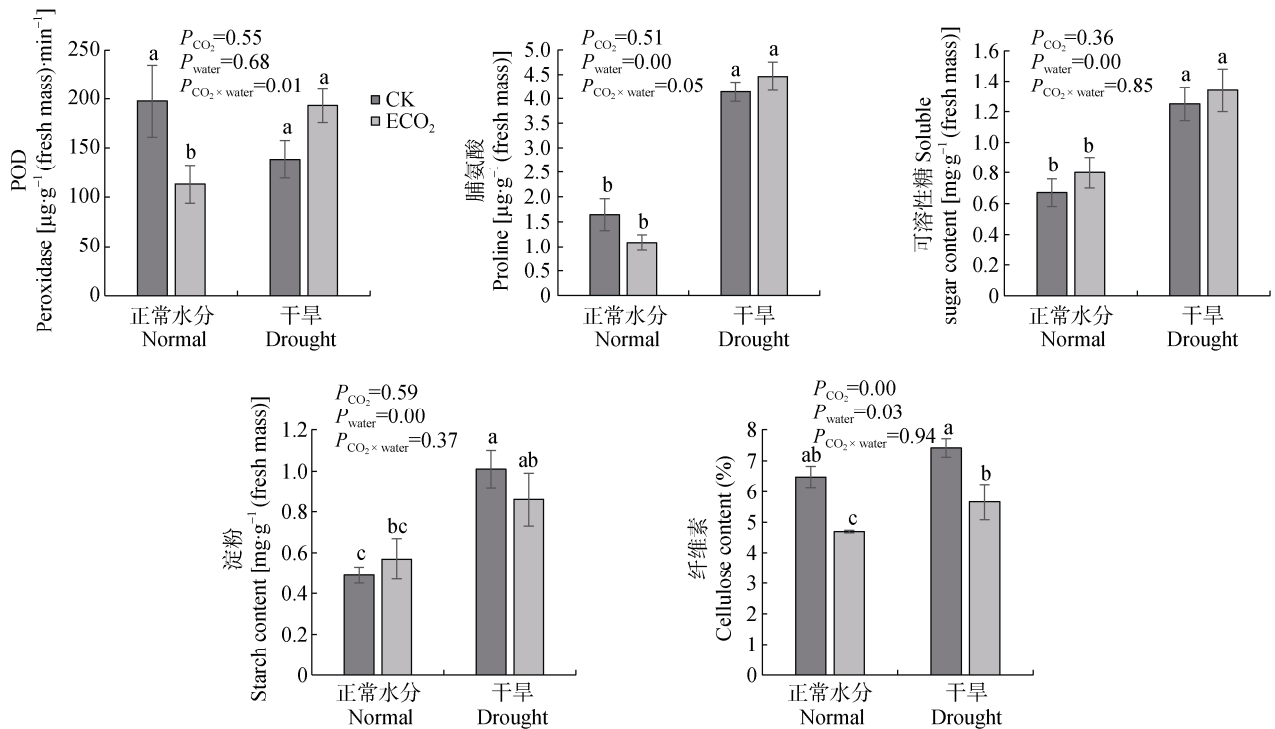


图 3 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高和干旱对孕穗期谷子 POD 活性及脯氨酸、可溶性糖、淀粉和纤维素含量的影响  
Fig. 3 Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and drought on POD activity and contents of proline, soluble sugar, starch and cellulose of foxtail millet at booting stage  
不同小写字母表示差异达  $P < 5\%$  显著水平。Different lowercase letters indicate significant differences at  $P < 5\%$  level.

### 3 讨论

有研究表明在正常水分供给条件下大气 CO<sub>2</sub> 升高能够提高谷子光合作用和水分利用效率<sup>[2,12]</sup>，但目前尚不清楚大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高是否能够进一步改善谷子的抗旱性。本研究表明大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高减少干旱条件下谷子叶片光合色素含量，促进孕穗期谷子气孔关闭，减轻灌浆期干旱对谷子净光合速率负效应并增加其水分利用率。干旱处理显著降低谷子除 NPQ 以外所有荧光动力学参数值，灌浆期升高 CO<sub>2</sub> 可以缓解该作用。CO<sub>2</sub> 浓度升高可通过改善谷子的 PS II 光化学效率和提高抗氧化酶活性来增强谷子的抗旱性。

植物叶片中的光合色素是一类含氮化合物。本研究中，干旱处理显著升高 3 种光合色素含量，但在干旱和 CO<sub>2</sub> 浓度升高交互作用下，3 种色素增加程度明显缓解。近年来，大量研究表明 CO<sub>2</sub> 浓度升高会导致植物氮含量下降，进而导致植物叶片光合色素含量下降<sup>[26]</sup>。刘济明等<sup>[27]</sup>研究表明，随干旱处理时间的延长，米槁(*Cinnamomum migao*)叶绿素 a 含

量呈上升趋势，重度干旱时其值达最高，叶绿素 b 呈现先升高后下降的趋势，类胡萝卜素呈现缓慢升高趋势，这与本研究结果一致。干旱条件下，光合色素含量增加，可能是由于植物为了抵御干旱造成的损伤而采取的措施，通过增加光合色素含量来捕获更多光能<sup>[27]</sup>。同时，正常水分处理下，高 CO<sub>2</sub> 浓度对光合色素含量无显著影响(孕穗期)，这与谷子孕穗期净光合速率结果完全一致。

CO<sub>2</sub> 浓度升高常常导致 C<sub>4</sub> 作物(如：玉米和高粱)气孔减少，从而减少蒸腾，改善作物或者土壤水分状况，最终缓解干旱胁迫。本研究中，在灌浆期，CO<sub>2</sub> 浓度升高对干旱处理下谷子气孔和蒸腾的改变没有影响，却明显减轻了干旱对净光合速率的负效应。主要原因是相比于正常水分处理，CO<sub>2</sub> 浓度升高导致干旱处理下谷子的光系统 II 光化学效率进一步改善，从而对净光合速率产生了影响。该结果与大豆的研究结果较一致<sup>[8]</sup>。在孕穗期，CO<sub>2</sub> 浓度升高并没有显著增加净光合速率，可能是由于 CO<sub>2</sub> 浓度升高加剧了气孔关闭(图 2B)。这

也暗示着孕穗期谷子的光合作用更像  $C_3$  作物<sup>[2]</sup>。干旱下高  $CO_2$  浓度常常促进  $C_4$  作物(如玉米和高粱)水分利用效率的进一步改善<sup>[28]</sup>, 这与本研究结果较一致。在当前研究中,  $CO_2$  浓度升高显著增加干旱条件下谷子的水分利用效率, 与净光合速率变化密切相关。

叶绿素荧光参数变化可以反映植物叶绿体 PS I 和 PS II(主要是 PS II)的光能吸收利用、传递及耗散过程<sup>[29]</sup>。本研究中, 灌浆期升高  $CO_2$ ,  $F_v'/F_m'$  与  $F_v/F_m$  变化趋势一致, 均有不同程度增加, 其原因可能是升高  $CO_2$  浓度提高了谷子的光能利用效率, 促进了光系统中光合色素对光能的捕获率, 同时减弱了干旱胁迫对植株的损伤。孕穗期  $\Phi_{PSII}$ 、ETR 和  $qP$  变化一致, 升高  $CO_2$  浓度和水分胁迫下均表现为下降, 而 NPQ 则表现上升。表明在高  $CO_2$  浓度或者水分胁迫条件下, 谷子 PS II 反应中心开放程度减小, 同时开启了保护机制, 以减少胁迫对其损伤。灌浆期  $\Phi_{PSII}$ 、ETR 和  $qP$  的变化基本与孕穗期一致, 但  $CO_2$  对其影响不显著, 且胁迫程度也有所减轻, 水分胁迫成为限制谷子生长的主要因素。可能是谷子已经对高  $CO_2$  环境产生了适应, 但干旱依然是其胁迫因素。

正常水分处理下,  $CO_2$  浓度升高使 POD 活性显著降低, 而在干旱处理下,  $CO_2$  浓度升高使其有升高趋势, 并且  $CO_2$  与水分交互作用对 POD 活性影响极显著。这表明在干旱条件下,  $CO_2$  浓度升高可能会增加叶片活性氧清除, 从而减轻叶片细胞损伤。李清明等<sup>[30]</sup>对黄瓜(*Cucumis sativus*)叶片抗氧化酶活性研究表明, 干旱条件下, 高  $CO_2$  可以增加多种抗氧化酶活性。本研究中, 升高  $CO_2$  和干旱均使可溶性糖含量和淀粉含量上升。 $CO_2$  升高会提高谷子光合作用, 促进有机物合成, 从而提高谷子叶片可溶性糖和淀粉含量<sup>[16,31]</sup>。而干旱使植物体遭受胁迫, 植物通过提高可溶性糖等渗透调节物质, 减轻胁迫对植物体的伤害<sup>[16]</sup>。

本研究只测定了谷子部分生育期气体交换参数、叶绿体荧光参数及抗旱生理特性相关指标, 今后有待开展更深入的研究, 以明确谷子对高  $CO_2$  和干旱互作的响应机制。

#### 4 结论

$CO_2$  浓度升高能够减轻干旱对 PS II 光化学效率(如:  $F_v'/F_m'$ ,  $\Phi_{PSII}$ , ETR)的负效应, 从而减轻干旱对净光合速率的不利影响, 最终提高谷子的水分利用效率, 且高  $CO_2$  浓度可以增加过氧化物酶活性, 增

强活性氧的清除, 从而达到保护叶片的作用。因此, 高  $CO_2$  浓度能够通过改善谷子的光系统 II 光化学效率和提高抗氧化酶活性来增强谷子的抗旱性。这些结果将为应对气候变化的谷子适应性策略(如: 育种)提供指导性意见。

#### 参考文献 References

- [1] GRAY V. Climate change 2007: The physical science basis summary for policymakers[J]. Energy & Environment, 2007, 18(3/4): 433-440
- [2] LI P, LI B Y, SENEWEERA S, et al. Photosynthesis and yield response to elevated  $CO_2$ ,  $C_4$  plant foxtail millet behaves similarly to  $C_3$  species[J]. Plant Science, 2019, 285: 239-247
- [3] 曾长立, 王晓明, 张福锁, 等. 浅析  $C_3$  植物和  $C_4$  植物对大气中  $CO_2$  浓度升高条件下的反应[J]. 江汉大学学报, 2001, 18(3): 6-14  
ZENG C L, WANG X M, ZHANG F S, et al. Some views on the responses of  $C_3$  plant and  $C_4$  plant to the atmospheric concentration of  $CO_2$  elevated[J]. Journal of Jiangnan University, 2001, 18(3): 6-14
- [4] 郝兴宇, 李萍, 林而达, 等. 大气  $CO_2$  浓度升高对谷子生长发育与光合生理的影响[J]. 核农学报, 2010, 24(3): 589-593  
HAO X Y, LI P, LIN E D, et al. Effects of air  $CO_2$  enrichment on growth and photosynthetic physiology of millet[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2010, 24(3): 589-593
- [5] 王美玉, 赵天宏, 张巍巍, 等.  $CO_2$  浓度升高与温度、干旱相互作用对植物生理生态过程的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2007, 25(2): 99-103  
WANG M Y, ZHAO T H, ZHANG W W, et al. Effects of interactions between elevated  $CO_2$  concentration and temperature, drought on physio-ecological processes of plants[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2007, 25(2): 99-103
- [6] 姜帅, 居辉, 吕小溪, 等.  $CO_2$  浓度升高与水分互作对冬小麦生长发育的影响[J]. 中国农业气象, 2013, 34(4): 403-409  
JIANG S, JU H, LV X X, et al. Interactive effects of elevated carbon dioxide and water on the growth and development of winter wheat[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2013, 34(4): 403-409
- [7] 廖建雄, 王根轩. 干旱、 $CO_2$  和温度升高对春小麦光合、蒸腾及水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(5): 547-550  
LIAO J X, WANG G X. Effects of drought,  $CO_2$  concentration and temperature increasing on photosynthesis rate, evapotranspiration, and water use efficiency of spring wheat[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(5): 547-550
- [8] WANG A P, LAM S K, HAO X Y, et al. Elevated  $CO_2$  reduces the adverse effects of drought stress on a high-yielding soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) cultivar by increasing water use efficiency[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 132: 660-665
- [9] 武海霞, 郭丽丽, 郝立华, 等. 水分和  $CO_2$  浓度对冬小麦气孔特征、气体交换参数和生物量的影响[J]. 作物学报, 2018,



- 44(10): 1570–1576  
WU H X, GUO L L, HAO L H, et al. Effects of water and CO<sub>2</sub> concentration on stomatal traits, leaf gas exchange, and biomass of winter wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(10): 1570–1576
- [10] 王修兰, 徐师华, 梁红. CO<sub>2</sub> 浓度增加对 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 作物生育和产量影响的实验研究[J]. *中国农业科学*, 1998, 31(1): 56–62  
WANG X L, XU S H, LIANG H. The experimental study of the effects of CO<sub>2</sub> concentration enrichment on growth, development and yield of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> crops[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1998, 31(1): 56–62
- [11] QIAO Y F, MIAO S J, LI Q, et al. Elevated CO<sub>2</sub> and temperature increase grain oil concentration but their impacts on grain yield differ between soybean and maize grown in a temperate region[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 666: 405–413
- [12] HAO X Y, LI P, LI H Y, et al. Elevated CO<sub>2</sub> increased photosynthesis and yield without decreasing stomatal conductance in broomcorn millet[J]. *Photosynthetica*, 2017, 55(1): 176–183
- [13] 刘敏轩, 张婷, 师志刚, 等. 干旱胁迫对冀谷 34 幼苗生理特性的影响[J]. *河北农业科学*, 2018, 22(2): 6–11  
LIU M X, ZHANG T, SHI Z G, et al. Effect of drought stress on physiological characteristics of foxtail millet variety Jigu 34[J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2018, 22(2): 6–11
- [14] BENCZE S, BAMBERGER Z, JANDA T, et al. Physiological response of wheat varieties to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and low water supply levels[J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(1): 71–82
- [15] 张文, 智慧, 柳斌辉, 等. 谷子孕穗期一些生理性状与品种抗旱性的关系[J]. *华北农学报*, 2011, 26(3): 128–133  
ZHANG W, ZHI H, LIU B H, et al. Relationship between drought tolerance ability and some physiological characteristics of foxtail millet at booting stage[J]. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 2011, 26(3): 128–133
- [16] 袁蕊, 郝兴宇, 胡晓雪, 等. 干旱对谷子灌浆期光合生理及生长发育的影响[J]. *山西农业大学学报: 自然科学版*, 2017, 37(6): 396–401  
YUAN R, HAO X Y, HU X X, et al. Effects of drought on photosynthetic physiology and growth of millet during grain filling[J]. *Journal of Shanxi Agricultural University: Natural Science Edition*, 2017, 37(6): 396–401
- [17] 刘紫娟, 李萍, 宗毓铮, 等. 干旱胁迫对糜子生理及产量的影响[J]. *山西农业科学*, 2016, 44(9): 1279–1283  
LIU Z J, LI P, ZONG Y Z, et al. Effects of drought on physiology and yield in broomcorn millet[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2016, 44(9): 1279–1283
- [18] 李红英, 程鸿燕, 郭昱, 等. 谷子抗旱机制研究进展[J]. *山西农业大学学报: 自然科学版*, 2018, 38(1): 6–10  
LI H Y, CHENG H Y, GUO Y, et al. Progress in the mechanisms of drought tolerance in foxtail millet[J]. *Journal of Shanxi Agricultural University: Natural Science Edition*, 2018, 38(1): 6–10
- [19] 刘紫娟, 李萍, 宗毓铮, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对谷子生长发育及玉米螟发生的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2017, 25(1): 55–60  
LIU Z J, LI P, ZONG Y Z, et al. Effect of elevated [CO<sub>2</sub>] on growth and attack of Asian corn borers (*Ostrinia furnacalis*) in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(1): 55–60
- [20] 严加坤, 吴晓红, 赵旭阳. 不同年代谷子品种响应干旱胁迫的生理机制[J]. *陕西农业科学*, 2018, 64(12): 64–69  
YAN J K, WU X H, ZHAO X Y. Physiological mechanism of millet varieties in different ages in response to drought stress[J]. *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences*, 2018, 64(12): 64–69
- [21] 贾斯淳, 王娜, 郝兴宇, 等. 不同干旱胁迫处理对大豆品种生长及逆境生理的影响[J]. *华北农学报*, 2019, 34(5): 137–144  
JIA S C, WANG N, HAO X Y, et al. Effects of different drought stresses on growth and physiological properties of soybean[J]. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 2019, 34(5): 137–144
- [22] 陈芬, 余高, 陈容, 等. 减磷施肥有机肥对辣椒生长及光合荧光特性的影响[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2021, (7): 1–12  
CHEN F, YU G, CHEN R, et al. Effects of reduced application of chemical phosphorus combined with organic fertilizer on growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Capsicums annuum* L. [J]. *Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition*, 2021, (7): 1–12
- [23] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 164–165, 260–261  
LI H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164–165, 260–261
- [24] 李强, 唐微, 石园园, 等. 蒽酮-硫酸法和 3,5-二硝基水杨酸法测定杜仲水提液多糖含量[J]. *食品工业科技*, 2010, 31(10): 370–371  
LI Q, TANG W, SHI Y Y, et al. Determination of polysaccharide in water extraction from *Eucommia ulmoides* Oliver by 3,5-dinitrosalicylic acid (DNS) method and anthrone-sulfuric method[J]. *Science and Technology of Food Industry*, 2010, 31(10): 370–371
- [25] 邱献镔, 刘宪虎, 许明子, 等. 水稻大粒种质淀粉积累特性研究[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(13): 6668–6672  
QIU X K, LIU X H, XU M Z, et al. Study on starch accumulation characteristics on large seed of rice[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(13): 6668–6672
- [26] 宝俐, 董金龙, 李汛, 等. CO<sub>2</sub> 浓度升高和氮素供应对黄芩叶片光合色素的影响[J]. *土壤*, 2016, 48(4): 653–660  
BAO L, DONG J L, LI X, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub>, N concentration and N forms on photosynthetic pigments concentration and composition[J]. *Soils*, 2016, 48(4): 653–660
- [27] 刘济明, 李佳, 文爱华, 等. 米槁幼苗光合色素与光合特征对干旱胁迫的响应[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(9): 171–174  
LIU J M, LI J, WEN A H, et al. Responses of photosynthetic pigment and photosynthetic characteristics of *Cinnamomum*

- migao* to drought stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(9): 171–174
- [28] ALLEN JR L H, KAKANI V G, VU J C V, et al. Elevated CO<sub>2</sub> increases water use efficiency by sustaining photosynthesis of water-limited maize and sorghum[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(16): 1909–1918
- [29] 王兰兰, 李琦, 宋晓卉, 等. 环境条件对植物叶绿素荧光参数影响研究进展[J]. 沈阳师范大学学报: 自然科学版, 2019, 37(4): 362–367
- WANG L L, LI Q, SONG X H, et al. Effects of environmental conditions on chlorophyll fluorescence parameters of plants[J]. Journal of Shenyang Normal University: Natural Science Edition, 2019, 37(4): 362–367
- [30] 李清明, 刘彬彬, 艾希珍. CO<sub>2</sub> 浓度倍增对干旱胁迫下黄瓜幼苗膜脂过氧化及抗氧化系统的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(22): 6063–6071
- LI Q M, LIU B B, AI X Z. Effects of doubled CO<sub>2</sub> concentration on lipid peroxidation and antioxidant system of cucumber seedlings under drought stresses[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(22): 6063–6071
- [31] VIJAYALAKSHMI T, VARALAXMI Y, JAINENDER S, et al. Physiological and biochemical basis of water-deficit stress tolerance in pearl millet hybrid and parents[J]. American Journal of Plant Sciences, 2012, 3(12): 1730–1740