

谷子苗期对不同干旱胁迫的生理响应

赵绍兴^{1,3}, 赵玲¹, 张皓珊¹, 李琳¹, 张婷¹, 周宏¹,
刘佳欣¹, 师志刚¹, 程汝宏¹, 王根平¹, 姚磊²

(1. 河北省农林科学院 谷子研究所/农业农村部特色杂粮遗传改良与利用重点实验室(部省共建)/河北省杂粮研究实验室, 河北石家庄 050000; 2. 北京市农林科学院 农业生物技术研究中心, 北京 100097; 3. 山西农业大学 农学院, 山西 晋中 030801)

摘要: 采用聚乙二醇(Polyethylene glycol, PEG)溶液模拟干旱环境, 对谷子种质资源进行室内萌发期抗旱性鉴定评价, 旨在筛选出具有抗旱特性的优质品种。以冀谷 37 和冀谷 38 抗逆谷子品种为试验材料, 并以华北夏谷区域广适性品种豫谷 18 作为对照, 采用不同浓度 PEG 对其进行干旱胁迫处理, 并对处理 7 d 后幼叶的丙二醛、甜菜碱、游离脯氨酸、叶绿素含量以及超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性进行检测。结果表明, 与对照品种豫谷 18 相比, 冀谷 37 和冀谷 38 在中度和重度干旱胁迫(12% PEG、18% PEG)下丙二醛含量显著降低; 冀谷 38 在中度和重度干旱胁迫下渗透调节物质游离脯氨酸含量显著增加, 冀谷 37 和冀谷 38 甜菜碱含量均显著增加; 冀谷 38 SOD 活性显著增强, 但冀谷 37 仅在轻度和重度干旱胁迫(6% PEG、18% PEG) SOD 活性高于豫谷 18; 冀谷 37 和冀谷 38 的 POD 活性在重度干旱胁迫下显著降低; 冀谷 38 叶绿素含量均显著增加, 但冀谷 37 仅在轻度和中度胁迫(6% PEG、12% PEG)下叶绿素含量显著增加。综上, 冀谷 37 和冀谷 38 在幼苗期具有较强的耐旱能力, 耐旱性优于对照品种豫谷 18, 且冀谷 38 抗旱能力强于冀谷 37。

关键词: 谷子; 苗期; 聚乙二醇; 干旱胁迫; 生理指标

中图分类号: S515

文献标识码: A

文章编号: 1002-2481(2024)05-0018-06

Physiological Responses of Foxtail Millet to Different Drought Stress at Seedling Stage

ZHAO Shaoxing^{1,3}, ZHAO Ling¹, ZHANG Haoshan¹, LI Lin¹, ZHANG Ting¹, ZHOU Hong¹,
LIU Jiaxin¹, SHI Zhigang¹, CHENG Ruhong¹, WANG Genping¹, YAO Lei²

(1. Institute of Millet Crops, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences/Key Laboratory of Genetic Improvement and Utilization for Featured Coarse Cereals(Co-construction by Ministry and Province), Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Key Laboratory of Minor Cereal Crops of Hebei Province, Shijiazhuang 050000, China;
2. Beijing Agro-Biotechnology Research Center, Beijing Academy of Agriculture and Forestry, Beijing 100097, China;
3. College of Agriculture, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, China)

Abstract: Polyethylene glycol(PEG) solution was used to simulate drought conditions for the identification and evaluation of drought resistance of foxtail millet germplasm resources during the indoor germination stage. This process aimed to screen for high-quality cultivars with drought resistance. In this experiment, two drought-resistant foxtail millet cultivars, Jigu 37 and Jigu 38, were utilized as the tested materials, and Yugu 18, a widely adaptable cultivar in the north China summer foxtail millet region, was taken as the control. Different concentrations of PEG were used to impose drought stress, and after 7 days of stress, the contents of chlorophyll(Chl), betaine, free proline(Pro), malondialdehyde(MDA), and the activities of superoxide dismutase(SOD) and peroxidase(POD) in the young leaves were measured. The results indicated that, compared to the control cultivar Yugu 18, Jigu 37 and Jigu 38 exhibited significantly reduced malondialdehyde content under moderate and severe drought stress (12% and 18% PEG), Jigu 38 had significant increase in osmotic regulation substance, free proline, content under moderate and severe drought stress, both Jigu 37 and Jigu 38 had significant increase in betaine content. Jigu 38 possessed significantly enhanced SOD activity, but the SOD activity of Jigu 37 was only significantly higher than that of Yugu 18 under mild and severe drought stress(6% and 18% PEG). The POD activity of Jigu 37 and Jigu 38 was significantly reduced under severe drought

收稿日期: 2024-02-06

基金项目: 河北省农林科学院基本科研业务费(HBNKY-BGZ-02); 河北现代种业科技创新专项(21326302D); 国家谷子高粱产业技术体系(CARS-06-14.5); 北京市粮食作物创新团队(BAIC02-2023); 河北省自然科学基金项目(C2019407089)

作者简介: 赵绍兴(1998-), 男, 四川广元人, 在读硕士, 研究方向: 作物遗传育种。赵绍兴、赵玲为同等贡献作者。

通信作者: 王根平(1983-), 男, 山西吕梁人, 研究员, 博士, 主要从事谷子遗传育种研究工作。

stress. Jigu 38 exhibited significantly enhanced chlorophyll content, while, Jigu 37 only exhibited significantly enhanced chlorophyll content under mild and moderate drought stress(6% and 12% PEG). Comprehensive analysis of multiple physiological indexes showed that Jigu 37 and Jigu 38 had stronger drought resistance at the seedling stage, they were superior to Yugu 18 on drought resistance, and the drought resistance of Jigu 38 was better than that of Jigu 37.

Key words: foxtail millet(*Setaria italica* L.); seedling stage; polyethylene glycol(PEG); drought stress; physiological index

非生物胁迫是影响作物生长发育和产量的因素之一。干旱作为一种常见的非生物胁迫,能够显著影响作物的生长发育和产量。植物为了适应干旱环境,进化出了多种耐旱机制,探究植物耐旱机理,对于指导作物品种改良和育种具有重要意义^[1]。作物的干旱胁迫响应网络十分复杂,涉及多个生理生化反应。因此,阐述作物的耐旱机理需要综合考虑多个生理指标的变化规律。例如,细胞内通常会积累大量的脯氨酸、甜菜碱等渗透调节物质和过氧化物酶、超氧化物歧化酶等蛋白酶,以通过清除活性氧和调节细胞渗透势来维持叶片水分,提高耐旱能力^[2]。石有太等^[3]分析了不同灌溉条件下白棉、棕棉和绿棉品种花铃期的生理指标,表明干旱可增加这些穗花品种丙二醛、脯氨酸含量,提高POD、CAT活性,而且叶绿素含量、可溶性蛋白含量等存在品种差异性^[3]。朱小慧等^[4]对6个甘蓝型油菜干旱胁迫下的生理指标进行检测,Pro、MDA、CAT、POD、SOD等指标均有变化。郑世英等^[5]研究了不同干旱胁迫条件下马铃薯双丰四号苗期的生理指标及抗氧化酶活性的变化,发现干旱可增加细胞膜透性和Pro含量,低强度干旱胁迫能提高SOD、CAT、POD活性并降低了MDA含量。综合分析不同的生理指标,多方面阐明作物的耐旱生理机制,为优质作物种质资源的筛选和培育提供材料。

谷子作为我国传统的粮食作物^[6],具有较高的水分利用效率,在干旱和半干旱地区具有良好的适应性,是一种具有独特价值的作物耐旱种质资源^[1]。然而,干旱依然是制约谷子优质高产的重要因素,不同品种间存在明显的耐旱差异。深入探索谷子耐旱的机制,对于提高其他C4作物的耐旱能力具有重要的参考价值^[7]。崔兴国等^[8]对谷子品种03-992、安07-4585、冀谷31、200131、济0515、206058、郑-06、衡谷10号、济0531、豫谷1号进行干旱胁迫的生理指标分析,鉴定出强抗旱品种2个、较抗旱品种5个、弱抗旱品种2个、不抗旱品种1个。张犇等^[7]利用PEG模拟干旱胁迫,发现5个不同地区的谷子品种抗旱性由弱到强分别是陇谷16、晋谷21、冀谷39、大同40、济谷22^[9]。作为北方地区、河北主

推品种冀谷37,冀谷38的干旱耐受性研究还未见报道。本研究以谷子品种冀谷37、冀谷38、豫谷18为材料,研究了不同程度干旱胁迫时谷子生理特性的变化,分析了不同品种在干旱胁迫时生理响应机制的差异,旨在为揭示谷子耐旱机制及选育耐旱新品种提供一定理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于2019年8月在河北省农林科学院谷子研究所谷子育种实验室进行。以冀谷37和冀谷38等2个谷子抗逆品种为试验材料,并以华北夏谷区域广适性品种豫谷18作为对照^[10]。

1.2 试验设计

选取籽粒饱满、无病虫、大小接近的谷子种子播种于含有营养土的花盆(直径33 cm,高30 cm)中,置于光照(28℃)12 h/黑暗(22℃)12 h,湿度55% Rh人工气候室中正常生长2周左右,到二叶期,然后用不同浓度PEG6000进行干旱胁迫处理7 d。PEG6000浓度选设0(CK)、6%、12%、18%处理,每个浓度处理幼苗15株,重复3次。

1.3 生理指标测定

选取干旱7 d后的植株叶片,检测生理指标。SOD活性、POD活性分别采用核黄素-NBT还原法和愈创木酚还原法测定,MDA含量采用硫代巴比妥酸比色法测定,脯氨酸含量采用茚三酮显色法测定,甜菜碱含量采用化学比色法测定,叶绿素含量采用丙酮浸提法测定。

1.4 数据处理

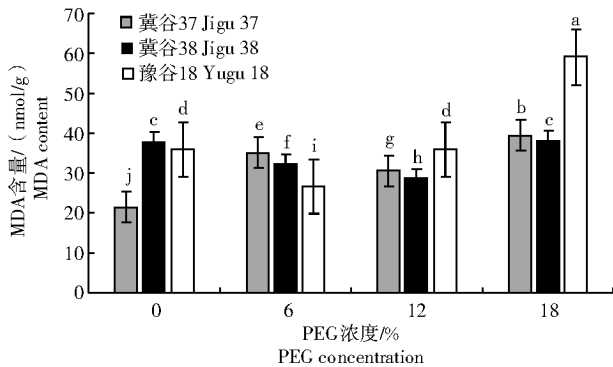
数据整理和计算采用Microsoft Excel软件进行。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对冀谷37、38叶片MDA含量的影响

MDA是细胞膜脂过氧化作用分解的重要产物,其含量的高低能反映细胞膜受损或结构破坏程度^[11-12]。图1显示了不同浓度的PEG胁迫对3个谷子品种叶片MDA含量的影响。随干旱胁迫的加剧,豫谷18的MDA含量呈现总体升高趋势,而冀

谷 37 和冀谷 38 的 MDA 含量变化趋势不明显。这说明豫谷 18 的细胞膜受损程度严重,并随 PEG 浓度升高而加剧,而其他 2 个品种的细胞膜受损程度相对较弱。在 6% PEG 胁迫下,冀谷 37 和冀谷 38 的 MDA 含量显著高于豫谷 18 ($P < 0.05$);而在 12% PEG 和 18% PEG 胁迫下,冀谷 37 和冀谷 38 的 MDA 含量均显著低于豫谷 18 ($P < 0.05$)。说明在中、重度胁迫下,冀谷 37 和冀谷 38 表现出较强的抗旱能力 ($P < 0.05$)。



不同小写字母表示不同处理下在 $P < 0.05$ 水平下差异显著。下图同
Different small letters indicated significant difference at $P < 0.05$ level among different treatments. The same as below

图 1 不同程度干旱胁迫下冀谷 37、冀谷 38 和豫谷 18 幼苗叶片 MDA 含量分析

Fig.1 Analysis of MDA content in seedling leaves of Jigu 37, Jigu 38, and Yugu 18 under different drought stress

2.2 干旱胁迫对冀谷 37、38 叶片甜菜碱、游离脯氨酸含量的影响

不同程度干旱胁迫对冀谷 37、冀谷 38 和豫谷 18 幼苗叶片甜菜碱含量的影响如图 2 所示。

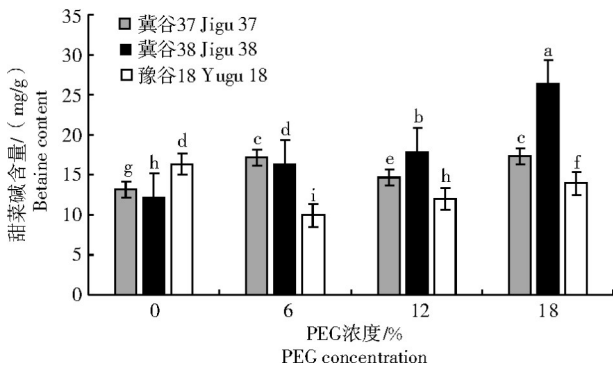


图 2 不同程度干旱胁迫下冀谷 37、冀谷 38 和豫谷 18 幼苗叶片甜菜碱含量分析

Fig.2 Analysis of betaine content in seedling leaves of Jigu 37, Jigu 38, and Yugu 18 under different drought stress

植物在受到干旱胁迫时,会在细胞内积累一些渗透调节物质,如甜菜碱、脯氨酸等,以降低细胞内渗透势,缓解水分胁迫,增强抗逆性^[13]。从图 2 可以看出,在 6% PEG 处理时,冀谷 38 和冀谷 37 甜菜碱含量相比于豫谷 18 均显著增加 ($P < 0.05$)。当

PEG 的浓度提高到 12% 时,冀谷 37 和冀谷 38 的甜菜碱含量较 PEG 浓度为 0 的含量分别增加 1.46 倍和 1.16 倍。当 PEG 的浓度达到 18% 时,冀谷 38 的甜菜碱含量最高,冀谷 37 次之,豫谷 18 最低,其中冀谷 37 和冀谷 38 的甜菜碱含量均较 PEG 浓度为 0 的含量有所增加,但是豫谷 18 的甜菜碱含量却低于 PEG 浓度为 0 的含量。总体来看随着干旱胁迫的加剧,冀谷 37 和冀谷 38 的甜菜碱含量均显著高于豫谷 18 ($P < 0.05$)。

脯氨酸是一种渗透调节物质,能够保持细胞膜的完整性和蛋白质的高级结构^[14]。由图 3 可知,在 6% PEG 处理时,豫谷 18 中脯氨酸含量显著高于冀谷 37 和冀谷 38 ($P < 0.05$)。而在 12% 和 18% PEG 处理时,冀谷 38 脯氨酸含量最高,豫谷 18 次之,冀谷 37 最低。其中在 12% PEG 处理时,冀谷 37、冀谷 38 和豫谷 18 较 CK 增加了 1.53 倍、2.12 倍、1.42 倍。在 18% PEG 处理时,冀谷 37、冀谷 38 和豫谷 18 的脯氨酸含量较 PEG 浓度为 0 的含量分别增加了 1.74 倍、2.77 倍、1.57 倍,冀谷 37 的脯氨酸含量增加的幅度大于豫谷 18,说明冀谷 37 在不同 PEG 浓度下脯氨酸含量低于豫谷 18,但其增幅高于豫谷 18。

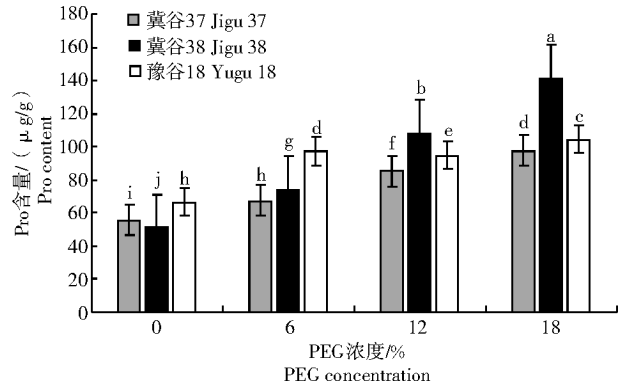


图 3 不同程度干旱胁迫下冀谷 37、冀谷 38 和豫谷 18 幼苗叶片 Pro 含量分析

Fig.3 Analysis of proline content in seedling leaves of Jigu 37, Jigu 38, and Yugu 18 under different drought

2.3 干旱胁迫对冀谷 37、38 叶片抗氧化酶活性的影响

植物在干旱胁迫下会增加抗氧化酶的活性,以清除过量的活性氧,提高耐旱性^[15]。在 6% 和 12% PEG 处理时,豫谷 18 的 SOD 活性介于冀谷 38 和冀谷 37 之间;在 18% PEG 处理时,冀谷 37 和冀谷 38 的 SOD 活性显著高于豫谷 18 ($P < 0.05$),其中冀谷 37 和冀谷 38 的 SOD 活性分别是 PEG 浓度为 0 时的 1.51 倍和 1.36 倍,但豫谷 18 的 SOD 活性仅是 PEG 浓度为 0 时的 1.17 倍(图 4)。

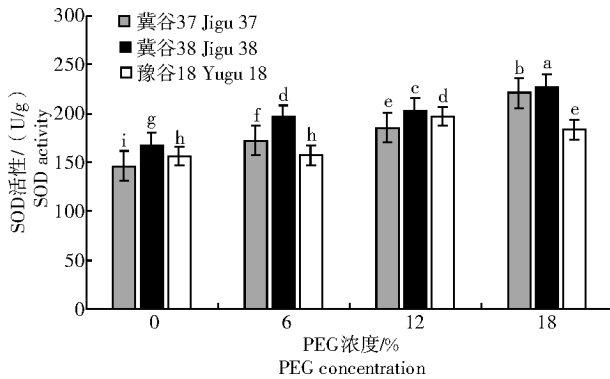


图4 不同程度干旱胁迫下冀谷37、冀谷38和豫谷18幼苗叶片抗氧化酶SOD活性分析

Fig.4 Analysis of SOD activity in seedling leaves of Jigu 37, Jigu 38, and Yugu 18 under different drought stress

由图5可知,抗氧化酶POD在不同浓度PEG胁迫下的含量。6% PEG处理下,冀谷37和豫谷18的POD活性显著高于冀谷38($P < 0.05$);在12%PEG处理时,冀谷38的POD活性显著高于冀谷37和豫谷18($P < 0.05$)。18%PEG处理下,豫谷18的POD活性显著高于冀谷37和冀谷38($P < 0.05$),其中18%PEG处理下,豫谷18的POD活性是PEG浓度为0时的1.81倍,但冀谷37和冀谷38的POD活性仅是PEG浓度为0时的1.52倍和1.26倍。胡根海等^[16]提到在棉花中10%~20%的PEG胁迫时,SOD起主导作用;而在10%~15%的PEG胁迫时POD起主要作用。本试验中高浓度PEG处理冀谷37和冀谷38的SOD酶活性较高,而POD活性有所降低,这与胡根海等^[16]的结果是一致的。

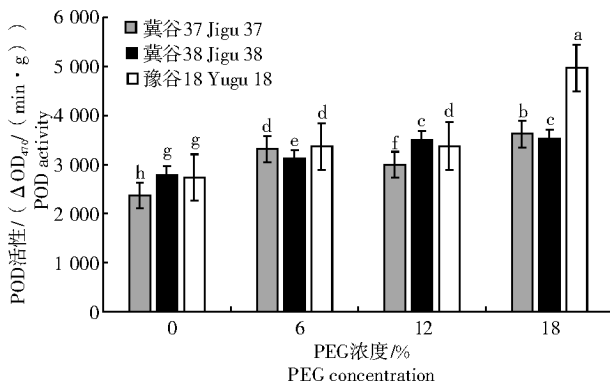


图5 不同程度干旱胁迫下冀谷37、冀谷38和豫谷18幼苗叶片抗氧化酶POD活性分析

Fig.5 Analysis of POD activity in seedling leaves of Jigu 37, Jigu 38, and Yugu 18 under different drought stress

2.4 干旱胁迫对冀谷37和冀谷38叶片叶绿素含量的影响

叶绿素含量能反映光合作用的水平,干旱胁迫会在一定程度上影响光合作用的速率,导致叶绿素含量的变化^[17]。由图6可知,在不同程度PEG胁迫

下豫谷18、冀谷37和冀谷38的叶绿素含量总体呈上升的趋势。在6%和12%PEG胁迫时,冀谷37和冀谷38的叶绿素含量显著高于豫谷18($P < 0.05$);而在18%PEG胁迫时,豫谷18的叶绿素含量位于冀谷37和冀谷38之间。长时间胁迫会降低植物的叶绿素含量,我们选取的PEG处理7d的幼叶可能还未达到植物严重受创的程度,因此,叶绿素含量变化趋势不明显。

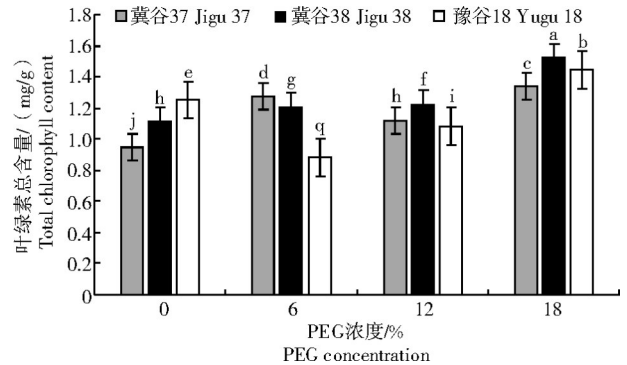


图6 不同程度干旱胁迫下冀谷37、冀谷38和豫谷18幼苗叶片叶绿素含量分析

Fig.6 Analysis of chlorophyll content in seedling leaves of Jigu 37, Jigu 38, and Yugu 18 under different drought stress

3 结论与讨论

植物在干旱胁迫下会引发体内一系列复杂的生理生化反应,启动自身的防御机制,增强植物的耐旱性,以便减轻环境造成的损伤^[18]。谷子为耐旱禾本科作物,探究谷子不同品种间耐旱性的差异,为谷子耐旱机理的探索提供基础,为谷子抗旱性品种的选育提供理论依据。

PEG是一种常用的模拟干旱条件的渗透剂,它不易穿透植物细胞壁,不会造成质壁分离,一般也不会进入活细胞内,不会为植物提供营养,且具有无毒等优点^[19-20]。裴帅帅等^[21]研究认为,PEG浓度的差异可能影响晋谷28、晋谷45、晋谷42和晋谷77-322的种子萌发,并改变上述品种的脯氨酸含量、SOD及POD活性、MDA含量等生理指标。PEG胁迫浓度和处理时间的差异可能会引起物种、品种间的指标差异^[16-21]。本试验利用PEG模拟干旱,对冀谷37、冀谷38和豫谷18干旱胁迫处理后7d的幼苗进行各项指标测定,结果显示,在干旱胁迫下,冀谷37和冀谷38较豫谷18有较强的渗透调节物质甜菜碱和抗氧化酶SOD活性积累能力以及较低的MDA含量。这表明冀谷37和冀谷38的抗旱性强于豫谷18。

细胞膜是细胞与外界环境发生交换的主要通道,当植物受到干旱胁迫时,细胞膜脂会发生过氧化作用,产生过氧化产物丙二醛(MDA)。丙二醛与蛋白质、核酸发生反应,导致细胞膜的损伤和结构的破坏,因此,许多研究都将MDA含量作为植物耐旱强弱的生理指标^[11,22-23]。植物为了减少过氧化作用带来的伤害,往往会增加抗氧化酶的活性以清除过量的活性氧,保护细胞的正常代谢^[24-25]。本研究结果显示,随着PEG浓度的不断升高,冀谷37和冀谷38的MDA含量明显低于豫谷18,这表明冀谷37和冀谷38细胞膜受损程度较低,具有较强的耐旱性。同时检测到冀谷37和冀谷38抗氧化酶SOD随着PEG胁迫的不断加重而升高,在18%PEG处理时,SOD活性都高于豫谷18;而在6%PEG处理时,冀谷37和38的POD活性高于豫谷18,其他浓度处理含量都低于豫谷18,说明在不同PEG干旱模拟下SOD和POD的活性可能存在差异,起主导作用的酶有区别,这与棉花、玉米干旱后不同抗氧化酶活性具有差异性的结论是一致的^[16,26]。综上所述表明在干旱条件下,冀谷37和冀谷38细胞内的抗氧化酶活性较高,有利于清除活性氧,降低细胞膜的过氧化水平,减轻胁迫带来的伤害^[27-29]。

植物在干旱胁迫下会积累渗透调节物质,如游离脯氨酸、甜菜碱等,以维持细胞渗透势,增强植物的耐旱性,不同物种或品种间细胞内积累的渗透调节物质的种类、含量也是有所差异的^[30-31]。冀谷38的游离脯氨酸含量在12%和18%PEG浓度处理时高于豫谷18,冀谷37在3种不同PEG浓度下都始终低于豫谷18,但是增加的幅度高于豫谷18,这表明冀谷37脯氨酸积累的含量应高于豫谷18。冀谷37、冀谷38和豫谷18的叶绿素含量在6%、12%和18%PEG浓度处理时含量差异不大。严重干旱使叶片气孔关闭,光合效率降低,叶绿素含量降低;但18%PEG不属于超重度胁迫,可能不会引起显著的叶绿素含量的改变。棉花中5%PEG浓度时叶绿素含量是上升的,高于10%PEG浓度胁迫时叶绿素含量是降低的;玉米叶绿素含量在10%PEG处理时才有下调的趋势,不同物种间可能对PEG的敏感度不同,需要综合多种指标进行分析^[16,32]。

谷子的许多生理指标都与干旱密切相关,选用单一指标对谷子品种耐旱性分析有所偏颇,应综合多项生理指标共同分析。本试验探究冀谷37和冀谷38在不同干旱胁迫下游离脯氨酸、甜菜碱的含量,抗氧化酶活性,MDA含量及叶绿素含量等多项

生理指标,综合鉴定出冀谷37和冀谷38的耐旱性强于豫谷18。

参考文献:

- [1] DIAO X, SCHNABLE J, BENNETZEN J L, et al. Initiation of *Setaria* as a model plant[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2014, 1(1): 16-20.
- [2] 张雁明, 刘晓东, 马建萍, 等. 谷子抗旱研究进展[J]. *山西农业科学*, 2013, 41(3): 282-285.
ZHANG Y M, LIU X D, MA J P, et al. Research progress on drought resistance in foxtail millet (*Setaria italica* L.) [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2013, 41(3): 282-285.
- [3] 石有太, 罗俊杰, 裴怀弟, 等. 干旱胁迫对不同色彩棉花生理生化指标的影响[J]. *甘肃农业科技*, 2020(7): 59-64.
SHI Y T, LUO J J, PEI H D, et al. Effects of drought stress on physiological-biochemical indexes of cotton with different colors [J]. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 2020(7): 59-64.
- [4] 朱小慧, 马君红, 刘锋博, 等. 干旱胁迫下甘蓝型油菜幼苗萌发性及生理指标分析[J]. *西北农业学报*, 2021, 30(9): 1331-1337.
ZHU X H, MA J H, LIU F B, et al. Study on germination characteristics and physiological indexes of *Brassica napus* seedlings under drought stress [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2021, 30(9): 1331-1337.
- [5] 郑世英, 郑芳, 潘恩敬, 等. 干旱胁迫对马铃薯苗期生理指标的影响[J]. *安徽农学通报*, 2021, 27(5): 14-15.
ZHENG S Y, ZHENG F, PAN E J, et al. Effects of drought stress on physiological indexes of potato seedlings [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2021, 27(5): 14-15.
- [6] LU H Y, ZHANG J P, LIU K B, et al. Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10 000 years ago [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(18): 7367-7372.
- [7] 张彝, 郭悦, 刘丽文, 等. 控水干旱及PEG模拟干旱胁迫对谷子生理生化指标和*SiVamp7*基因转录水平的影响[J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2023, 39(1): 96-107.
ZHANG B, GUO Y, LIU L W, et al. The physiology effects and changes of *SiVamp7* transcription levels of foxtail millet seedlings under water-limiting and PEG-simulated drought stress [J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2023, 39(1): 96-107.
- [8] 崔兴国. 不同品种谷子幼苗抗旱生理指标的研究[J]. *衡水学院学报*, 2018, 20(3): 11-14, 26.
CUI X G. Study of physiological index of drought resistance in different varieties of *Setaria italica* seedlings [J]. *Journal of Hengshui University*, 2018, 20(3): 11-14, 26.
- [9] TANG S, LI L, WANG Y Q, et al. Genotype-specific physiological and transcriptomic responses to drought stress in *Setaria italica* (an emerging model for Panicoideae grasses) [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 10009.
- [10] 宋慧, 刘金荣, 王素英, 等. GGE双标图评价谷子‘豫谷18’的丰产稳产性和适应性[J]. *中国农业大学学报*, 2020, 25(1): 29-38.
SONG H, LIU J R, WANG S Y, et al. Evaluation of foxtail millet yield stability and adaptability using GGE-biplot analysis: a case study of ‘Yugu18’ foxtail millet cultivar [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2020, 25(1): 29-38.
- [11] 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.
- [12] 石力匀, 冯叶, 赵宗胜, 等. 非生物胁迫对月季生长发育影响的研究进展[J]. 河南农业大学学报, 2024, 58(1):1-14.
- SHI L Y, FENG Y, ZHAO Z S, et al. Research progress on the effect of abiotic stress on the growth and development of rose[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2024, 58(1):1-14.
- [13] 岳岭. 玉米突变体 *m716* 的耐旱性鉴定及作用机制研究[D]. 郑州:河南农业大学, 2023.
- YUE L. Drought tolerance identification and mechanism of maize mutant *m716*[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2023.
- [14] 涂金金, 高淑娟, 苏煜炯等. 面筋蛋白在发酵面团加工中的作用机制及研究进展[J]. 中国粮油学报, 2024, 39(4):210-222.
- TU J J, GAO S J, SU Y X, et al. Mechanism and research progress of gluten protein in fermented dough processing[J]. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2024, 39(4):210-222.
- [15] 马坛, 田野, 王书军, 等. 不同性别南方型黑杨无性系叶片对土壤短期间歇性干旱的生理响应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2024, 48(3):172-180.
- MA T, TIAN Y, WANG S J, et al. Sex-specific leaf physiological responses of southern-type poplar to short-term intermittent soil drought[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2024, 48(3):172-180.
- [16] 胡根海, 董娜, 晁毛妮, 等. PEG模拟干旱胁迫对不同抗逆性棉花的生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(5):223-228.
- HU G H, DONG N, CHAO M N, et al. Effects of drought stress simulated by PEG6000 on physiological characteristics of different upland cotton[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2017, 35(5):223-228.
- [17] 李大东, 王海波, 杨帆等. 富营养化水体水淹及水淹后干旱对降香黄檀生理生态的影响[J/OL]. 热带亚热带植物学报:1-9 [2023-12-05]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1374>.
- LI D D, WANG H B, YANG F, et al. Effects of simulated eutrophic waterlogging and post-waterlogging drought on the eco-physiological characteristics of *Dalbergia odorifera*[J/OL]. Journal of Tropical and Subtropical Botany: 1-9[2023-12-05]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1374>.
- [18] 信龙飞, 娄闯, 冀保毅, 等. 干旱胁迫对桔梗光合作用和生理特性的影响[J]. 河南农业科学, 2023, 52(8):69-77.
- XIN L F, LOU C, JI B Y, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and physiological characteristics of *Platycodon grandiflorum*[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2023, 52(8):69-77.
- [19] 梁国玲, 周青平, 颜红波. 聚乙二醇对羊茅属4种植物种子萌发特性的影响研究[J]. 草业科学, 2007, 24(6):50-54.
- LIANG G L, ZHOU Q P, YAN H B. Effect of polyethylene glycol (PEG) on seed germination characteristics of four species of *Festuca*[J]. Pratacultural Science, 2007, 24(6):50-54.
- [20] ATTREE S M, FOWKE L C. Embryogeny of gymnosperms: advances in synthetic seed technology of conifers[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 1993, 35(1):1-35.
- [21] 裴帅帅, 尹美强, 温银元, 等. 不同品种谷子种子萌发期对干旱胁迫的生理响应及其抗旱性评价[J]. 核农学报, 2014, 28(10):1897-1904.
- PEI S S, YIN M Q, WEN Y Y, et al. Physiological response of foxtail millet to drought stress during seed germination and drought resistance evaluation[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2014, 28(10):1897-1904.
- [22] 赵莉, 周炎, 汪海燕, 等. 干旱处理下不同烤烟品系的生理差异研究[J]. 核农学报, 2019, 33(3):607-615.
- ZHAO L, ZHOU Y, WANG H Y, et al. Research on the differential physiological responses in different flue-cured tobacco lines under drought stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(3):607-615.
- [23] 姜英淑, 陈书明, 王秋玉, 等. 干旱胁迫对2个欧李种源生理特征的影响[J]. 林业科学, 2009, 45(6):6-10.
- JIANG Y S, CHEN S M, WANG Q Y, et al. Effects of the drought stress on physiological characteristics of two *Cerasus humilis* provenances[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(6):6-10.
- [24] FARRANT J M, HILHORST H. Crops for dry environments [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2022, 74:84-91.
- [25] LIU X, ZHANG S, SUN M B, et al. *SiMYBS3*, encoding a *Setaria italica* heterosis-related MYB transcription factor, confers drought tolerance in *Arabidopsis*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(6):5418.
- [26] 杜彩艳, 段宗颜, 潘艳华, 等. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和保护酶活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(3):124-129.
- DU C Y, DUAN Z Y, PAN Y H, et al. Effect of drought stress on growth and activities of antioxidant enzymes of maize seedling[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(3):124-129.
- [27] ZHANG Y F, XIAO T, YI F, et al. *SimiR396d* targets *SiGRF1* to regulate drought tolerance and root growth in foxtail millet [J]. Plant Science, 2022, 326:111492.
- [28] YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, KASUGA M, LIU Q, et al. Development of drought-resistant and water stress-tolerant crops through biotechnology[C]//JIRCAS International Symposium Series, 2020.
- [29] KHALEQUZZAMAN, ULLAH H, HIMANSHU S K, et al. Seed priming improves germination, yield, and water productivity of cotton under drought stress[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2023, 23(2):2418-2432.
- [30] 卢琼琼, 宋新山, 严登华. 干旱胁迫对大豆苗期光合生理特性的影响[J]. 中国农学通报, 2012, 28(9):42-47.
- LU Q Q, SONG X S, YAN D H. Effects of drought stress on photosynthetic physiological characteristics in soybean seeding [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(9):42-47.
- [31] 刘志芳, 张春梅, 闫治斌, 等. 干旱胁迫与复水对玉米苗期渗透调节物质及抗氧化酶的影响[J]. 甘肃农业科技, 2014(1):3-6.
- LIU Z F, ZHANG C M, YAN Z B, et al. Effects of drought stress and water recovering on osmotic regulation substances and antioxidant enzymes of corn seedlings[J]. Gansu Agricultural Science and Technology, 2014(1):3-6.
- [32] 单长卷, 赵元增. 外源硫化氢对干旱胁迫下玉米幼苗水分生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(5):80-84, 231.
- SHAN C J, ZHAO Y Z. Effects of exogenous hydrogen sulfide on water physiological characteristics of maize seedling under drought stress[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(5):80-84, 231.