

# 水稻幼穗分化期的抗旱性研究与综合评价

杨瑰丽 杨美娜 黄翠红 曲志恒 陈志强 王加峰

(国家植物航天育种工程研究中心,华南农业大学,广东 广州 510642)

**摘要:** 利用 56 个不同来源的水稻品系,在温室抗旱筛选平台通过孕穗期干旱胁迫,测定光合作用、蒸腾速率、抗活性氧等 8 个生理指标,结合隶属函数分析方法对所有材料进行综合抗旱能力评价,并调查了待测品系在干旱处理与对照条件下主要产量相关的农艺性状。干旱处理后的气孔阻抗值和冠层温度显著高于正常处理,表明水稻幼穗分化期干旱胁迫处理主要影响水稻的光合和蒸腾作用。利用主成分分析和隶属函数分析方法对水稻品系抗旱性进行了综合评价,最终筛选出 3 个幼穗分化期高抗水稻品系。同时,对产量相关农艺性状的分析结果表明,产量性状中的结实率与综合抗旱能力 D 值显著相关,可作为衡量水稻幼穗分化期抗旱性的产量性状指标。

**关键词:** 水稻;幼穗分化期;干旱胁迫;综合抗旱能力;农艺性状

中图分类号: S511.01; S332.4 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2015)06-0140-06

doi: 10.7668/hbxb.2015.06.021

## Comprehensive Evaluation of Drought Resistance During Rice Panicle Differentiation Stage

YANG Gui-li, YANG Mei-na, HUANG Cui-hong, QU Zhi-heng, CHEN Zhi-qiang, WANG Jia-feng

(National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** This research was conducted to study the effects of drought on rice growth during rice panicle differentiation stage and to screen for drought-tolerant germplasm. Drought tolerance of 56 candidate rice lines during rice panicle differentiation stage was investigated by measuring 8 physiological indicators related with photosynthesis, photosynthesis transpiration rate, and anti-ROS on the greenhouse screening platform. The agronomic yield traits were also measured under the normal and stressed conditions. The results showed that the value of stomata resistance and canopy temperature under drought stress were significantly higher than CK, suggesting that drought stress mainly affect the changing of photosynthetic rate and transpiration characteristics during this period. In addition, 3 highly drought resistant rice strains were screened out from the tested materials through principal component analysis and subordinate functions values analysis. Finally, the comparison of main agronomic characteristics under drought and irrigation showed that seed set was significantly correlated with comprehensive drought resistance capability D value and could be used as the yield trait index during rice panicle differentiation stage.

**Key words:** *Oryza sativa* L.; Panicle differentiation stage; Drought stress; Comprehensive drought capability; Agronomic character

作物抗旱机制的环境特异性、基因型与环境间的互作以及各种抗旱鉴定方法的时空差异性使得作物抗旱性育种充满了挑战性<sup>[1-3]</sup>。作物抗旱性是由多种生理生化性状共同构成的复杂性状,这些性状

主要包括形态特征(地上、地下部位的情况)、光合作用、蒸腾作用、活性氧清除系统、植物激素等<sup>[4-8]</sup>。作物的品种不同,抗旱机制也存在一定差异;即使同一品种在不同时期抗旱机制也有差异,对任何单项

收稿日期: 2015-09-28

基金项目: 广东省博士启动基金项目(S2011040004115); 广东省自然科学基金项目(2014A030313463); 农业部“948”项目(2013-Z67)

作者简介: 杨瑰丽(1977-),女,湖北荆门人,助理研究员,博士,主要从事水稻抗逆机制研究。

通讯作者: 陈志强(1956-),男,广东揭阳人,教授,硕士,主要从事作物遗传育种研究。

王加峰(1979-),男,山东蒙阴人,助理研究员,博士,主要从事水稻-稻瘟病互作机制研究。

机理的研究都有一定局限性,不能有效准确地评价植物抗旱性<sup>[9]</sup>。水稻(*Oryza sativa* L.)作为重要的粮食作物之一,在不同时期遭遇干旱,其生理反应和抗旱机制也存在较大差异。幼穗分化发育期是水稻的生殖生长期,是确定颖花数量、结实率的关键期,同时也是水稻对干旱胁迫的最敏感期。此时期遭遇干旱,会影响水稻幼穗分化期的减数分裂,导致颖花的大量退化,从而造成产量的降低<sup>[10]</sup>。研究水稻幼穗分化期适应干旱环境的生理与抗旱机制并筛选水稻抗旱品种(系)对提高水稻抗旱育种具有重要意义和作用。

本试验以粳型、籼型及空间诱变后代稳定株系等共 56 个水稻品系为供试材料,研究干旱处理和对照条件下水稻幼穗分化期总叶绿素含量、冠层温度、气孔阻抗值等 8 个形态和生理指标的变化,分析干旱对该时期水稻生理的影响,鉴定出具有抗旱育种潜在价值的抗旱材料,同时分析干旱胁迫对水稻在主要农艺性状的影响,为水稻抗旱品种的评价及选育提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

试验材料包括粳型、籼型及空间诱变后代稳定株系等共 56 个水稻品系。

### 1.2 试验设计与管理

抗旱鉴定平台建立在华南农业大学增城宁西基地,温室大棚南北朝向,通风条件良好,光照条件充足。播种前,每 100 kg 土沙混合物(按 2:1 的比例混合)均匀施入氮磷钾复合肥 50 g 后,装入鉴定池中,灌水使其保持湿润。精选种子,催芽露白,秧田播种 2 周后,移栽至温室内的鉴定池中(行距 20 cm、株距 10 cm、深 0.5 cm,四周设保护行),共 8 个池子,其中 4 个作为对照种植,另外 4 个作为处理种植,常规水肥管理。结合镜检,判断水稻进入幼穗分化中期,对其中 4 个干旱池进行断水处理,另外 4 个正常灌水(CK),干旱处理至抽穗期(12 d)后,恢复灌水。

### 1.3 测定项目与方法

1.3.1 处理 12 d 后,每个品系随机选取 3 株固定植株的倒 3 叶,避开叶脉,选择叶片最宽的部位(避免阳光直射),利用便携式叶绿素仪(SPAD 502 Plus)测定总叶绿素含量。

1.3.2 利用红外线冠层温度测定仪(Reyte,美国)测定水稻冠层温度,时间间隔 3 次为 3 次重复。

1.3.3 利用叶绿素荧光测定仪(Mini-PAM,德国)

测定  $F_v/F_m$ 、 $\Delta F/F_m'$  等光合作用的荧光参数。

1.3.4 利用气孔导度测定仪(AP4-UM-3,英国)测定气孔阻抗值。

1.3.5 测定丙二醛(MDA)和过氧化物酶(POD)<sup>[11]</sup>活力。采用南京建成 SOD(WST-1 法)测定试剂盒测定超氧化物歧化酶(SOD)活力。

### 1.4 水稻产量相关农艺性状考察

对待测水稻品系干旱和处理条件下的主要产量相关性状进行调查,每一品系随机取 5 株,调查的性状包括:单株穗重(g)、穗数、穗长(cm)、总粒数、结实率(%)、千粒质量(g)。

### 1.5 统计分析方法

统计前先求相对值( $\alpha$ ),相对值即为该指标在水分胁迫下数值与对照条件下数值之比的百分数,以便直观比较干旱胁迫对各个品种(系)不同性状的影响差异。统计分析采用 SPSS 软件。利用主成分及隶属函数分析法进行数据分析<sup>[12]</sup>,综合分析总叶绿素含量(Chl)、冠层温度(CT)、最大潜在光量子产量( $F_v/F_m$ )、实际光量子产量( $\Delta F/F_m'$ )、气孔阻抗值(SR)、超氧化物歧化酶(SOD)活力、过氧化物酶(POD)活力、丙二醛(MDA)含量等指标并对待测品系耐旱性进行综合评价。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱处理对水稻幼穗分化期各生理指标的影响

整体而言,干旱处理后,叶绿素含量、冠层温度、气孔阻抗值显著上升,SOD 活力和 POD 活力则显著下降,最大潜在光量子产量、实际光量子产量和 MDA 含量的变化不显著(表 1)。气孔阻抗值反映了气孔的阻抗能力,其值越高,说明气孔导度越小,植株的蒸腾速率越小,植株失水则相对较小。干旱处理后的气孔阻抗值(4.75 s/cm)较正常处理(2.06 s/cm)显著升高,表明干旱导致植株气孔导度减少以降低水分流失。生理指标间的相关性分析结果表明(表 2),实际光量子产量与 SOD 活力相关性最大,并呈负相关( $r = -0.464^{**}$ ,  $P < 0.01$ ),其次,气孔阻抗值与 POD 活力也存在极显著负相关( $r = -0.364^{**}$ ,  $P < 0.01$ ),这表明水稻蒸腾作用和光合作用与活性氧的清除存在一定相关性。冠层温度与最大潜在光量子产量存在显著负相关( $r = -0.339^*$ ,  $P < 0.05$ ),表明水稻幼穗分化期抗逆性越强,其实际光量子产量越高,而冠层温度则越低。此外,冠层温度还与气孔阻抗值呈显著正相关( $r = 0.298^*$ ,  $P < 0.05$ ),表明在干旱胁迫下,水稻气孔阻抗值增加,气孔关闭以减少失水,但冠层温度则会升高。本研究结果还发

现 MDA 与 POD 酶活力呈显著负相关 ( $r = -0.297$ ,  $P < 0.05$ )。

表 1 干旱胁迫对水稻幼穗分化期的各项生理指标的影响

Tab.1 The effects of drought stress on every single index during rice panicle differentiation stage

指标 Index	叶绿素含量 Chl		冠层温度/°C CT		最大潜在光量子产量 Fv / Fm		实际光量子产量 $\Delta F / Fm' \cdot 10^{-3}$	
	CK	T	CK	T	CK	T	CK	T
平均值 Average	41.80 ± 4.62	43.09 ± 3.69*	35.23 ± 2.05	43.09 ± 3.69*	0.83 ± 0.02	0.82 ± 0.02	12.88 ± 10.07	12.46 ± 11.15
	气孔阻抗值 /( s/cm) SR		超氧化物歧化酶活力 /( U/L) SOD activity		过氧化物酶活力 /( U/g) POD activity		丙二醛含量 /( $\mu\text{mol/g}$ ) MDA content	
	CK	T	CK	T	CK	T	CK	T
	2.06 ± 1.35	4.75 ± 4.86*	1.91 ± 0.66	1.64 ± 0.58*	28.34 ± 7.41	20.50 ± 8.45*	1.96 ± 0.70	1.80 ± 1.04

注: CK、T 分别表示对照、干旱处理; \* . 0.05 水平的显著性。

Note: CK and T represents control and drought stress; \* . Significant difference at 0.05 level.

表 2 水稻幼穗分化期各抗旱指标间的相关系数

Tab.2 Correlation coefficients between the indexes during rice panicle differentiation stage

性状 Trait	叶绿素含量 Chl	冠层温度 CT	最大潜在光量子产量 Fv / Fm	实际光量子产量 $\Delta F / Fm'$	气孔阻抗值 SR	超氧化物歧化酶活力 SOD activity	过氧化物酶活力 POD activity	丙二醛含量 MDA content
叶绿素含量 Chl	1.000							
冠层温度 CT	0.160	1.000						
最大潜在光量子产量 Fv / Fm	0.220	-0.339*	1.000					
实际光量子产量 $\Delta F / Fm'$	-0.128	-0.003	0.182	1.000				
气孔阻抗值 SR	0.149	0.298*	-0.158	0.043	1.000			
超氧化物歧化酶活力 SOD activity	0.107	0.025	-0.219	-0.464**	0.031	1.000		
过氧化物酶活力 POD activity	-0.051	-0.111	0.178	0.095	-0.364**	-0.012	1.000	
丙二醛含量 MDA	-0.002	0.317*	0.030	-0.035	0.146	-0.220	-0.297*	1.000

注: \*、\*\* 分别表示 0.05、0.01 水平的显著性。表 4 同。

Note: \* , \*\* represents significant difference at 0.05 and 0.01 levels. The same as Tab. 4.

## 2.2 不同品种(系)间各单项指标的差异分析

在所测指标中,除了气孔阻抗值相对值在品种(系)间的差异不显著( $P = 0.199$ )其他单个指标的相对值在品种(系)间的差异均为极显著( $P < 0.05$ ) ,这表明不同品种(系)在抵御干旱胁迫时所表现的生理机制不同。但这些品种(系)间差异较大的指标对于同一品种(系)的抗旱评价结果迥异,

不同单项指标评价结果不同。如品系 W15 的 MDA 含量的相对值最大( $\alpha = 2.44$ ) ,但是其 POD 活力的相对值却相对较低( $\alpha = 0.46$ ) ;品系 W17 的实际光量子产量相对值最大 ,但其气孔阻抗值相对值却最小( $\alpha = 0.42$ ) 。这表明水稻幼穗分化期的抗旱性为复杂的综合性状 ,利用单一抗旱指标对水稻抗旱性强弱的评价不够全面。

表 3 水稻幼穗分化期各综合指标 CI(x) 系数及累计贡献率

Tab.3 Characteristic indexes and vectors of integrated index of drought resistance during rice panicle differentiation stage

综合指标 Comprehensive index	特征值 Characteristic value	特征向量 Characteristic vector								累计贡献 /% Accumulative contribution rate
		叶绿素含量 Chl	冠层温度 CT	最大潜在光量子产量 Fv/Fm	实际光量子产量 $\Delta F/Fm'$	气孔阻抗值 SR	超氧化物歧化酶活力 SOD activity	过氧化物酶活力 POD activity	丙二醛含量 MDA content	
CI(1)	1.96	0.140	0.483	-0.377	-0.213	0.465	0.165	-0.450	0.337	24.150
CI(2)	1.53	-0.058	0.125	0.248	0.552	0.163	-0.649	-0.134	0.387	44.200
CI(3)	1.21	0.783	-0.054	0.579	-0.153	0.117	0.082	-0.031	0.060	59.350
CI(4)	1.01	0.282	0.484	-0.206	0.399	0.216	0.020	0.493	-0.440	71.450
CI(5)	0.85	0.046	0.447	-0.003	-0.262	-0.528	-0.061	0.434	0.509	82.920
CI(6)	0.60	-0.417	-0.017	0.385	-0.064	0.552	0.327	0.442	0.257	89.900

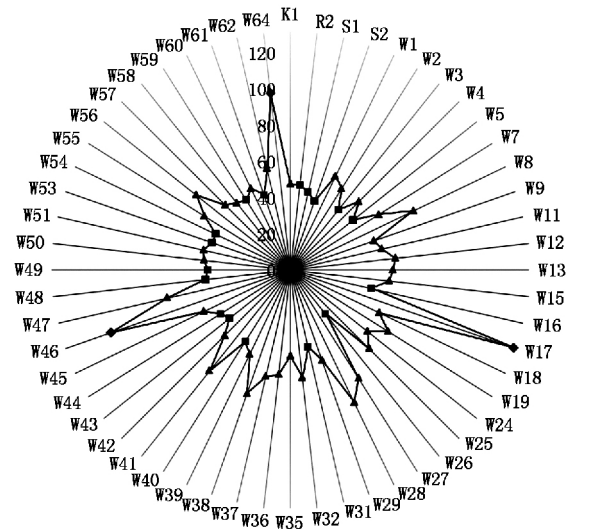
### 2.3 各抗旱指标的综合分析及水稻品种(系)抗旱性的综合评价

利用 SPSS 统计软件对不同水稻品种(系)幼穗分化期的各个单项抗旱指标进行主成分分析。因为前 6 个新的综合指标(Comprehensive index, CI)的累计贡献率已经接近 89.9% (表 3)。因此,取前面 6 个指标代表全部的 8 个指标进行抗旱评价。利用主成分分析的结果可以分别得到 56 个材料 6 个新的综合指标的值;分别获得各个供试材料所有的综合指标的隶属函数值并计算各品种(系)幼穗分化期的综合抗旱能力大小(D 值)。根据 D 值可对各品种(系)幼穗分化期抗旱性强弱进行排序。利用动态聚类最大距离法对 D 值进行聚类分析,可将 56 个水稻品种(系)的抗旱性分为三类:17 个低抗的品种(系);3 个高抗的品种(系),分别为 W17、W46、W64;其余为中抗(图 1)。

### 2.4 水稻品种(系)产量相关农艺性状及相关性分析

干旱胁迫和对照条件下的产量相关农艺性状的调查结果表明,所有品种(系)的各农艺性状的相对值中,单株穗重最小(平均  $\alpha = 0.72$ ),穗长最大(平均  $\alpha = 1.02$ )。这表明单株穗重最容易受干旱影响,而干旱胁迫对水稻穗长影响较小。同时,对农艺性状、生理指标及综合抗旱能力 D 值间的相关性进行了分析(表 4)。单株穗重与穗数和总粒数呈极显著正相关;单株穗重与实际光量子产量和 MDA 含量

显著相关,结实率与潜在光量子产量和气孔阻抗值也呈显著相关。综合抗旱能力 D 值与气孔阻抗值呈极显著相关,与冠层温度和过氧化物酶活力这两个生理指标呈显著相关,与农艺性状结实率也呈显著相关。农艺性状调查结果也表明,绝大部分高抗或中抗品种在幼穗分化期遭遇干旱时能获得较高结实率。



图中坐标轴表示 D 值的大小;菱形表示高抗,正方形表示低抗,三角形表示中抗。  
The axis represents D value; Rhombuses. High resistance; Squares. Low resistance; Triangles. Moderate resistance.

图 1 待测材料综合抗旱能力 D 值聚类结果

Fig.1 Clustering of comprehensive drought resistance (D value)

表 4 水稻幼穗分化期生理指标与农艺性状指标的相关分析

Tab.4 Correlation coefficient between physiological index with agronomic character during rice panicle differentiation stage

生理指标与农艺性状指标 Physiological index and agronomic character	单株穗重 Panicle weight per plant	穗数 Panicle number	穗长 Panicle length	总粒数 Grain number	结实率 Seed setting percentage	千粒质量 Thousand-grain weight	D 值 D Value
叶绿素含量 Chl	-0.129	0.189	-0.264	-0.174	-0.088	-0.119	0.409**
冠层温度 CT	0.038	0.344*	-0.213	-0.290	-0.115	0.004	0.389*
最大潜在光量子产量 Fv/Fm	0.055	-0.080	0.051	-0.028	0.315*	0.028	-0.018
实际光量子产量 $\Delta F/Fm'$	0.333*	-0.039	-0.018	0.093	0.200	-0.011	-0.286
气孔阻抗值 SR	-0.142	0.094	-0.034	0.188	-0.340*	0.029	0.957**
超氧化物歧化酶活力 SOD activity	-0.108	-0.136	0.018	0.119	0.097	0.057	0.032
过氧化物酶活力 POD activity	0.227	0.217	0.196	-0.159	0.218	0.056	-0.313*
丙二醛含量 MDA content	-0.327*	-0.325*	-0.147	-0.242	0.036	-0.083	0.237
单株穗重 Panicle weight per plant	1.000	0.559**	0.287	0.455**	0.066	0.061	-0.237
穗数 Panicle number		1.000	-0.079	-0.076	-0.377*	-0.056	0.061
穗长 Panicle length			1.000	0.508**	-0.031	-0.143	-0.107
总粒数 Grain number				1.000	-0.189	0.038	0.080
结实率 Seed setting percentage					1.000	0.216	-0.323*
千粒质量 Thousand-grain weight						1.000	-0.011
D 值 D Value							1.000

## 3 讨论

### 3.1 干旱胁迫与水稻幼穗分化期生理的影响

干旱胁迫对幼穗分化期水稻的影响主要表现在

光合作用、活性氧清除系统、蒸腾作用等。干旱首先是限制光合速率,使单位面积的同化产物减少,根、叶生长物质基础也相应减少<sup>[13-15]</sup>。本研究结果表明,气孔阻抗值对干旱胁迫最为敏感,干旱胁迫处理

促使气孔阻抗值显著增加。气孔阻抗值反映了气孔导度,当气孔阻抗值升高时,气孔导度降低,则植株的蒸腾速率降低,植株失水相对减小。一般认为光合速率主要受气孔因素制约,随着叶片水分恶化,光合速率与气孔导度同步下降<sup>[16]</sup>。水分亏缺、光合速率的降低同时与叶温升高有关<sup>[17]</sup>。在本研究中,干旱胁迫处理确实增加了冠层温度。逆境胁迫下  $F_v/F_m$  值降低,植株光能以热和荧光的形式放出起保护作用,则冠层温度相应会提高。蒸腾作用不但可确保作物在水分亏缺环境中维持水分平衡,而且帮助运送光合作用所需的物质。气孔阻抗值和冠层温度可反映作物的蒸腾作用。本研究结果中,干旱胁迫环境造成气孔阻抗值和冠层温度的增加,气孔导度降低则有利于植株保水。作物蒸腾作用耗热,使叶片冷却,当水分亏缺时,蒸腾作用减缓,蒸腾耗热减少,感热通量增加,则将引起冠层温度升高<sup>[18]</sup>。

当植物处于干旱、高盐等逆境胁迫下,植株细胞内活性氧的产生和清除的平衡会遭到破坏,活性氧的增加导致植株细胞受到伤害<sup>[14,19]</sup>。此时,体内的酶促活性氧清除系统起着至关重要的作用<sup>[20-22]</sup>。MDA 是植物器官在干旱胁迫下发生膜脂过氧化作用的主要产物之一,能够破坏细胞膜的结构和功能,导致细胞膜功能受损;逆境条件下,植物 MDA 含量增加与细胞质膜的破坏密切相关<sup>[23]</sup>。本研究中发现 MDA 含量与 POD 含量显著负相关,表明不同水稻品(系)提高活性氧清除能力的途径会有所侧重。POD 可在逆境条件下表达,可以清除活性氧,表现为对植物的保护效应。

### 3.2 干旱胁迫对水稻产量的影响

水稻孕穗期是水分临界期,对水分最为敏感,此期间遭遇干旱,水稻产量会受到严重影响。水稻幼穗分化期干旱处理导致水稻的各产量构成因此发生变化,从而导致各品种单株产量的下降<sup>[24]</sup>。张卫星等<sup>[25]</sup>研究发现,水稻幼穗分化期间水分处理导致每穗总粒数显著下降,不同品种减产幅度均在 20% 以上,单株产量明显低于对照处理。产量性状中的结实率与综合抗旱能力 D 值显著相关,可作为衡量水稻幼穗分化期抗旱性的产量性状指标。

### 3.3 水稻幼穗分化期各抗旱指标的综合分析及抗旱性综合评价

水稻抗旱性是由多基因控制的复杂数量遗传性状,抗旱性机制较为复杂。品种不同,抗旱机制也存在不同;即使同一品种在不同时期抗旱机制也有差异。通过对水稻幼穗分化期抗旱指标的综合分析与评价,最终筛选出 3 个幼穗分化期高抗水稻品系,但

其萌芽期并不都表现高抗;而水稻萌芽期抗旱性比较好的品系在幼穗分化期抗旱能力不一定强<sup>[12]</sup>。但萌芽期表现出高抗的材料基本包含了幼穗分化期高抗品系,表明萌芽期抗旱鉴定可作为水稻品种抗旱性的初筛,通过水稻各个时期抗旱性的综合表现有利于筛选出整体综合抗旱性稳定的水稻品系用于后续水稻抗旱机理与育种研究中。

### 参考文献:

- [1] Mickelbart M V, Hasegawa P M, Bailey-Serres J. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2015 doi: 10.1038/nrg3901.
- [2] Hu H, Xiong L. Genetic engineering and breeding of drought-resistant crops [J]. *Annual Review of Plant Biology* 2014 65: 715 - 741.
- [3] Weber V S, Melchinger A E, Magorokosho C *et al.* Efficiency of Managed-Stress screening of elite maize hybrids under drought and low Nitrogen for yield under rainfed conditions in southern Africa [J]. *Crop Science* 2012 52 (3): 1011 - 1020.
- [4] 杨瑰丽, 杨美娜, 陈志强, 等. 水稻抗旱机理和抗旱育种研究进展 [J]. *中国农学通报* 2012 28(21): 1 - 6.
- [5] Werner O, Ros Espín R M, Bopp M *et al.* Abscisic-acid-induced drought tolerance in *Funaria hygrometrica* Hedw [J]. *Planta*, 1991, 186(1): 99 - 103.
- [6] Zhao Z, Chen G, Zhang C. Interaction between reactive Oxygen species and nitric oxide in drought-induced abscisic acid synthesis in root tips of wheat seedlings [J]. *Functional Plant Biology* 2001 28(10): 1055 - 1061.
- [7] Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T *et al.* Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress [J]. *Environmental and Experimental Botany* 2005 53(2): 205 - 214.
- [8] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. *Annals of Botany* 2009 103(4): 551 - 560.
- [9] 龚明. 作物抗旱性鉴定方法与指标及其综合评价 [J]. *云南农业大学学报*, 1989 4(1): 73 - 81.
- [10] 郑桂萍, 郭晓红, 陈书强, 等. 水分胁迫对水稻产量和食味品质抗旱系数的影响 [J]. *中国水稻科学* 2005, 19(2): 142 - 146.
- [11] 熊庆娥. 植物生理学实验教程 [M]. 成都: 四川科学技术出版社 2003.
- [12] 杨瑰丽, 杨美娜, 李帅良, 等. 水稻萌芽期抗旱指标筛选与抗旱性综合评价 [J]. *华南农业大学学报* 2015, 36(2): 1 - 5.

- [13] Basu S ,Roychoudhury A ,Saha P P *et al.* Differential anti-oxidative responses of indica rice cultivars to drought stress [J]. *Plant Growth Regulation* 2010 ,60( 1) : 51 – 59.
- [14] Ramachandra Reddy A ,Chaitanya K V ,Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [J]. *Journal of Plant Physiology* 2004 ,161( 11) : 1189 – 1202.
- [15] Pagter M ,Bragato C ,Brix H. Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit [J]. *Aquatic Botany* 2005 ,81( 4) : 285 – 299.
- [16] Ephrath J E ,Marani A. Simulation of the effect of drought stress on the rate of photosynthesis in cotton [J]. *Agricultural Systems* ,1993 ,42( 4) : 327 – 341.
- [17] 孙广玉 ,邵 琦 ,程炳嵩 ,等. 大豆光合速率和气孔导度对水分胁迫的响应 [J]. *植物学报( 英文版)* ,1991 , 33( 1) : 43 – 49.
- [18] 梁银丽 ,张成娥. 冠层温度-气温差与作物水分亏缺关系的研究 [J]. *生态农业研究* 2000 ,8( 1) : 26 – 28.
- [19] Bohnert H J ,Nelson D E ,Jensen R G. Adaptations to environment stresses [J]. *The Plant Cell Online* ,1995 ,7 ( 7) : 1099 – 1111.
- [20] Shao H B ,Liang Z S ,Shao M. Changes of anti-oxidative enzymes and MDA content under soil water deficits among 10 wheat ( *Triticum aestivum* L. ) genotypes at maturation stage [J]. *Colloids and Surfaces B-Biointer-faces* 2005 ,45( 1) : 7 – 13.
- [21] 张文英 ,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.
- [22] 宋新颖 ,鄢 爽 ,张洪生 ,等. 土壤水分胁迫对不同品种冬小麦生理特性的影响 [J]. *华北农学报* 2014 ,29 ( 2) : 174 – 180.
- [23] 罗 俊. 甘蔗叶绿体荧光参数、MDA 含量及膜透性与耐旱性的关系 [J]. *甘蔗糖业* ,1999 ,3( 6) : 12.
- [24] 周广生. 水稻抗旱性早期鉴定指标筛选与节水机理的研究 [D]. 武汉: 华中农业大学 2006.
- [25] 张卫星 ,朱德峰. 水分亏缺对水稻生长发育、产量和稻米品质影响的相关研究 [J]. *中国稻米* ,2007( 5) : 1 – 4.