



# 抽穗期干旱复水对机插水稻抗氧化酶活性及根系活力的影响

刘芬<sup>1</sup>, 屈成<sup>1</sup>, 王悦<sup>1,2</sup>, 陈光辉<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>湖南农业大学农学院, 长沙 410128; <sup>2</sup>水稻油菜抗病育种湖南省重点实验室, 长沙 410128)

**摘要:**【目的】研究抽穗期干旱复水对机插水稻品种抗氧化酶活性及根系活力的影响, 探讨不同水稻品种间抗旱性的差异, 以为抗旱品种筛选及水稻高产机制研究提供理论参考。【方法】以南方稻区常用的11份水稻品种为试验材料, 抽穗期采用开沟放水、自然落干方式进行干旱处理, 待土壤含水量降至土壤饱和含水量的50%~60%时开沟灌入2~3 cm水层进行复水处理, 复水后3 d取样测定叶片的叶绿素含量、抗氧化酶活性、丙二醛(MDA)含量及根系活力等指标, 对比品种间的生理特性差异并进行相关性分析和聚类分析。【结果】不同品种抽穗期叶片的叶绿素含量存在差异, 主要以叶绿素a的差异最明显, 其中两优早17的叶绿素a含量(4.59 mg/g)最高, 其次为中佳糯(4.30 mg/g)。中佳早18和湘早籼32号的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性较强, 但其MDA含量也较高, 可能受环境胁迫的影响较大。抽穗期干旱后复水条件下11份水稻品种根系活力排序为两优早17>24d61>陆两优996>中佳糯>湘早籼32号>珍桂矮1号>24d44>湘早籼24号>中佳早18>株两优819>中早39。叶片各生理指标的相关性分析结果表明, 根系活力与叶片总叶绿素含量呈显著正相关( $P<0.05$ ), 与抗氧化酶活性呈负相关。聚类分析结果表明, 11份水稻品种可分为三大类, 第Ⅰ类为干旱敏感型, 分别为24d44、株两优819、中早39、湘早籼24号、24d61和湘早籼32号, 该类型的根系活力和叶绿素含量较低; 第Ⅱ类为中度抗旱型, 包含珍桂矮1号、陆两优996和中佳早18, 该类型总叶绿素含量较低但根系活力较强; 第Ⅲ类为抗旱基因型, 包括中佳糯和两优早17, 该类型具有较高的光合色素含量和根系活力。【结论】根系活力和叶绿素含量是抗旱品种筛选的重要指标, 其中两优早17和中佳糯是抗旱基因型品种, 适合在我国南方丘陵缺水地区推广种植。

**关键词:** 水稻; 干旱复水; 抗氧化酶活性; 抽穗期; 聚类分析

中图分类号: S511.01

文献标志码: A

文章编号: 2095-1191(2020)01-0065-07

## Effects of drought rewatering at heading stage on antioxidant enzyme activity and root activity of machine-transplanted rice

LIU Fen<sup>1</sup>, QU Cheng<sup>1</sup>, WANG Yue<sup>1,2</sup>, CHEN Guang-hui<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>College of Agronomy, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; <sup>2</sup>Hunan Provincial Key Laboratory of Rice and Rapeseed Breeding for Disease Resistance, Changsha 410128, China)

**Abstract:** 【Objective】To study the effects of drought rewatering at heading stage on antioxidant enzyme activities and root activity of rice varieties, and to explore the physiological mechanisms of the differences in drought resistance among different rice varieties, with a view to providing theoretical references for the selection of drought-resistant varieties and the study of high-yield rice. 【Method】Eleven rice varieties commonly used in southern rice areas were used as test materials. Trenching was used to release water at the heading stage, and it was naturally dried for drought treatment. When the soil water content reached 50%-60% of the saturated water content, the ditch was filled with 2-3 cm water after rehydration treatment, samples were taken 3 d after to determine chlorophyll content, antioxidant enzyme activity, malondialdehyde(MDA) content and root vitality. The differences in physiological characteristics among varieties were compared, and correlation analysis and clustering were performed. 【Result】The chlorophyll content of leaves of different varieties at heading stage was different, and the difference of chlorophyll a was the most obvious. The chlorophyll a content of the variety Liangyouzao 17(4.59 mg/g) was the highest, followed by Zhongjianuo(4.30 mg/g). The cultivars Zhongjiazao 18 and Xiangzaoxian No.32 had strong activities of superoxide dismutase(SOD) and peroxidase(POD), but their MDA content was also high, which may be affected by environmental stress. The order of root activity of 11 rice cultivars under drought rewatering at the heading stage was Liangyouzao 17>24d61>Luliangyou 996>Zhongjianuo>Xiangzaoxian No.32>

收稿日期: 2019-02-20

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFD0301005); 湖南省自然科学基金项目(2017JJ3113); 湖南省教育厅优秀青年项目(16B127)

作者简介: \*为通讯作者, 陈光辉(1968-), 教授, 主要从事水稻机械化高产栽培研究工作, E-mail: cgh68@163.com。刘芬(1993-), 研究方向为种子生理生化, E-mail: liufen410@163.com

Zhenguiai No.1>24d44>Xiangzaoxian No.24>Zhongjiacao 18>Zhuliangyou 819>zhongzao 39. Correlation analysis results of various physiological indexes of leaves showed that root vigor was significantly positively correlated with total chlorophyll content of leaves ( $P<0.05$ ), and negatively correlated with antioxidant enzyme activity. The results of cluster analysis showed that the 11 rice varieties could be divided into three major categories. The first type was drought-sensitive and included six varieties with low root vigor and chlorophyll content, which were 24d44, Zhuliangyou 819, Zhongzao 39, Xiangzaoxian No.24, 24d61 and Xiangzaoxian No.32, respectively. Type II was moderate drought resistance type including Zhenguiai No.1, Luliangyou 996 and Zhongjiacao 18. Type III was drought resistance type including Zhongjianuo and Liangyouzao 17, which had high photosynthetic pigment content and root vigor. 【Conclusion】Root vigor and chlorophyll content are important indicators for selection of drought-resistant varieties. Liangyouzao 17 and Zhongjianuo are drought-resistant genotypes, which are suitable for promotion in the hilly and water-scarce areas of southern China.

**Key words:** rice; rewatering after drought; antioxidant enzyme activity; heading stage; cluster analysis

**Foundation item:** National Key Research and Development Project of China (2018YFD0301005); Hunan Natural Science Foundation(2017JJ3113); Hunan Education Department Excellent Youth Project (16B127)

## 0 引言

【研究意义】随着全球气候变化,水资源短缺加剧,干旱胁迫已成为制约水稻产量提高的重要因素之一(付坚等,2013)。干旱胁迫可打破水稻叶片活性氧的平衡,使植株体内产生大量活性氧,降低细胞膜的稳定性并加剧膜的过氧化,并可引起气孔关闭,减少蒸腾作用,降低叶绿素含量和光合速率,最终影响水稻产量(戴高兴,2004;刘照等,2011)。抽穗开花期是水稻对干旱最敏感的时期,此时遭遇干旱将会降低结实率和千粒重,进而降低水稻产量(Matsui et al., 2001; Belder et al., 2004)。研究表明,干旱结束后复水可影响植株的抗氧化酶活性和丙二醛(MDA)含量,使植株生长产生补偿效应,但不同品种间的反应及恢复速度存在差异(蔡昆争等,2008;郭贵华等,2014;刘晶等,2017)。因此,研究水稻叶片抽穗期遭遇干旱后复水的生理响应机理,对培育和筛选抗旱水稻品种具有重要意义。【前人研究进展】目前生产上所用的水稻品种耐旱性差异较大。陈小荣等(2013)研究表明,干旱处理后水稻剑叶可溶性糖、游离脯氨酸、MDA含量和抗氧化酶活性均显著高于对照,但复水后均下降。蔡昆争等(2008)研究发现,干旱胁迫后水稻叶绿素含量下降,根系活力增强,复水后叶绿素含量和根系活力仍受到一定影响。陈亮等(2016)通过研究水稻孕穗期干旱处理复水后的生理特性,发现抗旱性强的水稻品种抗氧化酶活性能恢复至正常水平,但抗旱性弱的品种其抗氧化酶活性无法恢复,且干旱处理会导致产量降低。谢华英等(2016)研究认为,抽穗期干旱胁迫会对杂交稻冈优725的每穗粒数、千粒重和产量造成影响,随着胁迫时间延长和程度加重,水稻产量下降更明显。于美芳等(2017)研究发现,分蘖期遭遇干旱胁迫会降低水稻叶片光合效率,有效分蘖数和穗粒数也显著下降。杨安中等(2017)研究表明,孕穗期

干旱胁迫会降低水稻叶片的MDA含量和过氧化物酶活性,减少其有效穗数和每穗实粒数。【本研究切入点】关于干旱胁迫对水稻生理影响的研究甚多,但主要集中在分蘖期和孕穗期干旱对水稻叶片细胞的伤害及产量的影响,尚未见有关抽穗期干旱复水对水稻抗氧化酶活性及根系活力影响的研究。【拟解决的关键问题】以南方稻区常用的11份水稻品种为试验材料,在抽穗期采用开沟放水、自然落干方式进行干旱处理,待土壤水含量降至土壤饱和水含量的50%~60%时,开沟灌入2~3 cm水层进行复水处理,复水后3 d取样测定水稻叶片的叶绿素含量、抗氧化酶活性、MDA含量及根系活力,探讨不同水稻品种抗旱性差异的生理机制,以期为抗旱品种筛选及水稻高产机制研究提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验选取的11份水稻材料均为南方稻区大面积推广的品种,其详细信息见表1。

### 1.2 试验方法

试验在湖南省浏阳市沿溪镇花园村河东农场进行,基地大田由水泥田埂隔成若干小区,能有效控制田间水分排放。供试土壤养分状况:碱解氮、有效磷和速效钾含量分别为46.29、12.79和150.14 mg/kg, pH 5.7。于2017年3月23日播种,湿润育秧,4月15日机插,所有品种同一天插完,机插株行距25 cm×14 cm,缺兜率超过5%适当补兜。试验所有磷肥做基肥一次性施入,氮肥、钾肥分别做基肥和蘖肥,按3:2比例施入,其中,氮肥按照施纯N 120 kg/ha,磷肥按照施P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 60 kg/ha、钾肥按照施K<sub>2</sub>O 96 kg/ha施用。在6月27日50%的水稻开始抽穗时进行干旱处理,开沟放水、自然落干。用手持式ProCheck多功能土壤水分检测仪(美国Decagon Devices公司)进行追踪测定,7月4日待土壤水含量降至土壤饱和水含量的

表 1 供试水稻材料信息

Table 1 The information of the rice materials

品种编号 Variety No.	品种名称 Variety name	类型 Type	提供单位 Provider
A1	中佳糯	籼型常规稻	湖南金健种业科技有限公司
A2	24d61	籼型常规稻	广西农业科学院水稻研究所
A3	珍桂矮1号	籼型常规稻	广东省农业科学院水稻研究所
A4	湘早籼24号	籼型常规稻	湖南省水稻研究所
A5	中佳早18	籼型常规稻	江西科源种业有限公司
A6	24d44	籼型常规稻	广西农业科学院水稻研究所
A7	中早39	籼型常规稻	中国水稻研究所
A8	湘早籼32号	籼型常规稻	湖南省水稻研究所
A9	两优早17	籼型杂交稻	湖南金健种业科技有限公司
A10	陆两优996	籼型杂交稻	湖南农业大学水稻研究所
A11	株两优819	籼型超级杂交稻	湖南亚华种业科学研究院

50%~60%时,开沟灌入2~3 cm水层进行复水处理,此时水稻正处于灌浆期。复水处理后3 d每处理取水稻剑叶3 g,重复4次,液氮速冻后放入-80 ℃冰箱保存备用,待测定各项生理生化指标。其他田间管理均按照当地措施实施。

### 1.3 测定项目及方法

在抽穗期干旱复水后选取无病虫害的剑叶和根系,分别测定叶绿素含量、抗氧化酶活性、MDA含量和根系活力等生理生化指标,每项指标测定4次重复。叶片叶绿素含量采用乙醇提取法测定(明华等,2007);超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定(王成章等,2007);过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚比色法测定(黄智等,2010);MDA含量采用硫代巴比妥酸(TCA-TBA)显色法测定(Xiong et al.,2013);根系活力采用 $\alpha$ -萘胺法测定(Tang et al.,2005)。

### 1.4 统计分析

试验数据采用Excel 2007进行统计与制图,并以DPS 7.05进行方差分析,SPSS 12.0进行聚类分析,采用Duncan's新复极差法分析处理间的差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 抽穗期干旱复水对机插水稻光合色素的影响

叶绿素是植物光合作用中传递和捕获能量最重要的色素,能反映植物光合速率的强弱、氮利用效率、生理胁迫和生长发育状况等(Tang et al.,2005)。由表2可知,不同机插水稻品种中,叶绿素a含量以A9品种最高,达4.59 mg/g,除与A1品种叶绿素a含量(4.30 mg/g)差异不显著( $P>0.05$ ,下同)外,显著高于其他品种( $P<0.05$ ,下同),其中较叶绿素a含量最低的A5品种(3.12 mg/g)高47.12%;叶绿素b含量在不同水稻品种间均差异不显著;总叶绿素含量以A1品种最高(7.27 mg/g),A5品种最低(4.76 mg/g),二者差异达显著水平。类胡萝卜素含量以A9品种最高(1.38 mg/g),A1品种次之(1.29 mg/g),A9品种类胡萝卜素含量显著高于除A1和A10外的其他品种。品种间叶绿素a/b无显著差异,其中以A2、A4、A6和A8品种的叶绿素a/b值相对较小,可能是叶绿素a/b与品种抗旱性有关。由此可知,不同水稻品种在抽穗期干旱复水后的光合色素含量存在差异,且主要以叶绿素a的差异最明显。

表 2 抽穗期干旱复水对机插水稻光合色素含量的影响

Table 2 Effects of drought rewatering at heading stage on photosynthetic pigment content of machine-transplant rice seedlings

品种编号 Variety No.	叶绿素a(mg/g) Chlorophyll a	叶绿素b(mg/g) Chlorophyll b	类胡萝卜素(mg/g) Carotenoid	总叶绿素(mg/g) Total chlorophyll	叶绿素a/b Chlorophyll a/b
A1	4.30±0.39ab	2.97±0.86	1.29±0.09ab	7.27±1.19a	1.45±0.41
A2	3.44±0.18cd	3.08±1.50	1.06±0.07cd	6.52±1.59a	1.11±0.92
A3	3.66±0.41d	1.65±0.35	1.12±0.11bcd	5.31±0.76ab	2.21±0.20
A4	3.52±0.09cd	2.45±1.01	1.12±0.01bcd	5.97±1.05ab	1.43±0.57
A5	3.12±0.47d	1.64±0.70	0.99±0.12d	4.76±1.05b	1.90±0.68
A6	3.36±0.24cd	3.06±1.13	1.06±0.12cd	6.42±1.07a	1.10±0.47
A7	3.58±0.30cd	2.65±0.36	1.12±0.08bcd	6.23±0.64a	1.35±0.09
A8	3.52±0.17cd	3.26±1.23	1.09±0.06cd	6.78±1.07a	1.08±0.60
A9	4.59±0.44a	2.31±0.69	1.38±0.08a	6.91±1.11a	1.99±0.46
A10	3.86±0.05bc	1.98±0.19	1.22±0.01abc	5.85±0.24ab	1.95±0.15
A11	3.65±0.27cd	2.97±0.88	1.14±0.06bcd	6.63±1.14a	1.23±0.35

同列数据后不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )

Different lowercase letters in the same column represented significant difference( $P<0.05$ )



### 2.2 抽穗期干旱复水对机插水稻SOD和POD活性的影响

SOD是植物体内重要的抗氧化酶,能消除植物新陈代谢中产生的有毒物质,延缓叶片衰老(李树杏等,2014)。由图1可看出,11份机插水稻品种中,以A8品种的SOD活性最高,达688.37  $\mu\text{mol/gFW}$ ,显著高于其他品种;其次是品种A5和A11,分别为648.48和608.92  $\mu\text{mol/gFW}$ ;SOD活性最低的为品种A10,仅219.61  $\mu\text{mol/gFW}$ 。

POD是以过氧化氢( $\text{H}_2\text{O}_2$ )为催化底物的主要氧化酶之一,其活性与植物的生长发育、呼吸作用和光合作用有关(Shah et al.,2001)。由图2可看出,A5品种的POD活性最强,达222.12  $\mu\text{mol/gFW}$ ;其次是品种A4和A8,分别为208.19和198.42  $\mu\text{mol/gFW}$ ;POD活性最低的是A10品种,仅70.68  $\mu\text{mol/gFW}$ 。

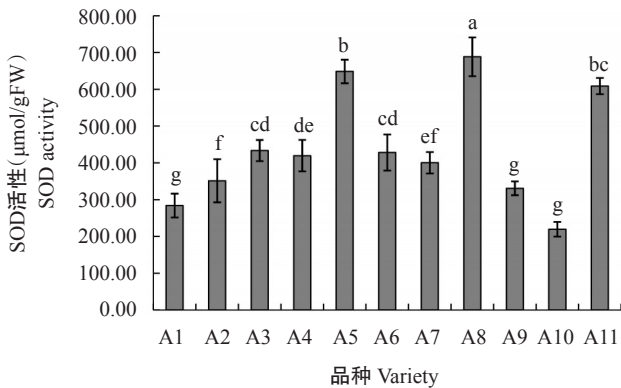


图1 不同水稻品种抽穗期干旱复水后叶片的SOD活性  
Fig.1 SOD activity of leaves at heading stage of different rice varieties after drought rewetting

图柱上不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。图2~图4同  
Different lowercase letters on the bar represented significant difference ( $P<0.05$ ). The same was applied in Fig.2-Fig.4

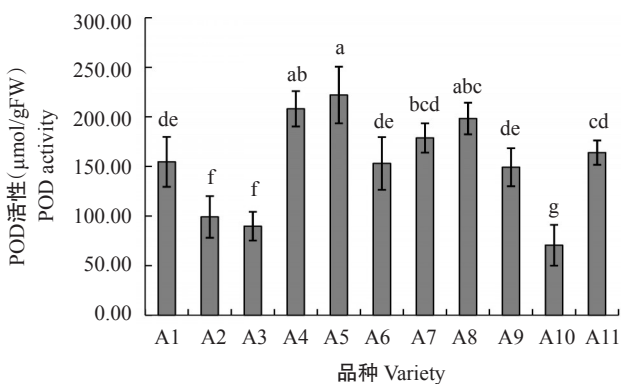


图2 不同水稻品种抽穗期干旱复水后叶片的POD活性  
Fig.2 POD activity of leaves at heading stage of different rice varieties after drought rewetting

### 2.3 抽穗期干旱复水对机插水稻MDA含量的影响

MDA是膜脂氧化的最终产物,能反映植物细胞遭受逆境破坏的程度和品种的抗旱能力(梁丽娜

等,2018)。由图3可看出,A8品种的MDA含量最高,达12.89  $\mu\text{mol/gFW}$ ,显著高于其他品种;其次是品种A7和A5,MDA含量分别为10.44和9.55  $\mu\text{mol/gFW}$ ;A4品种的MDA含量最低,仅5.28  $\mu\text{mol/gFW}$ 。

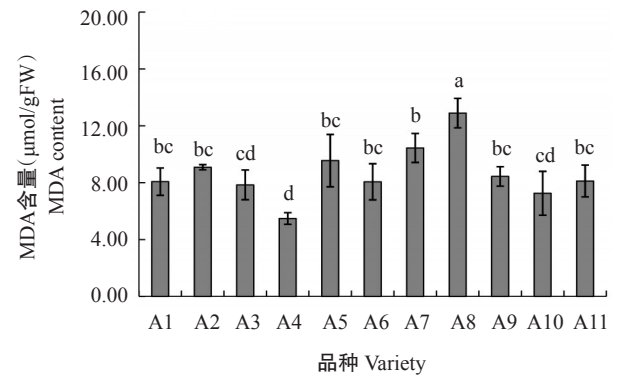


图3 不同水稻品种抽穗期干旱复水后叶片的MDA含量  
Fig.3 MDA content of leaves at the heading stage of different rice varieties after drought rewetting

### 2.4 抽穗期干旱复水对机插水稻根系活力的影响

根系活力可衡量根系的吸收、合成、氧化和还原能力(卞金龙等,2017)。由图4可看出,抽穗期干旱后复水条件下11份机插水稻品种中根系活力排序为A9>A2>A10>A1>A8>A3>A6>A4>A5>A11>A7。A9品种的根系活力最强,达26.06 mg/g,除与A2品种差异不显著外,显著高于其他品种。A7品种的根系活力最弱,仅2.43 mg/g,显著低于A1、A2、A3、A8、A9和A10品种。

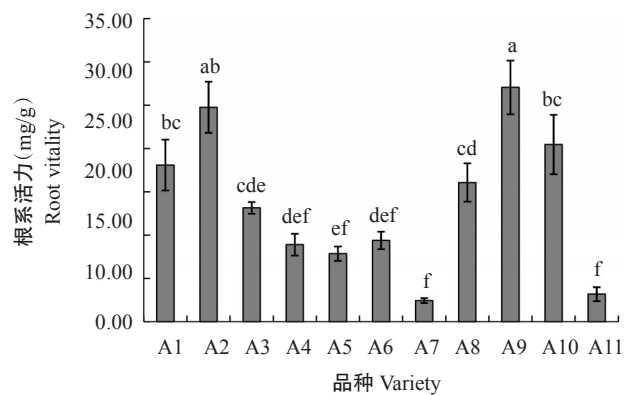


图4 不同水稻品种抽穗期干旱复水后的根系活力结果  
Fig.4 Root activity of different rice varieties at heading stage after drought rewetting

### 2.5 机插水稻叶片生理生化指标的相关性分析结果

由表3可知,机插水稻叶片总叶绿素含量与根系活力的相关系数为0.66,相关性达显著水平,但与SOD和POD活性及MDA含量均呈负相关,相关性不显著;SOD活性与POD活性呈显著正相关;其他指标间的相关性未达显著水平。由此可见,叶片的总叶

表 3 机插水稻抽穗期干旱复水后叶片生理生化指标的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of leaves physiological and biochemical indexes of drought rewatering at heading stage of machine-transplant rice

指标 Index	总叶绿素含量 Total chlorophyll content	SOD活性 SOD activity	POD活性 POD activity	MDA含量 MDA content	根系活力 Root activity
总叶绿素含量 Total chlorophyll content	1.00	-0.28	-0.32	-0.31	0.66*
SOD活性 SOD activity		1.00	0.62*	0.54	-0.51
POD活性 POD activity			1.00	0.28	-0.52
MDA含量 MDA content				1.00	-0.01
根系活力 Root activity					1.00

\*表示显著相关( $P<0.05$ )\* represented significant correlation( $P<0.05$ )

绿素含量可反映植株地下部分的生长情况,提高叶绿素含量可增强根系活力,促进根系生长。

## 2.6 不同机插水稻品种的聚类分析结果

根据抽穗期干旱复水处理后水稻叶片的叶绿素含量、SOD活性、POD活性、MDA含量及根系活力结果,采用欧式距离离差平方和法对11份水稻品种的耐旱性进行聚类分析,结果(图5)表明,11份水稻品种可分为三大类。第Ⅰ类为干旱敏感型,分别为24d 44、株两优819、中早39、湘早粘24号、26d61和湘早粘32号共6个品种,占比54.55%,该类品种的根系活力和叶绿素含量较低;第Ⅱ类为中度抗旱型,包含珍珠矮1号、陆两优996和中佳早18共3个品种,占比27.27%,该类品种总叶绿素含量较低但根系活力较强;第Ⅲ类为抗旱基因型,包括中佳糯和两优早17,占比18.18%,该类品种具有较高的光合色素含量和根系活力。

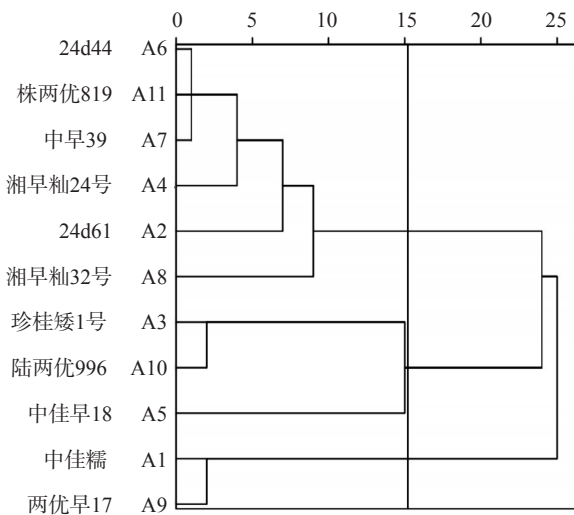


图 5 11份不同水稻品种耐旱性的聚类分析结果

Fig.5 Cluster analysis of drought tolerance of 11 rice varieties

## 3 讨论

叶绿素是与光合作用紧密相关的、最重要的色

素物质,可反映植物自身的光合强度和生长发育(Golldack et al., 2011)。本研究结果表明,不同水稻品种抽穗期叶绿素含量差异明显,主要是以叶绿素a的影响较明显,且杂交稻品种的叶绿素含量相对高于常规稻品种,与王英(2007)研究的杂交稻品种的叶绿素含量高于常规稻品种的结论基本一致,可能是杂交稻较常规稻有更大的生物量,从而通过改变碳水化合物分配与积累来调节光合作用的能力更强。

抗氧化酶广泛存在于植物组织内,可清除植物体内的活性氧自由基(ROS),减少细胞膜结构和功能的破坏,在延缓叶片衰老、延长光合作用和抵御逆境胁迫方面发挥重要作用(侯立刚等, 2012;郭丽丽等, 2015)。魏炜等(2003)研究发现,不同基因型品种间的酶活性存在明显差异,抗旱性强的品种酶活性上升幅度越大,抵抗逆境能力越强。姜慧芳和任小平(2004)研究认为,在干旱胁迫下,品种的抗旱性与抗氧化酶活性和抗衰老能力呈正相关。本研究结果表明,不同水稻品种在抽穗期干旱复水后,其叶片SOD和POD活性存在明显差异,以湘早粘24号、中佳早18和湘早粘32号的SOD和POD活性较高,说明这3个品种的抗逆能力较强,能防止膜系统受到损伤。付光玺等(2009)、张文英等(2011)研究认为,品种间的MDA含量变化存在一定差异,与抗旱性较弱的品种相比,抗旱性较强的品种MDA含量通常增加幅度较小。郭贵华等(2014)研究表明,抗旱性强的品种有较高的活性氧来消除多余的MDA,并使MDA含量处于较低状态。本研究中,中佳早18和湘早粘32号的MDA含量较高,但SOD和POD活性也相对较高,可能是较高的MDA含量使细胞膜受到的伤害程度较严重,复水后为减缓活性氧对植株的伤害,植株会通过提高其抗氧化酶活性来修复损伤。

根系活力与植物的生命活动紧密相关,对地上部分生长起重要的调控作用,与叶片衰老程度密切相关(张巍巍等, 2009)。本研究结果表明,两优早17

的根系活力较强,且叶绿素a含量也较高;同时,相关性分析结果发现,总叶绿素含量与根系活力呈显著正相关,与其他指标均呈负相关;聚类分析结果也证实两优早17属于抗旱基因型品种,与郭士伟等(2012)研究发现植株根系活力下降会导致植株衰老的结果基本一致。

本研究探讨了抽穗期干旱复水对不同水稻品种抗氧化酶活性及根系活力的影响,但干旱复水后,植株的整个生理应答机制是一个复杂的过程,因此,今后应进一步研究抗旱基因型品种两优早17和中佳糯在不同生育期干旱后复水的修复补偿效应及其内在机制,为节水栽培和抗旱育种提供更深入的理论依据。

## 4 结论

机插水稻抽穗期干旱复水后,不同品种间生理特性表现差异明显,根系活力和叶绿素含量是抗旱品种筛选的重要指标。11个供试品种,中两优早17和中佳糯的叶绿素含量较高,根系活力较强,属抗旱基因型品种,适合在我国南方丘陵缺水地区推广种植。

### 参考文献:

- 卜金龙,蒋玉兰,刘艳阳,冯咏芳,刘贺,夏仕明,刘立军. 2017. 干湿交替灌溉对抗旱性不同水稻品种产量的影响及其生理原因分析[J]. 中国水稻科学,31(4):379-390. [Bian J L, Jiang Y L, Liu Y Y, Feng Y F, Liu H, Xia S M, Liu L J. 2017. Effects of alternate wetting and drying irrigation on grain yield in rice cultivars with different drought resistance and its physiological mechanism[J]. Chinese Journal of Rice Science,31(4):379-390.]
- 蔡昆争,吴学祝,骆世明. 2008. 不同生育时期土壤干旱后复水对水稻生长发育的补偿效应[J]. 灌溉排水学报,27(5):34-36. [Cai K Z, Wu X Z, Luo S M. 2008. Compensatory effects of re-watering after soil drying on rice growth and development[J]. Journal of Irrigation and Drainage,27(5):34-36.]
- 陈亮,汪本福,江元元,曹湊贵,李萍. 2016. 孕穗期干旱及复水对水稻叶片生理生化和产量的影响[J]. 中国稻米,22(1):59-64. [Chen L, Wang B F, Jiang Y Y, Cao C G, Li P. 2016. Effects of drought and re-watering on rice physiological and biochemical indexes of leaves and grain yield at booting stage[J]. China Rice,22(1):59-64.]
- 陈小荣,刘灵燕,严崇虎,钟蕾,朱昌兰,彭小松,贺晓鹏,傅军如,欧阳林娟,贺浩华. 2013. 抽穗期干旱复水对不同产量早稻品种结实及一些生理指标的影响[J]. 中国水稻科学,27(1):77-83. [Chen X R, Liu L Y, Yan C H, Zhong L, Zhu C L, Peng X S, He X P, Fu J R, Ouyang L J, He H H. 2013. Effects of rewatering after drought at heading date on seed setting and some physiological indexes in early rice varieties with different yield[J]. Chinese Journal of Rice Science,27(1):77-83.]
- 戴高兴. 2004. 模拟干旱下耐低钾水稻幼苗的抗旱生理研究[D]. 长沙:湖南农业大学. [Dai G X. 2004. Study on the physiological characteristics of K-tolerant rice seedlings under simulated drought[D]. Changsha:Hunan Agricultural University.]
- 付光玺,朱伟,杨露露,周毅,汪建飞,肖新. 2009. 节水灌溉对水稻抗逆生理性状的影响[J]. 中国农学通报,25(2):105-108. [Fu G X, Zhu W, Yang L L, Zhuo Y, Wang J F, Xiao X. 2009. Water-saving irrigation on stress-resistance physiological factors of rice[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin,25(2):105-108.]
- 付坚,Linkun GU,郭怡卿,Liyuan ZHANG,王玲仙,李定琴,王波,Jeff Qingxi SHEN,程在全. 2013. 干旱胁迫的水稻根高效酵母双杂交体系建立[J]. 中国水稻科学,27(2):198-202. [Fu J, Gu L K, Guo Y Q, Zhang L Y, Wang L X, Li D Q, Wang B, Shen J Q X, Cheng Z Q. 2013. Construction and high-efficient screenings of a yeast two-hybrid cDNA library from the drought-stressed roots of rice [J]. Chinese Journal Rice Science,27(2):198-202.]
- 郭贵华,刘海艳,李刚华,刘明,李岩,王绍华,刘正辉,唐设,丁艳锋. 2014. ABA缓解水稻孕穗期干旱胁迫生理特性的分析[J]. 中国农业科学,47(22):4380-4391. [Guo G H, Liu H Y, Li G H, Liu M, Li Y, Wang S H, Liu Z H, Tang S, Ding Y F. 2014. Analysis of physiological characteristics about ABA alleviating rice booting stage drought stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 47(22):4380-4391.]
- 郭丽丽,刘改秀,郭琪,李昱莹,宋程威,侯小改. 2015. LED复合光质对洛阳红形态和生理特性的影响[J]. 核农学报,29(5):995-1000. [Guo L L, Liu G X, Guo Q, Li Y Y, Song C W, Hou X G. 2015. Effects of LED polychromatic light on morphological and physiological characteristics of 'Luoyang Hong' [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,29(5):995-1000.]
- 郭士伟,夏士健,朱虹霞,张云华,施卫明. 2012. 水稻根系活力测定方法及超级稻两优培九生育后期根系活力研究[J]. 土壤,44(2):308-311. [Guo S W, Xia S J, Zhu H X, Zhang Y H, Shi W M. 2012. Factors influencing collecting amount of rice roots bleeding and investigation on roots vigor after heading[J]. Soils,44(2):308-311.]
- 侯立刚,陈温福,马巍,赵国臣,齐春艳,刘亮,孙洪娇. 2012. 低温胁迫下不同磷营养对水稻叶片质膜透性及抗氧化酶活性的影响[J]. 华北农学报,27(1):118-123. [Hou L G, Chen W F, Ma W, Zhao G C, Qi C Y, Liu L, Sun H J. 2012. Effects of different phosphate fertilizer application on permeability of membrane and antioxidative enzymes in rice under low temperature stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica,27(1):118-123.]
- 黄智,戴思慧,马凌珂,孙小武. 2010. 西瓜种子萌发过氧化物酶活性变化的研究[J]. 湖南农业科学,(9):43-45. [Huang Z, Dai S H, Ma L K, Sun X W. 2010. Changes of peroxidase activity in the seed germination of watermelon [J]. Hunan Agricultural Sciences, (9):43-45.]
- 姜慧芳,任小平. 2004. 干旱胁迫对花生叶片SOD活性和蛋白质的影响[J]. 作物学报,30(2):169-174. [Jiang H F, Ren X P. 2004. The effect on SOD activity and protein content in groundnut leaves by drought stress[J]. Acta



- Agronomica Sinica, 30(2):169-174.]
- 李树杏, 郭慧, 李敏, 涂敏, 王丽丽, 马均, 王明田. 2014. 水稻对幼穗形成期水分胁迫后复水的响应[J]. 华北农学报, 29(S1):206-212. [Li S X, Guo H, Li M, Tu M, Wang L L, Ma J, Wang M T. 2014. The responding of rice after water stress in young panicle formation stage[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 29(S1):206-212.]
- 梁丽娜, 刘雪, 唐勋, 文义凯, 司怀军, 张宁. 2018. 干旱胁迫对马铃薯叶片生理生化指标的影响[J]. 基因组学与应用生物学, 37(3):1343-1348. [Liang L N, Liu X, Tang X, Wen Y K, Si H J, Zhang N. 2018. Effect of drought stress on physiological and biochemical indexes of potato leaves[J]. Genomics and Applied Biology, 37(3):1343-1348.]
- 刘晶, 张鹤婷, 殷悦, 陈惠萍. 2017. 外源硫化氢对干旱胁迫下萌发水稻种子抗氧化代谢的影响[J]. 南方农业学报, 48(1):31-37. [Liu J, Zhang H T, Yin Y, Chen H P. 2017. Effects of exogenous hydrogen sulfide on antioxidant metabolism of rice seed germinated under drought stress[J]. Journal of Southern Agriculture, 48(1):31-37.]
- 刘照, 高焕焯, 王三根. 2011. 高温干旱双重胁迫对水稻剑叶光合特性的影响[J]. 西南师范大学学报, 36(3):161-165. [Liu Z, Gao H Y, Wang S G. 2011. Effect of high temperature and drought stress on the photosynthesis characteristics in rice[J]. Journal of Northwest Normal University, 36(3):161-165.]
- 明华, 胡春胜, 张玉铭, 程一松. 2007. 浸提法测定玉米叶绿素含量的改进[J]. 玉米科学, 15(4):93-95. [Ming H, Hu C S, Zhang Y M, Cheng Y S. 2007. Improved extraction methods of chlorophyll from maize[J]. Journal of Maize Sciences, 15(4):93-95.]
- 王成章, 李建华, 郭玉霞, 方丽云, 高永革. 2007. 光周期对不同休眠型苜蓿SOD、POD活性的影响[J]. 草地学报, 15(5):407-411. [Wang C Z, Li J H, Guo Y X, Fang L Y, Gao Y G. 2007. Effect of photoperiod on SOD and POD activities in alfalfa varieties with different fall dormancy[J]. Acta Agrestia Sinica, 15(5):407-411.]
- 王英. 2007. 土壤-水稻系统镉生物有效性的动态特征[D]. 南宁:广西大学. [Wang Y. 2007. Dynamic characteristic of biological validity of Cd in soil-rice system[D]. Nanning:Guangxi University.]
- 魏炜, 赵欣平, 吕辉, 刘克武, 喻东. 2003. 三种抗氧化酶在小麦抗干旱逆境中的作用初探[J]. 四川大学学报, 40(6):1172-1175. [Wei W, Zhao X P, Lü H, Liu K W, Yu D. 2003. The study of the function of three antioxidant enzymes in wheat leaf under drought stress[J]. Journal of Sichuan University, 40(6):1172-1175.]
- 谢华英, 马均, 代邹, 李玥, 孙加威, 赵建红, 徐徽, 孙永健. 2016. 抽穗期高温干旱胁迫对杂交水稻产量及生理特性的影响[J]. 杂交水稻, 31(1):62-69. [Xie H Y, Ma J, Dai Z, Li Y, Sun J W, Zhao J H, Xu H, Sun Y J. 2016. Effects of high temperature and drought stress in heading stage on grain yield and physiological characteristics of hybrid rice[J]. Hybrid Rice, 31(1):62-69.]
- 杨安中, 段素梅, 吴文革, 陈刚. 2017. 孕穗期干旱胁迫对超级稻剑叶部分生理指标及产量的影响[J]. 分子植物育种, 15(2):685-690. [Yang A Z, Duan S M, Wu W G, Chen G. 2017. Effects of drought stress at booting stage on physiological index and yield of super rice[J]. Molecular Plant Breeding, 15(2):685-690.]
- 于美芳, 王新鹏, 段云轩, 田雪飞, 贾琰, 赵宏伟. 2017. 分蘖期干旱胁迫对寒地粳稻光合特性及产量形成的影响[J]. 核农学报, 31(9):1794-1802. [Yu M F, Wang X P, Duan Y X, Tian X F, Jia Y, Zhao H W. 2017. Effect of drought stress at tillering stage on photosynthetic characteristics and yield formation of cold-region rice[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 31(9):1794-1802.]
- 张巍巍, 郑飞翔, 王效科, 冯兆忠, 欧阳志云. 2009. 臭氧对水稻根系活力、可溶性蛋白含量与抗氧化系统的影响[J]. 植物生态学报, 33(3):425-432. [Zhang W W, Zheng F X, Wang X K, Feng Z Z, Ouyang Z Y. 2009. Effects of ozone on root activity, soluble protein content and antioxidant system in *Oryza sativa* roots[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 33(3):425-432.]
- 张文英, 智慧, 柳斌辉, 李伟, 王永芳, 李海权, 贾冠清, 栗雨勤, 刁现民. 2011. 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, 26(3):128-133. [Zhang W Y, Zhi H, Liu B H, Li W, Wang Y F, Li H Q, Jia G Q, Li Y Q, Diao X M. 2011. Relationship between drought tolerance ability and some physiological characteristics of foxtail millet at booting stage[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 26(3):128-133.]
- Belder P, Bouman B A M, Cabangon R, Lu G A, Quilang E J P, Li Y H, Spiertz J H J, Tuong T P. 2004. Effect of water-saving irrigation on rice yield and water use in typical lowland conditions in Asia[J]. Agricultural Water Management, 65(3):193-210.
- Golldack D, Lüking I, Yang O. 2011. Plant tolerance to drought and salinity: Stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network[J]. Plant Cell Reports, 30(8):1383-1391.
- Matsui T, Omasa K, Horie T. 2001. The Difference in sterility due to high temperatures during the flowering period among japonica-rice varieties[J]. Plant Production Science, 4(2):90-93.
- Tang Y L, Wen X G, Lu C M. 2005. Differential changes in degradation of chlorophyll-protein complexes of photosystem I and photosystem II during flag leaf senescence of rice[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 43(2):193-201.
- Shah K, Kumar R G, Verma S, Dubey R S. 2001. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings[J]. Plant Science, 161(6):1135-1144.
- Xiong Z Q, Tu X R, Wei S J, Huang L, Li X H, Lu H, Tu G Q. 2013. The mechanism of antifungal action of a new polyene macrolide antibiotic antifungalmycin 702 from streptomyces padanus JAU4234 on the rice sheath blight pathogen *Rhizoctonia solani*[J]. PLoS One, 8(8):e73884.