

# 水稻川香 29B 近等基因导入系苗期根系形态、叶片生理生化特性与抗旱性的关系

李其勇<sup>1</sup>, 朱从桦<sup>2</sup>, 李星月<sup>1</sup>, 易 军<sup>1</sup>, 武丙琳<sup>1</sup>, 符慧娟<sup>1</sup>, 张 鸿<sup>1</sup>

(1. 四川省农业科学院植物保护研究所/农业部西南作物有害生物综合治理重点实验室, 四川 成都 610066;

2. 四川省农业科学院作物研究所, 四川 成都 610066)

**摘 要:**为减少材料遗传背景差异,快速鉴定水稻抗旱性和筛选鉴定指标,以籼稻川香 29B 近等基因系及其轮回亲本川香 29B 为研究对象,在温室内于苗期采用反复干旱法进行干旱胁迫,测定苗期物质变化、形态指标、根系和叶片生理生化指标,分析各指标与抗旱性的关系,并通过相关分析和回归分析筛选抗旱鉴定指标。结果表明:苗期反复干旱胁迫导致 6 份供试材料根系干物质积累量和根冠比分别增加 25.59%、45.60% ( $P<0.05$ ),叶片中类胡萝卜素、丙二醛、脱落酸和乙烯含量的平均值分别提高 29.17%、6.03%、25.25%、40.74% ( $P<0.05$ ),可溶性蛋白质含量平均值提高 9.77%,叶片中过氧化物酶、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、吡咯喹-5-羧酸合成酶、鸟氨酸转氨酶和脯氨酸脱氢酶活性的平均值分别增加 11.81%、37.43%、25.91%、32.65%、31.46%、29.07% ( $P<0.05$ ),地上部干物质积累量、叶片 SPAD 值、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶片生长素、细胞分裂素、赤霉素的平均值分别下降 14.22%、9.00%、18.79%、55.32%、31.04%、19.29%、34.79% ( $P<0.05$ );川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B(C1) 的第 1 次干旱存活率、第 2 次干旱存活率和反复干旱存活率分别为 90.86%、82.86%、86.86%,均为最高,川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B(C3) 和川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B(C4) 的反复干旱存活率分别为 71.51%、72.72%,均显著低于其他 4 份材料。相关分析和逐步回归表明,根表面积、总根长及叶片还原性谷胱甘肽含量、过氧化物酶活的相对值可作为水稻苗期抗旱性鉴定指标。苗期反复干旱存活率可直接鉴定水稻苗期抗旱性。基于反复干旱存活率,川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B(C1) 苗期抗旱性最强。

**关键词:**水稻; 近等基因导入系; 抗旱性; 苗期; 根系形态; 生理生化特性

**中图分类号:**S511      **文献标志码:**A

## Relationship between root morphology, physiological and biochemical characteristics of leaves and drought resistance of Chuanxiang 29B near-isogenic introgression lines at seedling stage

LI Qiyong<sup>1</sup>, ZHU Conghua<sup>2</sup>, LI Xingyue<sup>1</sup>, YI Jun<sup>1</sup>,

WU Binglin<sup>1</sup>, FU Huijuan<sup>1</sup>, ZHANG Hong<sup>1</sup>

(1. Institute of Plant Protection, Sichuan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Integrated Pest Management on Crops in Southwest, Ministry of Agriculture, Chengdu, Sichuan 610066, China;

2. Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu, Sichuan 610066, China)

**Abstract:** To reduce the genetic background difference of materials, rapidly identify rice drought resistance and screen identification indicators, the seedlings of Chuanxiang 29B near-isogenic introgression lines and its recurrent parent Chuanxiang 29B were treated with the repeated drought stress in the greenhouse. The change of seedling matter, morphological indicators, root indicators and physiological biochemical indicators of leaves were measured to analyze the relations between each indicator and drought resistance and screen the identification indicators of drought resistance through correlation analysis and regression analysis. The results showed that root dry matter accu-

收稿日期:2021-10-14      修回日期:2022-01-26

基金项目:四川省现代农业学科建设推进工程(2021XKJS085)

作者简介:李其勇(1986-),男,四川蓬安人,硕士,副研究员,主要从事作物高效栽培和农产品绿色生产研究。E-mail: liqiyong627@163.com

通信作者:张鸿(1970-),男,四川南江人,研究员,主要从事作物高效栽培和农产品绿色生产研究。E-mail: zhh503@163.com

mulation and root-shoot ratio were significantly increased by 25.59% and 45.60% ( $P<0.05$ ) under the repeated drought stress at seedling stage. Average contents of carotenoid, malondialdehyde, abscisic acid and ethylene in leaves were significantly increased by 29.17%, 6.03%, 25.25%, 40.74% ( $P<0.05$ ), respectively. The average content of soluble protein was increased by 9.77%. The enzymatic activity mean values of peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), pyrroline-5-carboxylate synthetase (P5CS), ornithine  $\delta$ -aminotransferase ( $\delta$ -OAT) and proline dehydrogenase (ProDH) in leaf were increased by 11.81%, 37.43%, 25.91%, 32.65%, 31.46%, 29.07% ( $P<0.05$ ), respectively. On the contrary, the mean values of aboveground dry matter accumulation, leaf SPAD value, chlorophyll a content (Chl-a), chlorophyll b content (Chl-b), leaf auxin, leaf cytokinin, leaf gibberellin were decreased by 14.22%, 9.00%, 18.79%, 55.32%, 31.04%, 19.29%, 34.79% ( $P<0.05$ ), respectively. The first drought survival rate, the second drought survival rate and the repeated drought survival rate of Chuanxiang 29B/ASOMINORI//29B///29B (C1) were 90.86%, 82.86% and 86.86%, respectively, all of which were the highest. The repeated drought survival rates of Chuanxiang 29B/ASOMINORI//29B///29B (C3) and Chuanxiang 29B/ASOMINORI//29B///29B///29B (C4) were 71.51% and 72.72%, respectively, which were significantly lower than those of the other four materials. The correlation analysis and stepwise regression showed that the relative value of root surface area, total root length, reduced glutathione (GSH) content and peroxidase activity in leaves could be used as identification indicators of drought resistance at rice seedling stage. The repeated drought survival rate at seedling stage could be directly used to identify drought resistance of rice. Based on the repeated drought survival rate, Chuanxiang 29B/ASOMINORI//29B///29B (C1) had the strongest drought resistance in tested materials at seedling stage.

**Keywords:** rice; near-isogenic introgression lines; drought resistance; seedling stage; root morphology; physiological and biochemical characteristics

水稻是我国最主要的粮食作物之一,常年种植面积 3 000 万公顷,产量 2 亿吨左右,是世界上水稻产量第一、种植面积第二的国家<sup>[1]</sup>。水稻栽培耗水量大,有研究得出每生产 1 kg 谷粒需要 3 000 L 水<sup>[2]</sup>,而我国水资源十分贫乏,且时空分布极不均衡。水资源短缺和频繁的干旱日益成为制约水稻生产的重要环境因素<sup>[3]</sup>,测算研究表明干旱影响下,未来全球水稻产量的平均预期损失率可能达到 13.1% ( $\pm 0.4\%$ ),水稻干旱风险波动幅度和干旱风险增长的区域比例都将显著增加<sup>[4]</sup>。干旱胁迫可导致水稻种子发芽率下降<sup>[5]</sup>、幼苗成苗率降低<sup>[6]</sup>,在分蘖期、孕穗期、灌浆成熟期等主要生育期遭受干旱胁迫,水稻的光合生产能力显著下降,产量和稻米品质均有所降低<sup>[7-8]</sup>,不利于大田生产。为应对日益严重的干旱风险对水稻生产的挑战,在水资源时空因素限制下,应用抗旱品种是解决抗旱栽培的重要途径之一,而筛选鉴定抗旱水稻品种或育种材料,科学评价及准确预测水稻的抗旱性对水稻抗旱育种和栽培都具有重要意义。

水稻抗旱机制复杂,不同品种或材料在不同水分胁迫环境、不同生育阶段,其表现出的抗旱机制也存在差异<sup>[9-11]</sup>,水稻对水分胁迫适应亦是多种途

径共同作用的结果<sup>[12-14]</sup>。正由于此,不同研究者提出的水稻抗旱性鉴定指标很多,且不统一,主要包括抗旱系数、抗旱指数、产量相关指标、外观形态表型指标(芽、根系、叶片等)、生长发育指标、生理生化代谢指标<sup>[15-18]</sup>。相较于全生育期干旱胁迫处理,苗期进行干旱胁迫处理可将抗旱鉴定工作前移,具有工作量大、耗时短、可大批量进行的特点,得到了较多关注。苗期主要采用反复干旱法进行干旱胁迫研究<sup>[6,19-20]</sup>,筛选到了部分鉴定指标,如最大根长、根数、根鲜重、叶鲜重、超氧化物歧化酶(SOD)活性、还原性谷胱甘肽(GSH)含量等指标,并评价获得了一批抗旱材料。但苗期进行抗旱鉴定评价指标仍未统一,且多是采用水稻品种,在分析过程中多是形态指标、生理指标,为进一步研究干旱胁迫对水稻材料苗期的影响并筛选抗旱鉴定指标,以 5 份近等基因导入系及其轮回亲本川香 29B 为材料,在温室内进行苗期反复干旱胁迫,测定苗期水稻在水分胁迫下的形态、渗透调节物质、激素类物质、保护酶活性等多类指标,分析指标与抗旱性关系,筛选水稻苗期抗旱性鉴定的指标,并利用入选指标建立水稻苗期抗旱预测方程,为水稻苗期抗旱性鉴定及预测提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料为 5 份近等基因导入系及其轮回亲本川香 29B( 优质籼稻), 由四川省农业科学院作物所提供。以保持系川香 29B( 优异籼稻保持系, 已组配出多个优质高产品种在生产上应用) 为轮回亲本, ASOMINORI( 全球水稻分子育种计划的核心种质, 耐旱性强) 作供体亲本, 从连续回交 2 代后再自交的材料中通过初步耐旱试验获得材料 C1、C2 和 C3; 从连续回交 3 代后再自交的材料中通过初步耐旱试验获得材料 C4 和 C5。以此 5 份川香 29B 近等基因导入系( Chuanxiang 29B NILs) 为供试材料, 以保持系川香 29B 作为对照( 表 1)。

表 1 川香 29B 近等基因导入系材料及编号

| Table 1 Material codes of Chuanxiang 29B near-isogenic introgression lines                                              |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 供试材料<br>Experimental material                                                                                           | 编号<br>Code |
| 川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B<br>Chuanxiang 29B/ASOMINORI//Chuanxiang<br>29B//Chuanxiang 29B                         | C1         |
| 川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B<br>Chuanxiang 29B/ASOMINORI//Chuanxiang<br>29B//Chuanxiang 29B                         | C2         |
| 川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B<br>Chuanxiang 29B/ASOMINORI//Chuanxiang<br>29B//Chuanxiang 29B                         | C3         |
| 川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B//川香 29B<br>Chuanxiang 29B/ASOMINORI//Chuanxiang<br>29B//Chuanxiang 29B//Chuanxiang 29B | C4         |
| 川香 29B/ASOMINORI//川香 29B//川香 29B//川香 29B<br>Chuanxiang 29B/ASOMINORI//Chuanxiang<br>29B//Chuanxiang 29B//Chuanxiang 29B | C5         |
| 川香 29B Chuanxiang 29B(CK)                                                                                               | C6         |

1.2 试验设计

于 2017 年 6—7 月在中国水稻研究所富阳基地(30°5′N, 119°55′E) 温室内开展试验, 富阳属中纬度亚热带季风气候, 6、7 月的平均气温、降雨量、日照时长分别为 26.5℃ 和 28.6℃、112 mm 和 218 mm、98 h 和 220 h, 试验土质为黏性水稻土。挑选籽粒饱满的水稻种子, 浸种 48 h, 于 37℃ 恒温培养箱中催芽, 待种子露白后播种。采用大钵育秧, 每钵 3 粒, 置于大棚培育出苗, 每个材料播种 12 盘, 每盘 144 钵, 长至 3 叶 1 心时, 选择生长均匀一致的秧苗, 进行干旱胁迫。采用 T×C 二因素完全随机试验设计, T 因素为水分管理, 设置 2 个水平, CK 为正常浇水管理, T 为定期进行干旱胁迫; C 因素为供试材料, 即 6 个供试水稻材料, 见表 1, 共计 12 个处理, 每个处理设置

3 次重复。干旱胁迫(T) 包括 2 次干旱处理过程, 其中第 1 次干旱处理, 记为 T<sub>1</sub>: 每个材料选择 3 盘, 停止浇水, 当所有品种叶片在干旱胁迫后中午前后出现萎蔫, 叶片出现严重枯萎( 所有叶片均严重卷曲成针状), 每个材料出现整株“暂时枯死”, 作为第 1 次干旱胁迫结束点; 第 2 次干旱处理, 记为 T<sub>2</sub>: 第 1 次干旱取样调查结束, 立即浇透水, 后续不再浇水, 待所有品种再度萎蔫卷曲成针状, 50% 叶尖出现枯黄, 每个材料品种超过 5% 的植株出现整株“暂时枯死”, 作为第 2 次干旱胁迫终点。

1.3 测定项目和方法

分别在第 1 次干旱处理结束、第 2 次干旱处理结束时, 每个处理选取代表性植株进行取样和测定。

1.3.1 株高、干物质量和根系形态指标 每盘取 30 株秧苗, 用直尺测定株高, 将秧苗分为地上部和根系于 105℃ 杀青 30 min, 80℃ 烘干至恒重, 称重计算地上部和根系干重, 并计算根冠比; 根系流水洗净后采用 Epson Expression 1000xl 根系扫描仪, 辅以 WinRHIZO 软件, 测量根系总长、总体积、总表面积和平均直径。

1.3.2 叶片 SPAD 值和色素含量 每盘选取 30 株秧苗, 用 SPAD-502 型叶绿素测定仪, 测定 SPAD 值。然后剪取顶部第一展叶, 混合后称取 0.1 g, 加入 10 ml 提取液( 乙醇: 丙酮=1:1), 浸提 24 h 后用分光光度法测定叶绿素 a(Chlorophyll a)、叶绿素 b(Chlorophyll b)、类胡萝卜素( Carotenoid) 含量。

1.3.3 叶片渗透调节物质和抗氧化物质 各处理均选取秧苗顶部第 1 展叶测定。可溶性糖含量、游离氨基酸含量、脯氨酸( Proline, Pro) 含量、丙二醛( MDA) 含量、还原型谷胱甘肽( GSH) 含量、可溶性蛋白含量采用苏州科铭生物技术有限公司试剂盒以微量法测定, Vc 含量采用上海源叶生物科技有限公司 ELISA 试剂盒测定, 重复 3 次。

1.3.4 叶片激素含量测定 各处理选取秧苗顶部第 1 展叶, 采用上海源叶生物科技有限公司的 ELISA 试剂盒测定生长素( IAA)、脱落酸( ABA)、细胞分裂素( CTK)、赤霉素( GA) 和乙烯( ETH) 含量, 重复 3 次。

1.3.5 叶片酶活性测定 各处理均选取秧苗顶部第 1 展叶测定。采用上海源叶生物科技有限公司 ELISA 检测试剂盒测定 1-吡咯啉-5-羧酸合成酶( Pyrroline 5 carboxylate synthetase, P5CS)、鸟氨酸转氨酶( Ornithine δ-aminotransferase, δ-OAT)、脯氨酸脱氢酶( Proline dehydrogenase, ProDH), 采用苏州科铭生物技术有限公司试剂盒以微量法测定超氧化物歧化酶( SOD)、过氧化物酶( POD)、过氧

化氢酶(CAT)活性,均重复3次。

1.4 数据分析

用 Microsoft Office Excel 2013 和 DPS 14.50 进行数据整理、运算和分析,用最小显著差法 LSD( $P<0.05$ )检验,采用 Orgin9.1 作图。

反复干旱存活率(%)=(第1次干旱后的存活率+第2次干旱后存活率)/2

相关性分析、回归分析采用指标相对值进行分析,计算方法:

指标相对值=干旱胁迫处理指标测定值/正常水分处理指标测定值

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对水稻川香 29B 近等基因导入系苗期株高、干物质积累量及根冠比的影响

从表2可得,第1次干旱胁迫后,6份供试材料平均株高比对照略有增加,两次干旱胁迫后株高与CK均无显著差异。两次干旱胁迫均显著降低了水稻地上部干重,第2次干旱胁迫后降低幅度更大;两次干旱胁迫均显著提高了水稻根系干重和根冠比,第2次干旱胁迫后增加幅度更大。从供试材料来说,C3、C4、C6的地上部干重在第1次干旱胁迫后

表现增长,在第2次干旱胁迫后降低幅度较其他材料小,C4、C5、C6的根系干重在两次干旱胁迫后增幅均排前三名,C1、C5、C6根冠比在两次干旱胁迫后增幅均为前三名。综上,干旱胁迫后秧苗地上部干物质降低,而根系干重显著增加,根冠比提高,这是水稻苗期适应干旱环境的重要途径。

2.2 干旱胁迫对水稻川香 29B 近等基因导入系苗期根系形态的影响

从表3可得,平均总根长在第1次干旱胁迫后显著增长,在第2次干旱胁迫后显著降低,根表面积、根粗、根体积在两次干旱胁迫后均显著降低,表明相对较轻的干旱处理(第1次干旱胁迫)促进了总根长的伸长,但对其他根系指标均为抑制作用,较重的干旱胁迫(第2次干旱胁迫)则对根系完全表现为抑制效应,但抑制效应存在材料差异。C1、C2、C6的总根长两次干旱胁迫下均表现为增长,第1次干旱胁迫后增长幅度更高,同时这3份材料的根表面积在第1次干旱胁迫后增长,增幅为8.41%~31.44%;6份供试材料的根粗、根体积在两次干旱胁迫后均表现减小。说明干旱胁迫下,水稻根粗、根体积均受抑,通过总根长和根表面积增大而适应干旱环境,但不同材料间适应能力不同。

表2 干旱胁迫对川香 29B 近等基因导入系苗期株高、干物质积累量及根冠比的影响

Table 2 Effects of drought stress on plant height, dry matter accumulation and root-shoot ratio of Chuanxiang 29B NILs at seedling stage

| 处理<br>Treatment | 材料<br>Material | 第1次干旱胁迫<br>The first drought stress |                                          |                               |                            | 第2次干旱胁迫<br>The second drought stress |                                          |                               |                            |
|-----------------|----------------|-------------------------------------|------------------------------------------|-------------------------------|----------------------------|--------------------------------------|------------------------------------------|-------------------------------|----------------------------|
|                 |                | 株高/cm<br>Plant height               | 地上部干重<br>Dry weight of<br>aboveground/mg | 根系干重/mg<br>Root dry<br>weight | 根冠比<br>Root-shoot<br>ratio | 株高/cm<br>Plant height                | 地上部干重<br>Dry weight of<br>aboveground/mg | 根系干重/mg<br>Root dry<br>weight | 根冠比<br>Root-shoot<br>ratio |
|                 |                |                                     |                                          |                               |                            |                                      |                                          |                               |                            |
| CK              | C1             | 14.65bc                             | 53.02a                                   | 13.11b                        | 0.2473c                    | 15.67cd                              | 70.45a                                   | 14.16c                        | 0.2010c                    |
|                 | C2             | 14.39bc                             | 50.46a                                   | 14.06ab                       | 0.2786bc                   | 16.02bcd                             | 66.99b                                   | 15.33b                        | 0.2288c                    |
|                 | C3             | 15.79bc                             | 47.53b                                   | 14.23ab                       | 0.2993b                    | 17.21abc                             | 64.92b                                   | 16.36ab                       | 0.2521b                    |
|                 | C4             | 16.36ab                             | 47.15b                                   | 13.07b                        | 0.2771bc                   | 17.69ab                              | 59.58c                                   | 13.72c                        | 0.2303c                    |
|                 | C5             | 18.39a                              | 49.34a                                   | 15.07a                        | 0.3054b                    | 18.91a                               | 66.28b                                   | 17.93a                        | 0.2705ab                   |
|                 | C6             | 13.96c                              | 36.72c                                   | 13.20b                        | 0.3594a                    | 14.88d                               | 48.23d                                   | 13.73c                        | 0.2846a                    |
|                 | 平均值<br>Average | 15.59(a)                            | 47.37(a)                                 | 13.79(b)                      | 0.2945(b)                  | 16.73(a)                             | 62.74(a)                                 | 15.20(b)                      | 0.2445(b)                  |
| T               | C1             | 14.99ab                             | 41.43b                                   | 13.19c                        | 0.3183b                    | 15.56ab                              | 48.13c                                   | 14.84d                        | 0.3083b                    |
|                 | C2             | 15.31ab                             | 42.98b                                   | 14.58c                        | 0.3392b                    | 15.53ab                              | 51.61b                                   | 16.77c                        | 0.3249b                    |
|                 | C3             | 16.74a                              | 49.46a                                   | 16.93b                        | 0.3424b                    | 16.81a                               | 62.33a                                   | 19.98ab                       | 0.3206b                    |
|                 | C4             | 16.85a                              | 50.54a                                   | 16.75b                        | 0.3314b                    | 17.17a                               | 57.80ab                                  | 18.92b                        | 0.3274b                    |
|                 | C5             | 16.75a                              | 45.18a                                   | 20.86a                        | 0.4616a                    | 17.25a                               | 55.56b                                   | 23.78a                        | 0.4279a                    |
|                 | C6             | 13.42b                              | 40.18b                                   | 17.47b                        | 0.4348a                    | 14.71b                               | 47.48c                                   | 20.27ab                       | 0.4268a                    |
|                 | 平均值<br>Average | 15.67(a)                            | 44.96(b)                                 | 16.63(a)                      | 0.3713(a)                  | 16.17(a)                             | 53.82(b)                                 | 19.09(a)                      | 0.3560(a)                  |

注:同列数字后面的不同小写字母表示同一处理供试材料间差异显著( $P<0.05$ ),同列括号内不同小写字母表示干旱胁迫处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

Note: The different lowercase letters after the numbers in the same column indicate that the tested materials have significant differences within treatments ( $P<0.05$ ), and the different lowercase letters with bracket in the same column indicate that the materials have significant differences among the drought stress treatments ( $P<0.05$ ). The same below.



2.3 干旱胁迫对水稻川香 29B 近等基因导入系叶片 SPAD 值和色素含量的影响

从表 4 可得,两次干旱胁迫下水稻幼苗叶片 SPAD 值、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量平均值均显著降低,第 1 次干旱胁迫后类胡萝卜素含量显著降低,而第 2 次干旱胁迫后类胡萝卜素含量显著提高。从供试材料来说,6 份供试材料的叶片 SPAD 值、叶

绿素 a 含量、叶绿素 b 含量在两次干旱胁迫后均表现降低,表现出明显的抑制效应;C2 的类胡萝卜素含量在两次干旱胁迫后均表现增长,C3 的类胡萝卜素含量在第 1 次干旱胁迫后增长,在第 2 次干旱胁迫后减少,C4、C5、C6 则正好相反。说明干旱胁迫降低叶片 SPAD 值、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量,导致干物质合成减弱而抑制幼苗生长。

表 3 干旱胁迫对川香 29B 近等基因导入系根系形态指标的影响  
Table 3 Effects of drought stress on root morphological indicators of Chuanxiang 29B NILs

| 处理<br>Treatment | 材料<br>Material | 第 1 次干旱胁迫 The first drought stress |                                           |                        |                                    | 第 2 次干旱胁迫 The second drought stress |                                           |                        |                                    |
|-----------------|----------------|------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------|------------------------------------|
|                 |                | 总根长/cm<br>Total root length        | 根表面积/cm <sup>2</sup><br>Root surface area | 根粗/mm<br>Root diameter | 根体积/mm <sup>3</sup><br>Root volume | 总根长/cm<br>Total root length         | 根表面积/cm <sup>2</sup><br>Root surface area | 根粗/mm<br>Root diameter | 根体积/mm <sup>3</sup><br>Root volume |
| CK              | C1             | 23.18b                             | 1.94c                                     | 0.26b                  | 12.13c                             | 33.75a                              | 2.84c                                     | 0.27b                  | 18.17b                             |
|                 | C2             | 20.64b                             | 1.73d                                     | 0.25bc                 | 11.84e                             | 26.18b                              | 2.41e                                     | 0.29a                  | 16.85c                             |
|                 | C3             | 30.16a                             | 2.58b                                     | 0.24c                  | 17.36b                             | 36.47a                              | 3.28a                                     | 0.25b                  | 21.88a                             |
|                 | C4             | 28.62a                             | 2.67b                                     | 0.31a                  | 18.96a                             | 34.07a                              | 3.06b                                     | 0.27b                  | 21.36a                             |
|                 | C5             | 32.21a                             | 2.94a                                     | 0.23c                  | 15.60c                             | 34.80a                              | 3.15ab                                    | 0.23c                  | 21.07a                             |
|                 | C6             | 28.15a                             | 2.14c                                     | 0.27b                  | 13.50d                             | 33.91a                              | 2.60d                                     | 0.25b                  | 16.72c                             |
|                 | 平均值<br>Average | 27.16(b)                           | 2.34(a)                                   | 0.26(a)                | 14.90(a)                           | 33.20(a)                            | 2.89(a)                                   | 0.26(a)                | 19.34(a)                           |
| T               | C1             | 31.00ab                            | 2.55a                                     | 0.19b                  | 9.22c                              | 37.12a                              | 3.33a                                     | 0.17c                  | 15.97a                             |
|                 | C2             | 27.27bc                            | 1.94c                                     | 0.23a                  | 10.97b                             | 28.85c                              | 2.22c                                     | 0.23b                  | 13.59b                             |
|                 | C3             | 26.44c                             | 2.06c                                     | 0.23a                  | 10.88b                             | 28.70c                              | 2.21cd                                    | 0.23b                  | 13.27b                             |
|                 | C4             | 29.14abc                           | 2.01c                                     | 0.22a                  | 8.38d                              | 30.60c                              | 2.05d                                     | 0.26a                  | 10.75c                             |
|                 | C5             | 28.10bc                            | 2.05c                                     | 0.22a                  | 12.35a                             | 28.28c                              | 2.27c                                     | 0.21b                  | 13.85b                             |
|                 | C6             | 32.66a                             | 2.32b                                     | 0.22a                  | 12.69a                             | 34.02b                              | 2.60b                                     | 0.22b                  | 15.46a                             |
|                 | 平均值<br>Average | 29.10(a)                           | 2.15(b)                                   | 0.22(b)                | 10.75(b)                           | 31.26(b)                            | 2.45(b)                                   | 0.22(b)                | 13.81(b)                           |

表 4 干旱胁迫对川香 29B 近等基因导入系叶片 SPAD 值和色素含量的影响  
Table 4 Effects of drought stress on SPAD value and pigment content in leaves of Chuanxiang 29B NILs

| 处理<br>Treatment | 材料<br>Material | 第 1 次干旱胁迫 The first drought stress |                                                             |                                                             |                                                         | 第 2 次干旱胁迫 The second drought stress |                                                             |                                                             |                                                         |
|-----------------|----------------|------------------------------------|-------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
|                 |                | SPAD 值<br>SPAD value               | 叶绿素 a 含量<br>Chlorophyll a content<br>/(mg·g <sup>-1</sup> ) | 叶绿素 b 含量<br>Chlorophyll b content<br>/(mg·g <sup>-1</sup> ) | 类胡萝卜素含量<br>Carotenoid content<br>/(mg·g <sup>-1</sup> ) | SPAD 值<br>SPAD value                | 叶绿素 a 含量<br>Chlorophyll a content<br>/(mg·g <sup>-1</sup> ) | 叶绿素 b 含量<br>Chlorophyll b content<br>/(mg·g <sup>-1</sup> ) | 类胡萝卜素含量<br>Carotenoid content<br>/(mg·g <sup>-1</sup> ) |
| CK              | C1             | 32.25ab                            | 1.61a                                                       | 1.54b                                                       | 0.25c                                                   | 33.60a                              | 1.65ab                                                      | 1.41b                                                       | 0.30a                                                   |
|                 | C2             | 34.18a                             | 1.58b                                                       | 1.85a                                                       | 0.10e                                                   | 33.15a                              | 1.59b                                                       | 1.78a                                                       | 0.13c                                                   |
|                 | C3             | 34.30a                             | 1.62a                                                       | 1.70b                                                       | 0.17d                                                   | 32.85a                              | 1.65ab                                                      | 1.25b                                                       | 0.37a                                                   |
|                 | C4             | 32.28ab                            | 1.63a                                                       | 1.28c                                                       | 0.35b                                                   | 33.88a                              | 1.57b                                                       | 0.42c                                                       | 0.22b                                                   |
|                 | C5             | 28.97c                             | 1.69a                                                       | 1.56b                                                       | 0.26c                                                   | 27.64b                              | 1.82a                                                       | 0.34c                                                       | 0.18bc                                                  |
|                 | C6             | 29.85bc                            | 1.62a                                                       | 1.05d                                                       | 0.45a                                                   | 26.85b                              | 1.61b                                                       | 0.43c                                                       | 0.22b                                                   |
|                 | 平均值<br>Average | 31.97(a)                           | 1.63(a)                                                     | 1.50(a)                                                     | 0.26(a)                                                 | 31.33(a)                            | 1.65(a)                                                     | 0.94(a)                                                     | 0.24(b)                                                 |
| T               | C1             | 28.31b                             | 1.55ab                                                      | 1.32b                                                       | 0.10d                                                   | 28.24b                              | 0.99d                                                       | 0.39b                                                       | 0.21d                                                   |
|                 | C2             | 30.66ab                            | 1.52ab                                                      | 1.29b                                                       | 0.12c                                                   | 30.14ab                             | 1.25c                                                       | 0.51ab                                                      | 0.28c                                                   |
|                 | C3             | 31.69a                             | 1.41b                                                       | 0.95d                                                       | 0.26a                                                   | 31.72a                              | 1.28c                                                       | 0.54a                                                       | 0.26c                                                   |
|                 | C4             | 32.11a                             | 1.59a                                                       | 1.18c                                                       | 0.06e                                                   | 29.83ab                             | 1.36b                                                       | 0.38c                                                       | 0.28c                                                   |
|                 | C5             | 28.00b                             | 1.58ab                                                      | 1.54a                                                       | 0.06e                                                   | 25.88c                              | 1.60a                                                       | 0.29d                                                       | 0.43a                                                   |
|                 | C6             | 28.39b                             | 1.61a                                                       | 0.98d                                                       | 0.22b                                                   | 25.24c                              | 1.56a                                                       | 0.39b                                                       | 0.38b                                                   |
|                 | 平均值<br>Average | 29.86(b)                           | 1.54(b)                                                     | 1.21(b)                                                     | 0.14(b)                                                 | 28.51(b)                            | 1.34(b)                                                     | 0.42(b)                                                     | 0.31(a)                                                 |

2.4 干旱胁迫对水稻川香 29B 近等基因导入系叶片渗透性物质及氧化还原物质的影响

从表 5 可得,两次干旱胁迫下,水稻幼苗可溶性糖、氨基酸平均值均表现降低,第 1 次干旱胁迫后降幅大于第 2 次干旱胁迫;可溶性蛋白含量、脯氨酸含

量平均值均表现增长,第 1 次干旱胁迫后差异均达显著水平;还原型谷胱甘肽含量第 1 次干旱胁迫后显著提高,在第 2 次干旱胁迫后显著降低;Vc 含量在两次干旱胁迫后均显著降低,第 2 次干旱胁迫降幅更大;丙二醛含量在两次干旱胁迫后均显著提高,第 1 次干旱胁迫增幅更大。

### 2.5 干旱胁迫对水稻川香 29B 近等基因导入系叶片激素含量的影响

从表 6 可得,干旱胁迫下,生长素、细胞分裂素、赤霉素均表现降低,其中赤霉素两次干旱胁迫后均显著降低,脱落酸、乙烯均表现为显著升高,5 个指标在第 2 次干旱胁迫后差异均达显著水平。从供试材料来说,6 份材料的生长素、细胞分裂素、赤霉素在两次干旱胁迫后均表现降低,而脱落酸、乙烯在两次干旱胁迫后均表现为增加。

### 2.6 干旱胁迫对水稻川香 29B 近等基因导入系苗期叶片保护性酶活性的影响

从表 7 可得,干旱胁迫均显著提高了水稻幼苗叶片中各类保护性酶活性,其中 CAT、SOD、POD 在第 1 次干旱胁迫后增幅高于第 2 次干旱胁迫,而吡咯喹-5-羧酸合成酶、鸟氨酸转氨酶、脯氨酸脱氢酶则是第 2 次干旱胁迫后增幅高于第 1 次干旱胁迫。所有供试材料的 6 个保护性酶活性在两次干旱胁迫后均表现为增长。说明干旱胁迫下,幼苗叶片保护性酶活性提高,以此抵御环境的不利影响。

### 2.7 干旱胁迫对水稻川香 29B 近等基因导入系幼苗存活率的影响

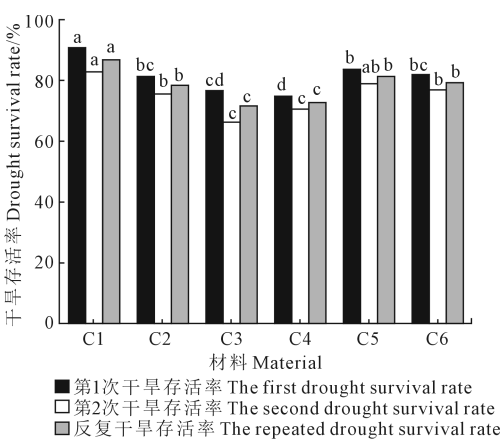
从图 1 可以看出,参试材料经干旱胁迫后,存活率均存在不同幅度下降,两次干旱胁迫后各材料存活率排序较为一致。第 1 次干旱胁迫后,6 份材料干旱存活率在 74.88%~90.86%之间,C1 干旱存活率显著高于其他 5 份材料,C2、C5、C6 干旱存活率居中;第 2 次干旱存活率在 66.34%~82.86%之间,C1 干旱存活率最高,C2、C5、C6 干旱存活率居中,C3、C4 干旱存活率显著低于前述 4 份材料;对于反复干旱存活率,C1 反复干旱存活率显著高于其他 5 份材料,C3、C4 反复存活率显著低于其他 4 份材料。据此可得,C1 抗旱性最强,C3、C4 抗旱性最弱,C2、C5 和 C6 抗旱性中等。

### 2.8 干旱胁迫后指标相对值与苗期反复干旱存活率的相关性分析

从表 8 可知,水稻苗期反复干旱存活率与第 1 次干旱胁迫后叶片中游离氨基酸含量、脱落酸含量的相对值呈显著正相关关系;与第 2 次干旱胁迫根表面积的相对值呈显著正相关关系,与根粗、过氧化物酶、叶片可溶性糖含量呈显著负相关关系。

### 2.9 水稻苗期抗旱性预测

以反复干旱存活率作为因变量,第 2 次干旱胁迫后指标的相对值作自变量,通过逐步回归分析,得回归方程:



注:不同小写字母表示同一指标不同材料间的差异显著( $P<0.05$ )。

Note: The different lowercase letters indicate significant differences among different materials within the same index ( $P<0.05$ ).

图 1 干旱胁迫对川香 29B 近等基因导入系幼苗干旱存活率的影响

Fig.1 Effects of drought stress on drought survival rate of Chuanxiang 29B NILs seedlings

$$Y=98.90-6.82X_1+20.20X_2+7.08X_3-33.80X_4$$

式中, $X_1$ 、 $X_2$ 、 $X_3$ 、 $X_4$  分别代表第 2 次干旱胁迫后总根长、根表面积、叶片中 GSH 和 POD 酶活性的相对值,方程决定系数  $R^2=0.999$ ,  $F=794.53^{**}$ , 达极显著。利用回归方程对观察值进行拟合计算,拟合相对误差在 0.003%~0.019%之间。可用这 4 项指标作为反复干旱后预测水稻早期抗旱性的指标。

## 3 讨论

### 3.1 水稻近等基因系苗期水分胁迫下根系形态与抗旱性关系

干旱胁迫信号传递到水稻根系,首先引发根系变化,相关抗旱基因开始表达<sup>[21-22]</sup>,同时信号进一步向地上部分传递,进而调控地上部光合生产、物质转运、形态建成等生理生化过程,进而影响产量形成。根系是植株吸收水分的重要器官,根系健壮发达可提高植株吸水能力,减轻干旱胁迫效应,因此根系发达程度常被作为抗旱鉴定指标。前人研究表明,根体积、总根长、最长根长、根干重、根冠比、根系相对含水量等根系相关指标可作为抗旱性鉴定的指标<sup>[23-25]</sup>。本研究中,水稻苗期两次干旱胁迫后,供试材料根系干重、根冠比均比对照增加,在第 1 次干旱胁迫后,抗旱性较强的品种 C1、C2 和 C6 总根长、根表面积比对照增加,在第 2 次干旱胁迫后,C1、C6 总根长、根表面积呈增加趋势,表明根系变长、面积扩大是水稻早期适应干旱环境的重要

表 5 干旱胁迫对川香 29B 近等基因导入系叶片渗透性物质和氧化还原物质含量的影响

| Table 5 Effects of drought stress on the contents of osmotic substance and redox substances in Chuanxiang 29B NILs leaves |                |                                                  |                                                       |                                                     |                                    |                                              |                                     |                                      |                                                  |                                                       |                                                     |                                    |                                              |                                     |                                      |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|
| 处理<br>Treatment                                                                                                           | 材料<br>Material | 第 1 次干旱胁迫 The first drought stress               |                                                       |                                                     |                                    |                                              |                                     | 第 2 次干旱胁迫 The second drought stress  |                                                  |                                                       |                                                     |                                    |                                              |                                     |                                      |
|                                                                                                                           |                | 可溶性糖<br>Soluble<br>sugar<br>$/(mg \cdot g^{-1})$ | 游离氨基酸<br>Free amino<br>acid<br>$/(μmol \cdot g^{-1})$ | 可溶性蛋白<br>Soluble<br>protein<br>$/(mg \cdot g^{-1})$ | 脯氨酸<br>Pro<br>$/(ng \cdot g^{-1})$ | 还原型谷<br>胱甘肽<br>GSH<br>$/(μmol \cdot g^{-1})$ | 维生素 C<br>Vc<br>$/(μg \cdot g^{-1})$ | 丙二醛<br>MDA<br>$/(nmol \cdot g^{-1})$ | 可溶性糖<br>Soluble<br>sugar<br>$/(mg \cdot g^{-1})$ | 游离氨基酸<br>Free amino<br>acid<br>$/(μmol \cdot g^{-1})$ | 可溶性蛋白<br>Soluble<br>protein<br>$/(mg \cdot g^{-1})$ | 脯氨酸<br>Pro<br>$/(ng \cdot g^{-1})$ | 还原型谷<br>胱甘肽<br>GSH<br>$/(μmol \cdot g^{-1})$ | 维生素 C<br>Vc<br>$/(μg \cdot g^{-1})$ | 丙二醛<br>MDA<br>$/(nmol \cdot g^{-1})$ |
| CK                                                                                                                        | C1             | 35.39a                                           | 47.96d                                                | 87.21a                                              | 5.47e                              | 1.14a                                        | 29.01e                              | 21.61bc                              | 25.08ab                                          | 32.69d                                                | 71.78b                                              | 7.34d                              | 1.41b                                        | 54.83c                              | 19.44c                               |
|                                                                                                                           | C2             | 28.18b                                           | 65.36a                                                | 92.28a                                              | 6.65b                              | 1.07b                                        | 36.84b                              | 19.08de                              | 24.43b                                           | 88.22a                                                | 85.54a                                              | 4.34f                              | 1.75a                                        | 58.31b                              | 15.67d                               |
|                                                                                                                           | C3             | 22.30cd                                          | 60.93b                                                | 61.75b                                              | 4.91f                              | 0.83d                                        | 31.62d                              | 17.33e                               | 18.28c                                           | 20.95e                                                | 73.77b                                              | 7.67c                              | 0.86e                                        | 50.77d                              | 16.48d                               |
|                                                                                                                           | C4             | 23.91c                                           | 61.00b                                                | 83.98a                                              | 6.15c                              | 1.06b                                        | 26.83f                              | 22.57b                               | 19.37c                                           | 63.12b                                                | 80.51a                                              | 8.71a                              | 1.01d                                        | 63.38a                              | 23.31ab                              |
|                                                                                                                           | C5             | 20.89d                                           | 53.60c                                                | 64.55b                                              | 7.31a                              | 0.99c                                        | 38.73a                              | 25.83a                               | 25.12ab                                          | 48.43c                                                | 68.33b                                              | 5.96e                              | 0.67f                                        | 47.86e                              | 23.84a                               |
|                                                                                                                           | C6             | 22.02cd                                          | 48.78d                                                | 58.35b                                              | 5.91d                              | 1.07b                                        | 33.79c                              | 20.22cd                              | 26.12a                                           | 65.76b                                                | 49.85c                                              | 8.19b                              | 1.17c                                        | 55.26c                              | 22.63b                               |
|                                                                                                                           | 平均值<br>Average | 25.45(a)                                         | 56.27(a)                                              | 74.69(b)                                            | 6.07(b)                            | 1.03(b)                                      | 32.80(a)                            | 21.11(b)                             | 23.07(a)                                         | 53.20(a)                                              | 71.63(a)                                            | 7.03(b)                            | 1.14(a)                                      | 55.07(a)                            | 20.23(b)                             |
| T                                                                                                                         | C1             | 21.79b                                           | 61.24a                                                | 187.01b                                             | 7.01d                              | 1.30a                                        | 30.46c                              | 23.53b                               | 20.43c                                           | 61.81a                                                | 69.65d                                              | 9.07d                              | 1.26a                                        | 45.11c                              | 22.74a                               |
|                                                                                                                           | C2             | 17.01c                                           | 58.46ab                                               | 196.71a                                             | 8.08b                              | 1.11b                                        | 24.66e                              | 21.21c                               | 20.41c                                           | 64.39a                                                | 71.61cd                                             | 9.95c                              | 1.00b                                        | 41.77d                              | 19.37c                               |
|                                                                                                                           | C3             | 18.79c                                           | 53.64c                                                | 187.77ab                                            | 8.77a                              | 1.31a                                        | 32.92b                              | 21.38c                               | 20.92c                                           | 61.47a                                                | 95.50a                                              | 10.28b                             | 0.94c                                        | 48.01b                              | 18.91c                               |
|                                                                                                                           | C4             | 18.54c                                           | 32.96c                                                | 105.40c                                             | 6.26e                              | 1.12b                                        | 27.12d                              | 23.47b                               | 23.34b                                           | 28.71 c                                               | 88.88b                                              | 7.89f                              | 0.95c                                        | 39.60e                              | 23.08a                               |
|                                                                                                                           | C5             | 24.84a                                           | 57.31b                                                | 79.13d                                              | 7.67c                              | 0.95c                                        | 35.39a                              | 20.91c                               | 25.44a                                           | 48.72b                                                | 75.17c                                              | 8.82e                              | 0.81d                                        | 52.36a                              | 23.47a                               |
|                                                                                                                           | C6             | 22.33b                                           | 47.76d                                                | 68.41e                                              | 5.11f                              | 0.98c                                        | 23.21f                              | 30.48a                               | 20.17c                                           | 46.34b                                                | 70.95cd                                             | 11.25a                             | 0.99bc                                       | 38.29f                              | 21.16b                               |
|                                                                                                                           | 平均值<br>Average | 20.55(b)                                         | 51.90(b)                                              | 137.40(a)                                           | 7.15(a)                            | 1.13(a)                                      | 28.96(b)                            | 23.50(a)                             | 21.78(b)                                         | 51.91(a)                                              | 78.63(a)                                            | 9.54(a)                            | 0.99(b)                                      | 44.19(b)                            | 21.45(a)                             |

表 6 干旱胁迫对川香 29B 近等基因导入系叶片激素含量的影响

| Table 6 Effects of drought stress on hormone content in Chuanxiang 29B NILs leaves |                |                                         |                                              |                                            |                                              |                                          |                                         |                                              |                                            |                                              |                                          |
|------------------------------------------------------------------------------------|----------------|-----------------------------------------|----------------------------------------------|--------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------|----------------------------------------------|--------------------------------------------|----------------------------------------------|------------------------------------------|
| 处理<br>Treatment                                                                    | 材料<br>Material | 第 1 次干旱胁迫 The first drought stress      |                                              |                                            |                                              |                                          | 第 2 次干旱胁迫 The second drought stress     |                                              |                                            |                                              |                                          |
|                                                                                    |                | 生长素<br>Auxins<br>$/(pmol \cdot g^{-1})$ | 脱落酸<br>Abscisic acid<br>$/(ng \cdot g^{-1})$ | 细胞分裂素<br>Cytokinin<br>$/(ng \cdot g^{-1})$ | 赤霉素<br>Gibberellin<br>$/(pmol \cdot g^{-1})$ | 乙烯<br>Ethylene<br>$/(nmol \cdot g^{-1})$ | 生长素<br>Auxins<br>$/(pmol \cdot g^{-1})$ | 脱落酸<br>Abscisic acid<br>$/(ng \cdot g^{-1})$ | 细胞分裂素<br>Cytokinin<br>$/(ng \cdot g^{-1})$ | 赤霉素<br>Gibberellin<br>$/(pmol \cdot g^{-1})$ | 乙烯<br>Ethylene<br>$/(nmol \cdot g^{-1})$ |
| CK                                                                                 | C1             | 28.28c                                  | 23.38d                                       | 29.47bc                                    | 31.87c                                       | 51.08c                                   | 28.88b                                  | 38.32b                                       | 27.00ab                                    | 46.22d                                       | 104.05b                                  |
|                                                                                    | C2             | 33.28a                                  | 26.78c                                       | 33.34ab                                    | 25.93e                                       | 45.38d                                   | 34.75a                                  | 41.36a                                       | 26.79ab                                    | 53.81c                                       | 96.17c                                   |
|                                                                                    | C3             | 27.41c                                  | 32.49b                                       | 28.55c                                     | 23.79e                                       | 75.16ab                                  | 31.56ab                                 | 37.11b                                       | 29.61a                                     | 66.52b                                       | 124.19a                                  |
|                                                                                    | C4             | 30.17b                                  | 35.77a                                       | 30.66b                                     | 34.18b                                       | 69.46b                                   | 26.38c                                  | 33.71c                                       | 25.46b                                     | 61.24b                                       | 63.77d                                   |
|                                                                                    | C5             | 34.14a                                  | 22.29d                                       | 34.18a                                     | 28.41d                                       | 81.29a                                   | 27.67bc                                 | 37.47b                                       | 28.83a                                     | 56.12c                                       | 100.55b                                  |
|                                                                                    | C6             | 31.30b                                  | 28.60c                                       | 31.86b                                     | 43.42a                                       | 59.83c                                   | 33.02a                                  | 40.38a                                       | 27.78ab                                    | 72.78a                                       | 113.25ab                                 |
| 平均值 Average                                                                        |                | 30.76(a)                                | 28.22(b)                                     | 31.35(a)                                   | 31.27(a)                                     | 63.70(b)                                 | 30.38(a)                                | 38.06(b)                                     | 27.58(a)                                   | 59.45(a)                                     | 100.33(b)                                |
| T                                                                                  | C1             | 27.84c                                  | 26.18e                                       | 29.05c                                     | 24.28c                                       | 72.09c                                   | 23.79a                                  | 44.15c                                       | 24.75a                                     | 32.70c                                       | 131.64b                                  |
|                                                                                    | C2             | 32.07ab                                 | 29.21d                                       | 32.57ab                                    | 17.52d                                       | 61.58d                                   | 19.64bc                                 | 45.85c                                       | 22.22ab                                    | 38.14b                                       | 122.44c                                  |
|                                                                                    | C3             | 25.60c                                  | 33.95b                                       | 27.07d                                     | 22.20c                                       | 96.17a                                   | 21.28ab                                 | 50.83ab                                      | 18.21b                                     | 35.00c                                       | 150.90b                                  |
|                                                                                    | C4             | 29.40b                                  | 38.20a                                       | 30.24bc                                    | 27.42b                                       | 86.98b                                   | 18.52c                                  | 54.35a                                       | 21.30ab                                    | 47.38a                                       | 142.14b                                  |
|                                                                                    | C5             | 33.45a                                  | 25.08e                                       | 33.55a                                     | 19.83d                                       | 99.67a                                   | 21.89ab                                 | 42.57d                                       | 23.98a                                     | 40.78b                                       | 164.04a                                  |
|                                                                                    | C6             | 30.52b                                  | 31.28c                                       | 31.09b                                     | 33.85a                                       | 80.41b                                   | 20.59b                                  | 48.28b                                       | 23.13a                                     | 38.63b                                       | 136.01b                                  |
| 平均值 Average                                                                        |                | 29.81(a)                                | 30.65(a)                                     | 30.59(a)                                   | 24.18(b)                                     | 82.82(a)                                 | 20.95(b)                                | 47.67(a)                                     | 22.26(b)                                   | 38.77(b)                                     | 141.20(a)                                |

表 7 干旱胁迫对川香 29B 近等基因导入系叶片保护性酶活性的影响  
Table 7 Effects of drought stress on the activities of protective enzymes in Chuanxiang 29B NILs leaves

| 处理<br>Treatment                           | 材料<br>Material | 过氧化物酶<br>POD<br>/(U · mg <sup>-1</sup> ) | 超氧化物<br>歧化酶<br>SOD<br>/(U · mg <sup>-1</sup> ) | 过氧化氢酶<br>CAT<br>/ (nmol · min <sup>-1</sup> · mg <sup>-1</sup> ) | 吡咯琳-5-<br>羧酸合成酶<br>Pyrroline 5<br>carboxylate<br>synthetase<br>/(U · g <sup>-1</sup> ) | 鸟氨酸<br>转氨酶<br>Ornithine<br>δ-amino<br>transferase<br>/(U · g <sup>-1</sup> ) | 脯氨酸脱氢酶<br>Proline<br>dehydrogenase<br>/(U · g <sup>-1</sup> ) |
|-------------------------------------------|----------------|------------------------------------------|------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|
| 第 1 次干旱胁迫<br>The first<br>drought stress  | C1             | 1.75c                                    | 1.16d                                          | 30.06de                                                          | 39.15b                                                                                 | 103.51a                                                                      | 39.29ab                                                       |
|                                           | C2             | 1.96c                                    | 0.48e                                          | 39.73c                                                           | 38.18b                                                                                 | 98.64b                                                                       | 33.66b                                                        |
|                                           | C3             | 1.30d                                    | 1.07d                                          | 27.46e                                                           | 32.18c                                                                                 | 97.12b                                                                       | 32.38b                                                        |
|                                           | C4             | 4.52b                                    | 2.64c                                          | 62.52a                                                           | 29.44c                                                                                 | 102.60a                                                                      | 31.38b                                                        |
|                                           | C5             | 2.11c                                    | 3.15b                                          | 36.39cd                                                          | 48.58a                                                                                 | 87.15c                                                                       | 43.15a                                                        |
|                                           | C6             | 5.04a                                    | 4.20a                                          | 50.35b                                                           | 42.74b                                                                                 | 80.31c                                                                       | 34.49b                                                        |
|                                           | 平均值 Average    | 2.78( b)                                 | 2.12( b)                                       | 41.09( b)                                                        | 38.38( b)                                                                              | 94.89( b)                                                                    | 35.73( b)                                                     |
|                                           | C1             | 3.80c                                    | 3.06e                                          | 81.81a                                                           | 56.82a                                                                                 | 109.72b                                                                      | 53.03ab                                                       |
|                                           | C2             | 7.17a                                    | 2.52f                                          | 54.46c                                                           | 39.18d                                                                                 | 107.49c                                                                      | 38.13b                                                        |
|                                           | C3             | 7.06a                                    | 5.52b                                          | 81.98a                                                           | 50.86b                                                                                 | 111.90b                                                                      | 40.79b                                                        |
|                                           | C4             | 5.60b                                    | 3.44d                                          | 68.10b                                                           | 44.58c                                                                                 | 106.19c                                                                      | 33.55c                                                        |
|                                           | C5             | 5.59b                                    | 4.68c                                          | 68.87b                                                           | 51.13b                                                                                 | 96.23d                                                                       | 57.52a                                                        |
|                                           | C6             | 5.58b                                    | 6.70a                                          | 56.83c                                                           | 58.04a                                                                                 | 126.22a                                                                      | 41.45b                                                        |
|                                           | 平均值 Average    | 5.80( a)                                 | 4.32( a)                                       | 68.68( a)                                                        | 50.10( a)                                                                              | 109.63( a)                                                                   | 44.08( a)                                                     |
| 第 2 次干旱胁迫<br>The second<br>drought stress | C1             | 5.32b                                    | 3.55b                                          | 70.80ab                                                          | 44.21d                                                                                 | 109.14b                                                                      | 49.78b                                                        |
|                                           | C2             | 6.55a                                    | 4.14a                                          | 50.48d                                                           | 63.10a                                                                                 | 101.03b                                                                      | 58.80a                                                        |
|                                           | C3             | 4.91b                                    | 2.45d                                          | 76.14a                                                           | 59.19ab                                                                                | 115.64ab                                                                     | 50.31ab                                                       |
|                                           | C4             | 6.05a                                    | 3.18c                                          | 62.49c                                                           | 47.95c                                                                                 | 117.43ab                                                                     | 48.98b                                                        |
|                                           | C5             | 6.05a                                    | 2.58d                                          | 71.94ab                                                          | 52.84b                                                                                 | 120.92a                                                                      | 54.44a                                                        |
|                                           | C6             | 5.65b                                    | 4.15a                                          | 68.95b                                                           | 62.74a                                                                                 | 103.63b                                                                      | 53.68ab                                                       |
|                                           | 平均值 Average    | 5.76( b)                                 | 3.34( b)                                       | 66.80( b)                                                        | 55.01( b)                                                                              | 111.30( b)                                                                   | 52.67( b)                                                     |
|                                           | C1             | 5.45c                                    | 4.55b                                          | 82.33b                                                           | 72.39b                                                                                 | 145.94ab                                                                     | 69.87b                                                        |
|                                           | C2             | 6.88a                                    | 5.08b                                          | 65.03c                                                           | 68.25bc                                                                                | 149.68ab                                                                     | 63.08bc                                                       |
|                                           | C3             | 6.30b                                    | 4.58b                                          | 78.84b                                                           | 61.74d                                                                                 | 139.42b                                                                      | 55.23c                                                        |
|                                           | C4             | 7.20a                                    | 4.12c                                          | 66.04c                                                           | 78.49b                                                                                 | 139.61b                                                                      | 76.62b                                                        |
|                                           | C5             | 6.31b                                    | 3.50d                                          | 79.82b                                                           | 66.59c                                                                                 | 151.36a                                                                      | 59.32c                                                        |
|                                           | C6             | 6.49b                                    | 5.72a                                          | 132.60a                                                          | 90.38a                                                                                 | 151.92a                                                                      | 83.76a                                                        |
|                                           | 平均值 Average    | 6.44( a)                                 | 4.59( a)                                       | 84.11( a)                                                        | 72.97( a)                                                                              | 146.32( a)                                                                   | 67.98( a)                                                     |

形态变化。相关分析表明,第 2 次干旱胁迫后根表  
面积相对值与反复干旱存活率显著正相关,逐步回  
归分析中第 2 次干旱胁迫后总根长、根表面积纳入  
预测方程。综上可得,根表面积、总根长可以作为  
鉴定水稻抗旱性的形态指标。

3.2 水稻近等基因系苗期水分胁迫后叶片生理生  
化特性与抗旱性关系

干旱胁迫降低植株的叶绿素含量,但类胡萝卜  
素含量随时间呈增加趋势<sup>[26]</sup>,本研究中 C2、C4、C6  
在第 2 次干旱胁迫后类胡萝卜素含量高于对照,与  
前人研究结果一致。在干旱胁迫下,植株可溶性蛋  
白质、游离氨基酸、可溶性糖等渗透调节物质增  
加<sup>[27]</sup>,AsA、GSH 等抗氧化物质含量提高<sup>[6]</sup>,SOD、  
CAT、POD 等保护性酶活性上调<sup>[28-29]</sup>,并通过植物  
激素类调节抗旱性<sup>[30-32]</sup>,这些物质变化一定程度上  
反映了植株应对干旱胁迫的能力。前人研究得出  
可溶性蛋白质、FAA、AsA、GSH 和 MDA 含量及  
POD、SOD、CAT 活性的相对值与反复干旱存活率呈  
显著或极显著的相关性,可作为水稻苗期抗旱性鉴

定的生理生化指标<sup>[6, 33]</sup>。本研究结果表明,干旱胁  
迫导致水稻叶片 SPAD 值降低,叶绿素 a 和叶绿素 b  
含量显著减少,幼苗叶片可溶性糖、氨基酸和 Vc 含  
量显著下降,可溶性蛋白质、脯氨酸和 MDA 含量明  
显上升,第 1 次干旱胁迫后 GSH 含量增加,第 2 次  
干旱胁迫后 GSH 含量降低,生长素、细胞分裂素、赤  
霉素两次干旱胁迫下均降低,脱落酸、乙烯均表现  
升高,SOD、POD、CAT、吡咯琳-5-羧酸合成酶、鸟氨  
酸转氨酶、脯氨酸脱氢酶两次干旱胁迫后均升高,  
表明干旱胁迫下水稻幼苗在渗透调节物质、氧化还  
原物质上产生了相应变化,并在激素、保护性酶的  
作用下进行调节以抵御不良环境因子。经过回归  
分析,叶片中 GSH 和 POD 的相对值进入回归方程,  
作为反复干旱后预测水稻早期抗旱性的指标。

3.3 苗期反复干旱法的利用及不同时期抗旱性  
比较

苗期采用反复干旱法进行干旱胁迫可以鉴定  
作物的抗旱性<sup>[34]</sup>,操作简便、直观快速,得到了大量  
应用。本研究采用反复干旱存活率评价,得出供试



表 8 苗期生理形态指标相对值与反复干旱存活率的相关系数

| Table 8 Correlation coefficient between the relative values of physiological morphological indicators and repeated drought survival rate at seedling stage |                                       |                                        |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------------|
| 指标<br>Indexes                                                                                                                                              | 第 1 次干旱胁迫<br>The first drought stress | 第 2 次干旱胁迫<br>The second drought stress |
| 株高 Plant height                                                                                                                                            | -0.42                                 | -0.07                                  |
| 地上部干重<br>Dry weight of aboveground                                                                                                                         | -0.75                                 | -0.79                                  |
| 根系干重<br>Root dry weight                                                                                                                                    | -0.32                                 | -0.37                                  |
| 根冠比<br>Root-shoot ratio                                                                                                                                    | 0.57                                  | 0.81                                   |
| 总根长<br>Total root length                                                                                                                                   | 0.58                                  | 0.59                                   |
| 根表面积<br>Root surface area                                                                                                                                  | 0.67                                  | 0.81 *                                 |
| 根粗 Root diameter                                                                                                                                           | -0.28                                 | -0.81 *                                |
| 根体积 Root volume                                                                                                                                            | 0.56                                  | 0.72                                   |
| SPAD 值 SPAD value                                                                                                                                          | -0.47                                 | -0.54                                  |
| 叶绿素 a 含量<br>Chlorophyll a content                                                                                                                          | 0.36                                  | -0.43                                  |
| 叶绿素 b 含量<br>Chlorophyll b content                                                                                                                          | 0.46                                  | -0.26                                  |
| 类胡萝卜素含量<br>Carotenoid content                                                                                                                              | -0.43                                 | 0.15                                   |
| 可溶性糖<br>Soluble sugar                                                                                                                                      | -0.05                                 | -0.76 *                                |
| 游离氨基酸<br>Free amino acid                                                                                                                                   | 0.86 *                                | -0.11                                  |
| 可溶性蛋白<br>Soluble protein                                                                                                                                   | -0.23                                 | -0.36                                  |
| 还原型谷胱甘肽 GSH                                                                                                                                                | -0.49                                 | -0.13                                  |
| 脯氨酸 Pro                                                                                                                                                    | -0.34                                 | 0.17                                   |
| 维生素 C Vc                                                                                                                                                   | -0.11                                 | 0.18                                   |
| 丙二醛 MDA                                                                                                                                                    | -0.16                                 | 0.11                                   |
| 生长素 IAA                                                                                                                                                    | 0.71                                  | 0.51                                   |
| 脱落酸 ABA                                                                                                                                                    | 0.89 **                               | -0.75                                  |
| 细胞分裂素 CTK                                                                                                                                                  | 0.56                                  | 0.75                                   |
| 赤霉素 GA                                                                                                                                                     | -0.62                                 | 0.26                                   |
| 乙烯 ETH                                                                                                                                                     | 0.6                                   | -0.36                                  |
| 过氧化物酶 POD                                                                                                                                                  | -0.36                                 | -0.88 **                               |
| 超氧化物歧化酶 SOD                                                                                                                                                | -0.26                                 | -0.58                                  |
| 过氧化氢酶 CAT                                                                                                                                                  | 0.14                                  | 0.22                                   |
| 吡咯琳-5-羧酸合成酶<br>Pyrroline 5 carboxylate synthetase                                                                                                          | -0.38                                 | 0.36                                   |
| 鸟氨酸转氨酶<br>Ornithine δ-aminotransferase                                                                                                                     | 0.03                                  | 0.45                                   |
| 脯氨酸脱氢酶<br>Proline dehydrogenase                                                                                                                            | 0.62                                  | 0.05                                   |

注：\*，\* \* 分别表示在 0.05 和 0.01 水平下显著相关。  
Note: \* and \* \* mean significant correlation at 0.05 and 0.01 level, respectively.

材料抗旱性强弱排序为:C1>C5>C6>C2>C4>C3,这个结果与全生育期评价结果并不一致,王兴荣等<sup>[35]</sup>对大豆种质资源研究得出苗期和全生育期抗旱性呈不显著负相关,这与本研究结果类似,与小麦抗旱性的研究结果<sup>[36]</sup>相似。不同时期的评价结果不一致,可能是由于植株处于营养生长、生殖生长的不同阶段其生长发育的中心活动并不相同,苗期重在保持存活和植株生长,成熟期则在产量形成,其受干旱影响的后果并不相同,不同时期干旱胁迫下用于评价的指标也并不尽相同,由此造成评价结果的差异。同时,作物抗旱性是遗传与环境互作而决定的多基因性状,同时通过对评价抗旱性所采用的形态学性状、产量和产量相关性状以及根部性状的遗传分析表明,这些性状属于多基因控制的复杂性状,具有显著的加性、显性及上位性遗传效应,并与环境互作作用显著<sup>[37]</sup>,这进一步增加了评价工作的复杂性。潘雅姣等<sup>[38]</sup>通过研究对水稻材料在苗期和分蘖期进行干旱胁迫前后 DNA 甲基化情况,得出干旱胁迫会引起水稻 DNA 甲基化水平及状态发生改变,且这种改变具有一定品种特异性和时空特异性,同一材料在不同时期下都会存在差异。因此,水稻抗旱性决定机制复杂,不同生育时期间、不同环境条件下都存在差异,而苗期与全生育期存在的差异原因有待于更深一步研究,明确其不同生育期干旱下的内在联系,以便更准确地开展抗旱性鉴定。

## 4 结 论

1)反复干旱存活率可以直观、快速地鉴定水稻苗期抗旱性,可作为苗期抗旱鉴定首要指标。通过反复干旱法进行苗期胁迫,以反复干旱存活率评价,苗期川香 29B/ASOMINORI//川香 29B///川香 29B(C1)抗旱性最强。

2)通过相关分析和回归分析表明,根表面积、总根长、根粗可作为水稻苗期抗旱鉴定的形态指标,叶片中 GSH 含量和 POD 活性的相对值等可作为鉴定水稻苗期抗旱性的生理生化指标。

干旱对粮食作物生产带来的巨大影响难以忽视,必须总结形成相应的问题化解方案,近年来在抗旱品种选育、抗旱基因资源挖掘、抗旱生理生化机制等方面开展了很多研究,育成抗旱品种是应对干旱因子的重要手段,如何科学、准确、统一地鉴定评价品种、材料的抗旱性,从而对不同作物材料、品种等形成标准化的抗旱鉴定结果以便于横向比较,是十分必要的,这有待更全面深入研究。

## 参考文献:

- [1] 徐春春,纪龙,陈中督,等.中国水稻生产、市场与进出口贸易的回顾与展望[J].中国稻米,2021,27(4):17-21.
- XU C C, JI L, CHEN Z D, et al. Historical review and prospect of China's rice production, market and import and export trade[J]. China Rice, 2021, 27(4): 17-21.
- [2] GIRI J, PARIDA S K, RAGHUVANSHI S, et al. Emerging molecular strategies for improving rice drought tolerance[J]. Current Genomics, 2021, 22(1): 16-25.
- [3] PANDEY V, SHUKLA A. Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress[J]. Rice Science, 2015, 22(4): 147-161.
- [4] GUO H, WANG R, GARFIN G M, et al. Rice drought risk assessment under climate change: based on physical vulnerability a quantitative assessment method[J]. Science of the Total Environment, 2020, 751: 141481.
- [5] 宋凝曦,谢寅峰,李霞.干旱胁迫下表观遗传机制对转 C4 型 PEPC 基因水稻种子萌发的影响[J].植物学报,2020,55(6):677-692.
- SONG N X, XIE Y F, LI X. Effects of epigenetic mechanisms on C4 phosphoenolpyruvate carboxylase transgenic rice (*Oryza sativa*) seed germination under drought stress [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2020, 55(6): 677-692.
- [6] 王贺正,马均,李旭毅,等.水稻苗期生理生化特性与品种抗旱性的关系[J].华北农学报,2009,24(4):174-178.
- WANG H Z, MA J, LI X Y, et al. Relationship between physio-biochemical characters and drought tolerance of rice at seedling stage[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2009, 24(4): 174-178.
- [7] 杨晓龙.不同生育期干旱胁迫对水稻产量品质影响的生理机制研究[D].武汉:华中农业大学,2019.
- YANG X L. Physiological mechanism of drought stress at different growth stages on rice yield and quality[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2019.
- [8] 李国生,王志琴,袁莉民,等.结实期土壤水分和氮素营养对水稻产量与品质的交互影响[J].中国水稻科学,2008,22(2):161-166.
- LI G S, WANG Z Q, YUAN L M, et al. Coupling effects of soil moisture and nitrogen nutrient during grain filling on grain yield and quality of rice[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2008, 22(2): 161-166.
- [9] 胡标林,余守武,万勇,等.东乡普通野生稻全生育期抗旱性鉴定[J].作物学报,2007,33(3):425-432.
- HU B L, YU S W, WAN Y, et al. Drought-resistance identification of Dongxiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) in whole growth period[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(3): 425-432.
- [10] 杨晓龙,程建平,汪本福,等.灌浆期干旱胁迫对水稻生理性状和产量的影响[J].中国水稻科学,2021,35(1):38-46.
- YANG X L, CHENG J P, WANG B F, et al. Effects of drought stress at grain filling stage on rice physiological characteristics and yield[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2021, 35(1): 38-46.
- [11] 王新鹏.孕穗期干旱胁迫对寒地粳稻碳代谢及产量形成影响的研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2020.
- WANG X P. Effects of drought stress at booting stage on carbon metabolism and yield formation of japonica rice in cold region[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2020.
- [12] YANG X L, WANG B F, CHEN L, et al. The different influences of drought stress at the flowering stage on rice physiological traits, grain yield, and quality[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 3742.
- [13] 徐强,马晓娟,吕廷波,等.分蘖期干旱胁迫对水稻光合特性及产量的影响[J].干旱地区农业研究,2020,38(1):133-139.
- XU Q, MA X P, LV T B, et al. Effects of drought stress at tillering stage on photosynthetic characteristics and yield of rice[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2020, 38(1): 133-139.
- [14] 王贺正,马均,李旭毅,等.水分胁迫对水稻籽粒灌浆及淀粉合成有关酶活性的影响[J].中国农业科学,2009,42(5):1550-1558.
- WANG H Z, MA J, LI X Y, et al. Effects of water stress on grain filling and activities of enzymes involved in starch synthesis in rice [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(5): 1550-1558.
- [15] 付学琴,贺浩华,文飘,等.东乡野生稻回交重组系的抗旱性评价体系[J].应用生态学报,2012,23(5):1277-1285.
- FU X Q, HE H H, WEN P, et al. Drought resistance evaluation system for backcross lines of Dongxiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(5): 1277-1285.
- [16] 张巩亮,李逸,魏媛媛,等.寒地水稻抗旱相关性状主成分分析及综合评价[J].福建农业学报,2020,35(8):811-819.
- ZHANG G L, LI Y, WEI Y Y, et al. Principal component analysis and comprehensive evaluation on drought resistance-related traits of rice for cultivation in cold regions[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2020, 35(8): 811-819.
- [17] 敬礼恒.水稻早期抗旱性的鉴定与苗期生理基础的研究[D].长沙:湖南农业大学,2013.
- JING L H. Study on the drought resistance at the early growth stage and researching seedling physiological basis of rice [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2013.
- [18] 赵鹏珂,王昌贵,冯小磊,等.孕穗期水稻叶片生理性状与抗旱性相关分析[J].中国农业大学学报,2012,17(2):37-41.
- ZHAO P K, WANG C G, FENG X L, et al. Relationship of drought tolerance with rice leaf physiology under booting stage[J]. Journal of China Agricultural University, 2012, 17(2): 37-41.
- [19] SCHULZE W X, ALTENBUCHINGER M, HE M J, et al. Proteome profiling of repeated drought stress reveals genotype-specific responses and memory effects in maize[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 159: 67-79.
- [20] 胡标林,杨平,万勇,等.东乡野生稻 BILs 群体苗期抗旱性综合评价及其遗传分析[J].植物遗传资源学报,2013,14(2):249-256.
- HU B L, YANG P, WAN Y, et al. Comprehensive assessment of drought resistance of BILs population derived from Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) at seedling stage and its genetic analysis [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2013, 14(2): 249-256.
- [21] 马孝松.稻种资源抗旱性评价、基因发掘与耐旱机制研究[D].武汉:华中农业大学,2017.
- MA X S. Drought resistance evaluation, gene discovery and study on drought tolerance mechanism in rice[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017.
- [22] 邓冠维.早稻品种苗期抗旱性研究[D].长沙:湖南农业大学,2014.
- DENG G W. Study on the drought resistance of early rice at the seedling stage[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2014.
- [23] 马廷臣,余蓉蓉,陈荣军,等.PEG-6000 模拟干旱对水稻幼苗根系的影响[J].中国生态农业学报,2010,18(6):1206-1211.

MA T C, YU R R, CHEN R J, et al. Effect of drought stress simulated with PEG-6000 on root system in rice seedling [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2010, 18(6): 1206-1211.

[24] 谢建坤,胡标林,万勇,等.东乡普通野生稻与栽培稻苗期抗旱性的比较[J].生态学报,2010,30(6):1665-1674.

XIE J K, HU B L, WAN Y, et al. Comparison of the drought resistance characters at seedling stage between Dongxiang common wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) and cultivars (*Oryza sativa* L.) [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(6): 1665-1674.

[25] 王育红,姚宇卿,张灿军,等.旱稻抗旱性鉴定方法与指标研究-IV 旱稻苗期抗旱性[J].干旱地区农业研究,2005,23(4):134-137,164.

WANG Y H, YAO Y Q, ZHANG C J, et al. Study on drought-resistance identification methods and evaluation index of dry-land rice-evaluation of drought-resistance of dry-land rice in seedling stage [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2005, 23(4): 134-137, 164.

[26] 张丽霞,郭晓彦,史鹏飞,等.旺长期水分胁迫对红麻叶片中叶绿素和胡萝卜素含量的影响[J].中国麻业科学,2021,43(2):80-87.

ZHANG L X, GUO X Y, SHI P F, et al. Effect of water stress on the chlorophyll content and carotenoid content of kenaf leaves during vigorous growing stage [J]. Plant Fiber Sciences in China, 2021, 43(2): 80-87.

[27] 王相敏,曹丽茹,鲁晓民.脱落酸对干旱胁迫下玉米幼苗生长和生理生化特性的影响[J].分子植物育种,2021,19(21):7193-7201.

WANG X M, CAO L R, LU X M. Effects of abscisic acid on growth and physiological and biochemical characteristics of maize seedlings under drought stress [J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(21): 7193-7201.

[28] 陈新宜,宋宇航,张孟寒,等.干旱对不同品种小麦幼苗的生理生化胁迫以及外源 5-氨基乙酰丙酸的缓解作用[J].作物学报,2022,48(2):478-487.

CHEN X Y, SONG Y H, ZHANG M H, et al. Effects of water deficit on physiology and biochemistry of seedlings of different wheat varieties and the alleviation effect of exogenous application of 5-aminolevulinic acid [J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(2): 478-487.

[29] 吕伟,任果香,韩俊梅,等.干旱胁迫对芝麻幼苗生理生化指标的影响[J].作物杂志,2021(5):172-175.

LV W, REN G X, HAN J M, et al. Effects of drought stress on physiological and biochemical indexes of sesame seedlings [J]. Crops, 2021(5): 172-175.

[30] ZHANG Y Z, LI Y P, HASSAN M J, et al. Indole-3-acetic acid improves drought tolerance of white clover via activating auxin, abscisic acid and jasmonic acid related genes and inhibiting senescence genes [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 150.

[31] SASI M, AWANA M, SAMOTA M K, et al. Plant growth regulator induced mitigation of oxidative burst helps in the management of drought stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Environmental and Experimental Botany, 2021, 185: 104413.

[32] SHI X Y, TIAN Q X, DENG P, et al. The rice aldehyde oxidase *OsAO3* gene regulates plant growth, grain yield, and drought tolerance by participating in ABA biosynthesis [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2021, 548: 189-195.

[33] 王贺正,李艳,马均,等.水稻苗期抗旱性指标的筛选[J].作物学报,2007,33(9):1523-1529.

WANG H Z, LI Y, MA J, et al. Screening indexes of drought resistance during seedling stage in rice [J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(9): 1523-1529.

[34] 胡荣海,吕小平,王翼.反复干旱法的生理基础及其应用[J].华北农学报,1996,11(3):51-56.

HU R H, CHANG X P, WANG H. The physiological base and utilization of repeated drought method [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1996, 11(3): 51-56.

[35] 王兴荣,刘章雄,张彦军,等.大豆种质资源不同生育时期抗旱性鉴定评价[J].植物遗传资源学报,2021,22(6):1582-1594.

WANG X R, LIU Z X, ZHANG Y J, et al. Evaluation on drought resistance of soybean germplasm resources at multiple growth periods [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(6): 1582-1594.

[36] 李龙,毛新国,王景一,等.小麦种质资源抗旱性鉴定评价[J].作物学报,2018,44(7):988-999.

LI L, MAO X G, WANG J Y, et al. Drought tolerance evaluation of wheat germplasm resources [J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(7): 988-999.

[37] 刘强明,唐永群,肖人鹏,等.水稻耐旱的分子研究进展[J].分子植物育种,2019,17(9):2841-2849.

LIU Q M, TANG Y Q, XIAO R P, et al. Progress on molecular research of drought resistance in rice [J]. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(9): 2841-2849.

[38] 潘雅姣,傅彬英,王迪,等.水稻干旱胁迫诱导 DNA 甲基化时空变化特征分析[J].中国农业科学,2009,42(9):3009-3018.

PAN Y J, FU B Y, WANG D, et al. Spatial and temporal profiling of DNA methylation induced by drought stress in rice [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(9): 3009-3018.