

不同抗旱性小豆根系对干旱-复水的生理生态响应

单 皓¹, 罗海婧², 张 松¹, 张久刚¹,
张 虎¹, 崔爱民¹, 薛 超¹, 张永清²

(1.山西农业大学小麦研究所,山西 临汾 041000;2.山西师范大学生命科学学院,山西 太原 030000)

摘 要:为了探究不同抗旱性的小豆品种根系对于干旱-复水的生理生态响应规律,以京农2号、遵化红和B1783为试验材料,研究了干旱胁迫和复水处理对根系形态、根系活力、根系抗氧化酶活性、根系的丙二醛(MDA)、可溶性糖、可溶性蛋白质和脯氨酸含量的影响。结果表明:干旱胁迫对小豆的根系造成了不同程度的损害,引起了小豆根干重、主根长、根系活力、根系可溶性蛋白质含量显著下降,3个品种中京农2号的下降幅度最小,重度干旱胁迫(SS)下降幅分别是8.82%、12.15%、18.83%和15.80%,复水后,各指标值存在不同程度的回升,但仍低于对照;根系超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性升高,京农2号的增幅最大,SS处理下增幅分别是15.02%、86.76%、37.70%;根系MDA、可溶性糖和脯氨酸含量随着干旱胁迫程度的加深而升高,且品种的抗旱性越强,增加量越大,复水后有所恢复但未达到对照水平。不同抗旱性小豆的干旱-复水后的恢复能力存在较大差异,整体表现为抗旱能力越强的小豆品种,干旱-复水后的恢复能力也越强。

关键词:小豆;根系;干旱;复水;生理生态响应

中图分类号:S521;Q945.78 **文献标志码:**A

Physiological and ecological response of different drought-tolerant adzuki beans root system to drought-rehydration

SHAN Hao¹, LUO Haijian², ZHANG Song¹, ZHANG Jiugang¹,
ZHANG Hu¹, CUI Aimin¹, XUE Chao¹, ZHANG Yongqing²

(1. Institute of Wheat Research, Shanxi Agricultural University, Linfen, Shanxi 041000, China;

2. School of Life Science, Shanxi Normal University, Taiyuan, Shanxi 030000, China)

Abstract: This study used Jingnong 2, Zunhuahong and B1783 as experimental materials to explore the physiological and ecological responses of the roots of adzuki bean varieties with different drought resistance to drought and rehydration and examine the effects of drought stress and rehydration on root morphology, root system vitality, root antioxidant enzyme activity, malondialdehyde (MDA), soluble sugar, soluble protein and proline content in roots. The test results showed that drought stress caused different degrees of damage to the root system of adzuki bean, resulting in a significant decrease in the dry weight of adzuki bean root, main root length, root activity, and root soluble protein content. Among the three cultivars, Jingnong 2 had the smallest decrease, and the decrease of SS under severe drought stress was 8.82%, 12.15%, 18.83% and 15.80%, respectively. After rehydration, there were different degrees of recovery, but it was still lower than the control value. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in roots increased, and Jingnong 2 had the largest increase, and the increases under SS treatment were 15.02%, 86.76%, and 37.70%, respectively. The contents of MDA, soluble sugar and proline in roots increased with the deepening of drought stress, and the stronger the drought resistance of

the varieties, the greater the increase. It recovered after rehydration but did not reach the control level. It indicated that the recovery ability of different drought-resistant adzuki beans after drought-rewatering was quite different, and the overall performance was that the more drought-resistant adzuki bean varieties, the stronger the recoverability after drought-rewatering.

Keywords: adzuki bean; root system; drought; rewatering; physiological and ecological response

水是农作物生长发育过程中必不可少的保障条件。随着全球降雨量的减少,干旱逐渐成为严重影响作物生长发育的自然灾害^[1-3]。2018年,我国共有 771.18 万 hm^2 农作物受旱灾影响,经济损失高达 255.3 亿元。植物在长期适应干旱环境过程中,产生了御旱性、耐旱性、逃旱性和复水恢复性^[4],研究并利用作物的这些特性,对提高旱作区作物的产量具有重要的理论与实际意义。目前,国内外学者已对多种农作物^[5-10]抗旱性的生理生态响应进行了多方面研究;Baghel 等^[11]研究了大豆在重度水分胁迫下的生理反应,发现叶肉细胞结构和相关功能的损耗会降低植物的净光合速率;刘婷婷等^[12]研究认为,复水恢复性对于高粱幼苗的抗旱生长具有更重要的作用,净光合速率和叶片相对含水量在一定程度上能够作为鉴定高粱干旱适应性的指标;李国领等^[13]研究表明,众麦 1 号小麦在受到干旱胁迫后,通过提高相关生理参数,保持光合速率处在较高水平,从而提高产量;徐田军等^[14]研究认为玉米的耐旱指数在一定程度上能够反映其对干旱胁迫的敏感程度,且耐旱指数与耐旱性和稳产性呈正相关关系;王兰芬等^[15]筛选出可以作为绿豆芽期抗旱鉴定的适宜评价指标,又采用苗期反复干旱法遴选出幼苗存活率、萎蔫指数和株高为绿豆苗期抗旱性评价的适宜指标^[16]。前人的研究主要集中在小麦、玉米等大宗作物,有关小豆抗旱及复水方面的研究尚不够深入。

小豆作为山西省重要的小杂粮作物,富含蛋白质、膳食纤维、糖类、维生素及黄酮,不仅具有核黄素、蛋白质和花色苷等丰富的营养成分,同时还是重要的食品和饮料加工原料^[17]。吉雯雯等^[18]以发芽率、发芽势、发芽指数、相对根长和活力指数 5 个指标对小豆发芽阶段的抗旱性进行评价和分析。尹宝重等^[19]研究表明,干旱胁迫能够显著降低小豆幼苗可溶性蛋白和可溶性糖的积累,促进叶绿素的分解,加速叶片游离脯氨酸和叶片丙二醛的产生,且随着干旱胁迫程度的增加,影响越发明显。张晓红等^[20]研究认为小豆受到干旱胁迫后,过氧化氢酶活性、游离脯氨酸含量和可溶性糖含量明显增加,且抗旱能力越强,增幅越明显。

综上可知,前人对于小豆抗旱性的机制及生理生态响应进行了多方面研究,并取得了一定的研究成果^[21-23]。但从研究方向和内容上看,对于小豆抗旱性的研究主要集中在小豆幼苗以及叶片的御旱性、耐旱性、逃旱性的生理指标响应,对于小豆根系及复水恢复性的研究较少。因此,本研究以抗旱性不同的 3 种小豆品种为材料,分析干旱及复水条件下小豆苗期根系的多种生理指标的变化趋势,揭示小豆根系的干旱复水响应规律,为小豆的抗旱育种以及抗旱机制探究等提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试品种为 3 个抗旱能力不同的红小豆品种:京农 2 号、遵化红、B1783(经前期沙培试验筛选,其抗旱性表现为:京农 2 号>遵化红>B1783),由山西省农业科学院作物科学研究所提供。为了模拟实际生产中因黄土高原小流域治理而出现的“新造地”,供试土壤取自距地表 3 m 以下的生土,其基础肥力为:全氮 $0.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有机质含量 $6.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效磷 $3.0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效钾 $150.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、土壤 pH 8.4。

1.2 试验设计

试验在山西师范大学生命科学学院试验基地抗旱棚进行。棚外加遮防虫网和防雨棚,使红小豆整个生育期在自然光下生长,同时消除雨水对试验的影响。选用聚乙烯塑料盆(上部直径 31 cm,底部直径 23 cm,高 28 cm)进行盆栽试验,为了保证试验期间幼苗的养分水平保持一致,每盆装风干土 13 kg,同时分别施加尿素 $0.43 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、氯化钾 $0.275 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、过磷酸钙 $0.7 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 作为肥底。按照常规的方法适时播种,所有盆土等量浇水以保证种子顺利出苗,待第 1 片复叶完全展开后,进行干旱胁迫处理。试验按照土壤相对含水量分为 5 个处理:①充分供水 CK(田间持水量的 60%~70%);②中度干旱胁迫 MS(45%~55%);③重度干旱胁迫 SS(30%~40%);④中度干旱胁迫复水 MS-CK(45%~55%复水到 60%~70%);⑤重度干旱胁迫复水 SS-CK(30%~40%复水到 60%~70%)。采用称重法控制

土壤水分,每隔 1 d 于下午固定时间称重,若下降到设定的水分含量下限时,立即补充水分,共胁迫 30 d;胁迫到期后,复水处理组当日复水至 CK,复水 7 d,其他水分处理不做处理。所有处理均在复水 7 d 后测定根系形态及生理生化指标,每个水分处理重复 3 次。所有栽培管理措施中,除水分处理不同外,其他均保持一致,每隔 7 d 随机调换盆栽摆放位置。

1.3 测定指标与方法

形态指标的测定:主根长用游标卡尺测量;根冠比测定采用 105℃ 杀青,75℃ 烘干至恒重称重法。

生理指标的测定:根系活力的测定,采用氯化三苯基四氮唑 (TTC) 法^[24];根系超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的测定,采用氮蓝四唑 (NBT) 光还原法^[22];根系过氧化物酶 (POD) 活性的测定,采用愈创木酚比色法^[25];根系过氧化氢酶 (CAT) 活性的测定,采用紫外吸收法^[26];根系丙二醛 (MDA) 含量的测定,采用硫代巴比妥酸法 (TBA) 法^[27];根系可溶性糖含量的测定,采用蒽酮比色法^[27];根系可溶性蛋白质含量的测定,采用考马斯亮蓝 G-250 染色法^[27];根系脯氨酸含量的测定,采用茚三酮显色法^[28]。

1.4 数据处理与分析

用 Microsoft Excel 2007 软件进行试验数据计算 (平均值及标准差),用 SPSS 17.0 软件 Duncan 新复极差法对各项指标进行方差分析和显著性检验,结果用平均值±标准差表示,用 Origin 2018 软件作图。

2 结果与分析

2.1 干旱-复水条件对小豆根系形态的影响

由表 1 可知,干旱胁迫显著抑制了小豆根系的生长发育,但不同品种受抑制程度不同。与充分供水相比较,干旱胁迫下 3 个品种小豆的根干重、主根长随着胁迫程度的升高而降低,各处理间差异显著 ($P<0.05$);根冠比与胁迫程度的强弱成正比,差异不显著。根干重在 MS 处理下和 SS 处理下,与 CK 相比,京农 2 号降低了 4.55%、8.82%,遵化红降低了 5.99%、10.04%,B1783 降低了 6.35%、10.35%。根冠比在 MS 处理和 SS 处理下,与 CK 相比,京农 2 号增加了 1.99%、2.41%,遵化红和 B1783 无显著变化。主根长在 MS 处理和 SS 处理下,与 CK 相比,京农 2 号降低了 5.21%、12.15%,遵化红降低了 7.00%、14.11%,B1783 降低了 8.48%、16.53%。可能京红 2 号对干旱胁迫的调节适应能力较强,有较强的抗旱性,遵化红次之,B1783 最差。

复水后 3 个品种小豆的根干重、主根长低于对

照,但都高于相应的干旱处理,MS-CK 组的上升幅度明显高于 SS-CK 组。结果显示,3 个品种中,京农 2 号表现出的复水后补偿效应最大。在 MS-CK 和 SS-CK 处理下,京农 2 号的根干重上升为 CK 的 98.58%、94.51%,主根长上升为 CK 的 97.50%、89.61%。复水后各处理根冠比无显著变化。

表 1 不同抗旱性小豆根系生长对干旱-复水的响应
Table 1 Responses of root system in different drought-tolerant adzuki beans to drought-rehydration

品种 Variety	处理 Treatment	根干重/g DW of root	根冠比 Root-shoot ratio	主根长/cm Main root length
京农 2 号 Jingnong 2	CK	0.36±0.02aA	0.68±0.01cA	40.34±0.52aA
	MS	0.34±0.01bA	0.70±0.01abA	38.24±0.11cA
	SS	0.33±0.03cA	0.70±0.01aA	35.44±0.18eA
	MS-CK	0.36±0.01aA	0.69±0.01bcA	39.34±0.12bA
	SS-CK	0.34±0.01bA	0.69±0.01abA	36.15±0.14dA
遵化红 Zunhuahong	CK	0.36±0.01aB	0.68±0.02aA	39.71±0.58aA
	MS	0.33±0.02cB	0.69±0.01aB	36.93±0.13cB
	SS	0.32±0.01eB	0.69±0.01aB	34.10±0.06eB
	MS-CK	0.34±0.01bB	0.69±0.01aA	37.44±0.09bB
	SS-CK	0.33±0.02dB	0.69±0.03aB	34.66±0.18dB
B1783	CK	0.35±0.01aC	0.68±0.01aA	38.45±0.21aB
	MS	0.33±0.01cC	0.69±0.01aA	35.19±0.21bC
	SS	0.31±0.02eC	0.69±0.02aB	32.09±0.14cC
	MS-CK	0.34±0.02bC	0.69±0.01aA	35.47±0.52bC
	SS-CK	032±0.01dC	0.68±0.01aB	32.56±0.24cC

注:不同小写字母表示同一品种不同处理间差异在 5% 水平上显著,不同大写字母表示同一处理不同品种间差异在 5% 水平上显著。下同。

Note: Values followed by different lowercase letters are significantly different at the 5% level of probability for the same variety, values followed by different capital letters are significantly different at 5% level of probability among varieties. The same below.

2.2 干旱-复水条件对小豆根系生理生化特性的影响

2.2.1 对根系活力的影响 由图 1 可知,充分供水下,京农 2 号的根系活力高于遵化红和 B1783 14.47%、25.95%,差异显著 ($P<0.05$)。与充分供水相比,中度和重度胁迫下,3 个品种小豆的根系活力随着干旱胁迫程度加重都呈下降趋势,差异显著 ($P<0.05$)。其中京农 2 号的根系活力降幅最低,分别降低了 7.91% 和 18.83%;遵化红和 B1783 分别降低了 13.81%、34.11% 和 20.06%、52.30%。复水处理后,3 个品种小豆的根系活力低于对照,但都存在不同程度的回升,复水处理后的根系活力 MS-CK>MS,SS-CK>SS,差异显著 ($P<0.05$)。其中京农 2 号的根系活力上升为对照的 96.29%、85.93%;遵化红和 B1783 分别上升为对照的 94.04%、74.73% 和 88.14%、55.87%。3 个品种复水恢复能力表现为:京农 2 号>遵化红>B1783。

2.2.2 对根系抗氧化酶活性的影响 由图 2 可知,在充分供水条件下,京农 2 号的 SOD、POD 和 CAT 活性显著高于遵化红和 B1783。与充分供水相比较,中度和重度干旱胁迫下,3 个小豆品种根系的 SOD、POD 和 CAT 活性都有不同程度的升高,存在显著差异($P<0.05$);京农 2 号 3 种酶活性最高,且上升的幅度最大,SOD 活性提高了 9.27%、15.02%,POD 活性提高了 57.86%、86.76%,CAT 活性提高了 26.20%、37.70%。不同品种在同一程度干旱胁迫下,3 种酶活性差异显著,且 $SS>MS>CK$ 。

复水处理后,3 个品种小豆根系 SOD、POD 和 CAT 活性高于对照, $SS>SS-CK, MS>MS-CK$, 差异显著($P<0.05$)。其中京红 2 号 3 种酶活性回降的幅度最大,SOD 活性 MS-CK 比 MS 降低了 4.91%,SS-CK 比 SS 降低了 7.52%;POD 活性 MS-CK 比 MS 降低了 36.14%,SS-CK 比 SS 降低了 26.61%;

CAT 活性 MS-CK 比 MS 降低了 10.94%,SS-CK 比 SS 降低了 4.52%。3 个品种抗旱性表现为:京农 2 号>遵化红>B1783。

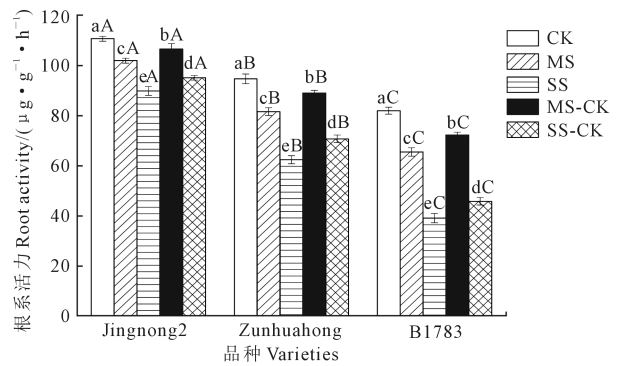


图 1 不同抗旱性小豆根系活力对干旱-复水的生理响应
Fig.1 Physiological response of different drought-resistant adzuki beans root system vigor to drought-rehydration

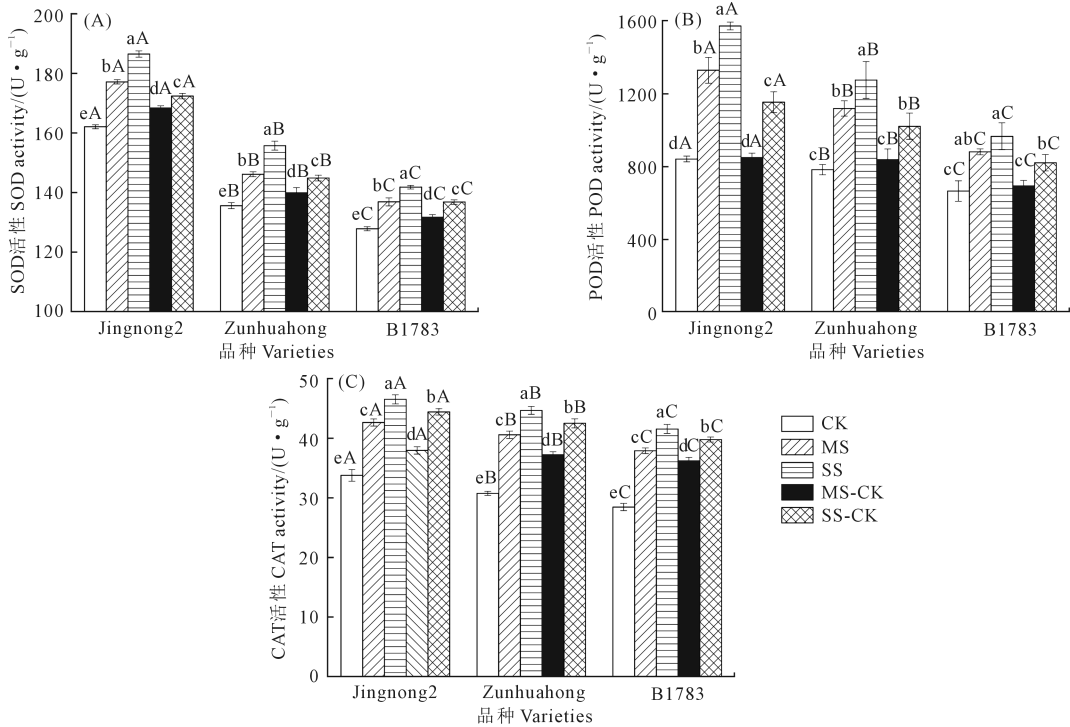


图 2 不同抗旱性小豆根系抗氧化酶活性对干旱-复水的生理响应
Fig.2 Physiological responses of antioxidant enzyme activities in root of different drought-resistant adzuki beans to drought-rehydration

2.2.3 对根系丙二醛(MDA)的影响 由图 3 可知,3 个品种的小豆根系 MDA 含量与干旱胁迫的强弱成正比。在充分供水条件下,京农 2 号的根系 MDA 含量显著低于遵化红和 B1783。与 CK 相比,MS 组和 SS 组 3 个品种的 MDA 含量都升高,且 $SS>MS$, 差异显著($P<0.05$)。在相同条件下,京农 2 号的 MDA 积累量相对较少,对干旱胁迫的抵抗力较强。复水处理后,3 个品种小豆的根系 MDA 含量存在不同程

度的降低,但仍高于对照组,根系 MDA 含量表现为: $SS>SS-CK>MS>MS-CK>CK$ 。相同处理下的根系 MDA 含量表现为:京农 2 号<遵化红<B1783。

2.2.4 对根系可溶性糖的影响 由图 4 可知,与充分供水相比较,中度和重度胁迫下不同抗旱品种根系可溶性糖含量均随着胁迫程度的增加而升高。相同处理下可溶性糖含量表现为:京红 2 号>遵化红>B1783。复水后,3 个品种根系可溶性糖含量仍

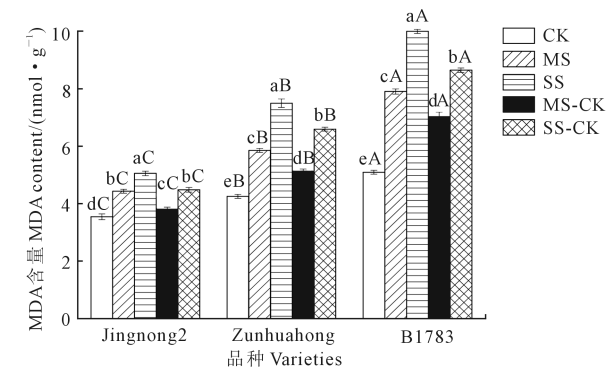


图 3 不同抗旱性小豆根系 MDA 对干旱-复水的生理响应

Fig.3 Physiological response of MDA in different drought-resistant adzuki beans root system to drought-rehydration

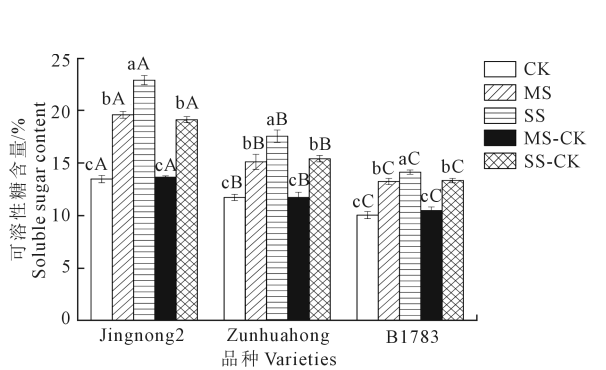


图 4 不同抗旱性小豆根系可溶性糖对干旱-复水的生理响应

Fig.4 Physiological response of soluble sugar in different drought-resistant adzuki beans root system to drought-rehydration

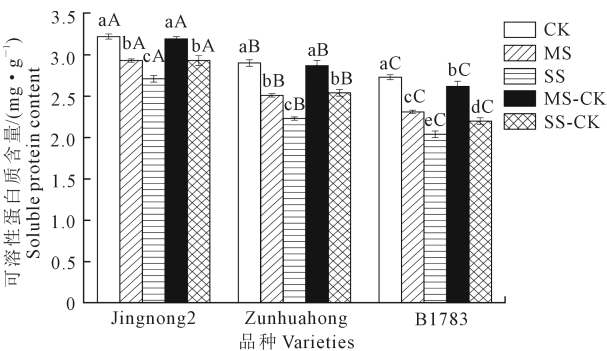


图 5 不同抗旱性小豆根系可溶性蛋白质对干旱-复水的生理响应

Fig.5 Physiological response of soluble protein of different drought-resistant adzuki beans root system to drought-rehydration

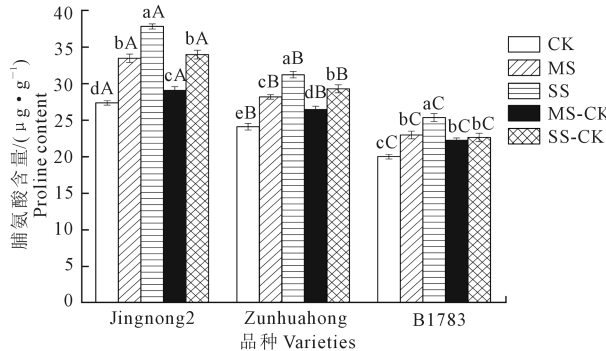


图 6 不同抗旱性小豆根系脯氨酸对干旱-复水的生理响应

Fig.6 Physiological response of proline in different drought-resistant adzuki beans root system to drought-rehydration

高于 CK 组。在 MS-CK、SS-CK 处理下,3 个品种根系可溶性糖含量明显低于 MS、SS 处理,下降幅度为京农 2 号>遵化红>B1783。

2.2.5 对根系可溶性蛋白质的影响 由图 5 可知,与充分供水相比较,中度和重度胁迫下不同抗旱品种根系可溶性蛋白质含量随着干旱胁迫程度的增强而降低,差异显著 ($P<0.05$),且品种的抗旱性越强,降低量越小。中度干旱胁迫下,3 个小豆品种的可溶性蛋白质含量分别较充分供水处理降低了 8.89%、13.45%和 15.45%。复水后,3 个品种小豆的根系可溶性蛋白质含量比 CK 组低,但较 MS、SS 组均存在不同程度的升高,且复水处理的根系可溶性蛋白质含量显著高于 MS 和 SS 处理。

2.2.6 对根系脯氨酸的影响 由图 6 可知,与充分供水相比较,中度和重度胁迫下 3 个抗旱品种根系脯氨酸含量随着干旱胁迫程度的加深而升高,且品种的抗旱性越强,增加量越大。复水处理后,3 个品种小豆的根系脯氨酸含量均比 CK 组高,但较 MS、SS 组均存在不同程度的下降,且复水处理的根系脯

氨酸含量明显低于 MS 和 SS 处理。

3 讨论

干旱是影响作物生长和生产的关键环境胁迫因素之一,其导致植物发生多种多样的生理生化以及分子响应等^[29]。干旱-复水试验作为作物干旱机制研究的热点内容,已在玉米、大豆、小麦等作物证实了干旱阈值内进行干旱胁迫并及时复水,作物的株高、叶面积和生物量等超过正常灌水水平,即“补偿或超补偿效应”^[30]。

根系是作物感受土壤水分亏缺最初的部位,它的生长形态及生理特征会随着水分情况改变,且影响植株地上部生长^[31]。根冠比是指植物地下部分与地上部分的鲜重或干重的比值,它的大小反映了植物地下部分与地上部分的相关性,外界生长环境条件对其有一定的影响^[32]。根系活力是衡量根吸收能力的主要指标,它在一定程度上反映了植物的生命活动和新陈代谢的强弱^[33]。本研究表明,干旱胁迫下 3 个供试品种小豆的根干重、主根长、根系活力均随着胁迫程度的升高而降低;复水后,干旱胁迫

迫对小豆的根干重、主根长、根系活力影响有所减弱,各指标均呈现增加的趋势。可能是干旱胁迫影响了部分根毛吸收水分和营养的能力,导致根系在一定程度上木质化、弱化。3 个品种中京农 2 号的下降幅度最小,表现出的复水后补偿效应最大,表明京农 2 号抗旱性最佳。

在遭受干旱胁迫时,作物体内会产生自由基和 H_2O_2 等活性氧,而活性氧的累积可直接或间接攻击细胞膜上生物大分子,导致膜损伤,进而造成作物的损伤。MDA 是植物细胞膜脂化最重要的产物之一,其大小可反映植物膜系统的受损程度^[34]。植物一般通过两种途径来缓解或清除活性氧的危害,一种是通过抗氧化酶系统,即增加 SOD、POD 和 CAT 的活性,SOD、POD 和 CAT 协同作用可防御活性氧或其他过氧化物自由基对细胞生物大分子物质的破坏作用,从而使植株免受伤害^[35];另一种抗氧化途径是渗透调节,即植株通过产生渗透调节物质来中和或缓解有害物质的损伤^[26]。本研究中,随着干旱胁迫的加深,小豆根系 MDA 含量增加,表明细胞膜的孔隙增大,离子外泄,引起细胞代谢混乱,小豆根系遭受的氧化损伤加剧。此外,小豆根系的 SOD、POD 和 CAT 活性明显升高;其中,京农 2 号的 SOD、POD 和 CAT 活性增幅最大,B1783 的增幅最小。可能是抗旱性强的小豆品种能够大幅提高抗氧化酶活性,抗旱性弱的小豆品种抗氧化酶活性提升不明显。复水后,根系 MDA 含量降低,且抗旱能力越强,下降幅度越大,这与张红萍等^[36]的研究结果一致。根系 SOD、POD 和 CAT 活性都呈现不同程度的下降,京农 2 号的下降幅度最大,可能是复水后,抗旱性强的小豆品种对水分的响应速度较快,从而迅速调整作物体内的酶活性,类似的结果也呈现在闫江艳等^[37]的研究中。

作物在遭受干旱胁迫时能够产生游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等渗透调节物质,维持细胞生长所需膨压,保证植物细胞的正常代谢活动进行。有研究表明,植物在干旱胁迫下普遍出现游离脯氨酸和可溶性糖大量积累、蛋白质合成受阻的现象^[38-39]。在本研究中,3 个品种小豆根系可溶性糖含量和脯氨酸含量均随着干旱胁迫程度的加深而增加,可溶性蛋白质含量随着干旱胁迫程度的加深而降低,且各品种间差异显著。京农 2 号在相同的干旱胁迫下,可溶性糖含量和脯氨酸含量的增加量最大,可溶性蛋白虽然降低,但仍可维持较高水平,这些物质一方面为小豆根系提供能量和物质基础,另一方面和有害物质螯合或中和,降低危害或形成

无害物质,从而减少对根系的损伤。此外,京农 2 号复水后的补偿作用明显高于遵化红、B1783,表明该品种抗旱能力较遵化红、B1783 高。本研究表明,抗旱性强的品种可能具有更强的抗氧化修复能力和渗透调节能力,这与韩金龙等^[40]的研究结果一致。

4 结 论

干旱胁迫对小豆的根系造成了不同程度的损害,引起了小豆根系活力、根系可溶性蛋白质含量下降,根系 SOD 活性、POD 活性、MDA 含量、可溶性糖含量、脯氨酸含量升高。不同抗旱性小豆干旱-复水后的恢复能力存在较大差异,整体表现为抗旱能力越强的小豆品种,干旱-复水后的恢复能力也越强。

参 考 文 献:

- [1] DAI A G. Drought under global warming: a review[J]. WIREs Climate Change, 2011, 2(1): 45-65.
- [2] VURUKONDA S S K P, VARDHARAJULA S, SHRIVASTAVA M, et al. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria [J]. Microbiological Research, 2016, 184: 13-24.
- [3] SHAO H B, CHU L Y, JALEEL C A, et al. Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants - biotechnologically and sustainably improving agriculture and the environment in arid regions of the globe[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2009, 29(2): 131-151.
- [4] FUKAI S, COOPER M. Development of drought-resistant cultivars using physiomorphological traits in rice [J]. Field Crops Research, 1995, 40(2): 67-86.
- [5] 刘文瑜,何斌,杨发荣,等. 不同品种藜麦幼苗对干旱胁迫和复水的生理响应[J]. 草业科学, 2019, 36(10): 2655-2665.
LIU W Y, HE B, YANG F R, et al. Physiological response to drought and re-watering of different quinoa varieties[J]. Pratacultural Science, 2019, 36(10): 2655-2665.
- [6] 姚曹,周俊,徐洋,等. 不同苜蓿品种幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 安徽科技学院学报, 2017, 31(4): 30-33.
YAO C, ZHOU J, XU Y, et al. Physiological responses of different alfalfa varieties seedlings to drought stress[J]. Journal of Anhui Science and Technology University, 2017, 31(4): 30-33.
- [7] 汪琪,周俊,徐洋,等. 不同田菁品种幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 安徽农学通报, 2017, 23(8): 16-17, 20.
WANG Q, ZHOU J, XU Y, et al. Physiological response of different Sesbania varieties seedlings to drought stress[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2017, 23(8): 16-17, 20.
- [8] 张耀元,张彬,马芳芳,等. 不同品种谷子幼苗对干旱胁迫的生理响应及 *SiZFP252* 基因的表达分析[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2016, 36(9): 614-618.
ZHANG Y Y, ZHANG B, MA F F, et al. Responses to drought stress and expression analysis of *SiZFP252* of seedlings of different foxtail millet varieties[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 2016, 36(9): 614-618.

[9] FAROOQ M, GOGOI N, BARTHAUR S, et al. Drought stress in grain legumes during reproduction and grain filling[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2017, 203(2): 81-102.

[10] FORNI C, DUCA D A, GLICK B R. Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria[J]. Plant and Soil, 2017, 410(1): 335-356.

[11] BAGHEL L, KATARIA S, GURUPRASAD K N. Effect of static magnetic field pretreatment on growth, photosynthetic performance and yield of soybean under water stress[J]. Photosynthetica, 2018, 56(2): 718-730.

[12] 刘婷婷, 陈道钊, 王仕稳, 等. 不同品种高粱幼苗在干旱复水过程中的生理生态响应[J]. 草业学报, 2018, 27(6): 100-110.
LIU T T, CHEN D Q, WANG S W, et al. Physio-ecological responses to drought and subsequent re-watering in sorghum seedlings[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2018, 27(6): 100-110.

[13] 李国领, 齐学礼, 张志强, 等. 不同小麦品种的生理和产量特性对灌浆期干旱胁迫的响应[J]. 河南农业科学, 2018, 47(4): 8-14.
LI G L, QI X L, ZHANG Z Q, et al. Response of physiological and yield characters of different wheat cultivars to drought stress at grain filling stage[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2018, 47(4): 8-14.

[14] 徐田军, 吕天放, 赵久然, 等. 不同基因型玉米品种对 3 个关键时期干旱胁迫的响应及抗旱性鉴定[J]. 农学学报, 2017, 7(12): 12-17.
XU T J, LV T F, ZHAO J R, et al. Response of maize varieties with different genotypes to drought stress at three critical stages and drought-resistant identification[J]. Journal of Agriculture, 2017, 7(12): 12-17.

[15] 王兰芬, 武晶, 景蕊莲, 等. 绿豆种质资源芽期抗旱性鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(3): 498-503.
WANG L F, WU J, JING R L, et al. Drought resistance identification of mungbean germplasm resources at bud stage[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(3): 498-503.

[16] 王兰芬, 武晶, 景蕊莲, 等. 绿豆种质资源苗期抗旱性鉴定[J]. 作物学报, 2015, 41(1): 145-153.
WANG L F, WU J, JING R L, et al. Drought resistance identification of mungbean germplasm resources at seedlings stage[J]. Acta Agonomica Sinica, 2015, 41(1): 145-153.

[17] 罗海婧. 不同品种红小豆对水分胁迫和复水的生理生态响应[D]. 临汾: 山西师范大学, 2015.
LUO H J. Eco-physiological responses of water stress and rewetting in different adzuki bean varieties[D]. Linfen: Shanxi Normal University, 2015.

[18] 吉雯雯, 张泽燕, 张耀文, 等. 不同地区小豆资源芽期抗旱性鉴定[J]. 作物杂志, 2017, (3): 54-59.
JI W W, ZHANG Z Y, ZHANG Y W, et al. Identification of drought resistance of adzuki bean germplasm resources from different places in budding stage[J]. Crops, 2017, (3): 54-59.

[19] 尹宝重, 王艳, 张月辰. 干旱胁迫对红小豆苗期生理生化特性的影响[J]. 贵州农业科学, 2011, 39(7): 65-67, 70.
YIN B Z, WANG Y, ZHANG Y C. Effects of drought stress on physiological and biochemical characters of adzuki bean[J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2011, 39(7): 65-67, 70.

[20] 张晓红, 周俊, 徐洋, 等. 不同小豆品种幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 长江大学学报(自科版), 2017, 14(18): 5-7.
ZHANG X H, ZHOU J, XU Y, et al. Physiological responses of different adzuki bean (*Vigna angularis*) species seedlings under drought stress[J]. Journal of Yangtze University (Natural Science Edition), 2017, 14(18): 5-7.

[21] 张泽燕, 张耀文. 干旱胁迫下 21 份山西地方绿豆品种芽期抗旱性鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2011, 12(6): 1010-1013.
ZHANG Z Y, ZHANG Y W. Drought resistance evaluation of 21 local landraces of mung bean from Shanxi Province in budding stage[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2011, 12(6): 1010-1013.

[22] OKAMI M, KATO Y, KOBAYASHI N, et al. Morphological traits associated with vegetative growth of rice (*Oryza sativa* L.) during the recovery phase after early-season drought[J]. European Journal of Agronomy, 2015, 64: 58-66.

[23] FANG Y J, XIONG L Z. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants[J]. CMLS-Cellular and Molecular Life Sciences, 2015, 72(4): 673-689.

[24] 刘萍, 李明军. 植物生理学实验技术[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
LIU P, LI M J. Experimental techniques of Plant Physiology[M]. Beijing: Science Press, 2007.

[25] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
WANG X K. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.

[26] 单皓, 张虎, 崔爱民, 等. 外源生长调节物质对盐胁迫下玉米种子萌发的影响[J]. 中国农业科技导报, 2018, 20(8): 82-90.
SHAN H, ZHANG H, CUI A M, et al. Effect of exogenous growth regulator on seed germination of maize under salt stress[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2018, 20(8): 82-90.

[27] 史树德, 孙亚卿, 魏磊. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国林业出版社, 2011.
SHI S D, SUN Y Q, WEI L. Experimental guidance of Plant Physiology[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2011.

[28] CHEN D Q, WANG S W, CAO B B, et al. Genotypic variation in growth and physiological response to drought stress and re-watering reveals the critical role of recovery in drought adaptation in maize seedlings[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 6: 1241.

[29] 刘文瑜, 杨发荣, 谢志军, 等. 不同品种藜麦幼苗对干旱胁迫的生理响应及耐旱性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 10-18.
LIU W Y, YANG F R, XIE Z J, et al. Evaluation of drought tolerance and physiological response to drought stress of different varieties of quinoa seedlings[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(6): 10-18.

[30] MESSINA F J, DURHAM S L, RICHARDS J H, et al. Trade-off between plant growth and defense? A comparison of sagebrush populations[J]. Oecologia, 2002, 131(1): 43-51.

[31] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 作物根系对干旱胁迫逆境的适应性研究进展[J]. 土壤与环境, 2002, 11(4): 430-433.
ZHU W Q, WU L H, TAO Q N. Advances in the studies on crop root against drought stress[J]. Soil and Environmental Sciences, 2002, 11(4): 430-433.