

Effects of Drought Stress on Rice Physiology and Biochemistry

Tchinga Jeffree Berchmens*, Xiaorong Chen*, Changxu Chen, Liming Shi, Xuren Zhou, Xiaojun Zha#

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Email: tchingatchinga@163.com, 1413163830@qq.com, #zhaxj2005@163.com

Received: May 25th, 2020; accepted: Jun. 8th, 2020; published: Jun. 15th, 2020

Abstract

Drought stress is the most important abiotic factor affecting rice growth and yield reduction. The most visualized response of rice to water deficit is various morphological changes. In addition, changes in internal metabolic reactions and signaling pathways are indispensable. This article focuses on the changes in various physiological and biochemical indexes of rice under drought stress, including leaf water potential, chlorophyll content and photosynthetic rate, antioxidant enzyme activity and malondialdehyde concentration, endogenous hormone content and ratio, osmotic adjustment, etc. in order to provide a basis for the study of rice drought resistance mechanism and the cultivation of drought-tolerant varieties.

Keywords

Rice, Drought Stress, Physiology and Biochemistry, Antioxidant Enzymes, Endogenous Hormones

干旱对水稻生理生化的影响

Tchinga Jeffree Berchmens*, 陈晓荣*, 陈昶旭, 施力铭, 周旭人, 查笑君#

浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华

Email: tchingatchinga@163.com, 1413163830@qq.com, #zhaxj2005@163.com

收稿日期: 2020年5月25日; 录用日期: 2020年6月8日; 发布日期: 2020年6月15日

摘要

干旱是影响水稻生长发育和产量降低的最主要非生物因素。水稻对水分亏缺最直观响应就是各种形态

*第一作者。

#通讯作者。

文章引用: Tchinga Jeffree Berchmens, 陈晓荣, 陈昶旭, 施力铭, 周旭人, 查笑君. 干旱对水稻生理生化的影响[J]. 自然科学, 2020, 8(4): 220-226. DOI: 10.12677/ojns.2020.84028

学上的变化,除此之外还有内部代谢反应和信号通路的改变。本文重点叙述了水稻在干旱胁迫下,各项生理生化指标的变化,包括叶片水势、叶绿素含量和光合速率、抗氧化酶活性及丙二醛浓度、内源激素含量与比值、渗透调节等,以期水稻抗旱机理的研究和耐旱品种的培育提供一定依据。

关键词

水稻, 干旱胁迫, 生理生化, 抗氧化酶, 内源激素

Copyright © 2020 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

水稻产量的高低和品质的好坏关系到全球几十亿人的温饱和健康问题。根据 FAO 最新数据显示,2019 年全球大米产量净重 5.12 亿吨,相比 2018 年,历史最高纪录下降 0.5%。导致水稻产量降低的因素,包括各种病虫害等生物逆境和高温、干旱、高盐及化学污染毒害等非生物逆境[1]。尤其是随着近几十年全球气候变暖,水资源匮乏问题越来越突出,我国干旱灾害高频率、大范围、长时间的发生[2],对水稻的生产造成了严重威胁。因此,提高水稻的抗旱能力、培育优质抗旱品种已经成为了目前水稻育种亟待解决的重要问题。本文将在介绍植物逆境与植物抗逆性的基础上,重点论述干旱对水稻生理生化的各种影响。

2. 植物逆境与植物抗逆性

2.1. 植物逆境

植物的生长环境复杂且多变,能够在整个生育阶段都完全处于绝对适宜的环境中的植物是非常稀有的,表明植物对环境都有一定的承受能力。但当环境剧烈变化超过其承受能力时,就会对植物产生胁迫或逆境(stress) [3]。胁迫植物生长发育的因子包括各种动植物和微生物等生物因子以及干旱、辐射、毒素和盐分等物理和化学非生物因子,它们相互关联,以不同的方式和机理迫害植物,造成植物的原初直接伤害(细胞质膜损伤)、原初间接伤害(代谢失调)以及次生胁迫伤害(即原初胁迫诱发的次级胁迫对植物的伤害,如高温和冷害会引起植物的次生水分胁迫伤害)等[1] [4]。

2.2. 植物抗逆性

若植物长时间处于某种胁迫环境中,一些适应性性状会通过自然选择或者人工培育被保留下来并不断增强,植物最终就能够获得对各种胁迫因子的抗御能力,称为植物的抗逆性(stress resistance),简称抗性[5]。植物的抗逆性主要分为避逆性(stress avoidance)和耐逆性(stress tolerance)两个方面[1]。前者是指植物能够通过对自身生育周期的调整或营造适宜内环境的方法避免环境胁迫对植物组织造成损伤;后者是说植物能够承受部分的环境胁迫,以各种代谢反应阻止、降低甚至修复由逆境造成的伤害使植物体保持正常的生长发育。如互花米草可以通过渗透调节、离子区域化等方式适应高盐环境,因而表现出良好的耐盐性[6]。事实上,植物的避逆性与耐逆性并不能严格划分,二者有可能同时在植物应对逆境时起作用,因此一般所说的植物的抗逆性是这两种抗性的混称;并且不同品种的植株抗逆性有差异,但整体上仍呈现一定的规律性,即植物在休眠期和营养生长期抗性较强,开花期抗逆性弱[1] [4]。如赵秋月等[7]研究

发现, 在 Na_2CO_3 浓度大于 20 mmol/L 时, 不同品种的番茄种子萌发均明显受抑, 且盐浓度越高种子的发芽率、发芽指数和活力指数越低; 随着盐胁迫程度加重, 番茄在发芽期、幼苗期和田间生长期细胞质膜受损严重透性增强、叶绿素含量降低、渗透调节物质含量增多, 各种保护酶含量与活性增加并与品种耐盐性呈正相关。

3. 干旱对水稻生理生化的影响

3.1. 叶片水势与含水量

水稻叶片保持较高的含水状态和水势是其维持正常光合作用的基础[8]。有研究发现水稻在遭遇干旱胁迫时叶片水势会降低, 进一步导致气孔关闭, 从而降低蒸腾作用和植株体内水分的丧失[9]。丁雷等[10]在梯度胁迫实验时也发现, 水稻在重度干旱胁迫的条件下(20%和 30%的 PEG 6000)其叶片水势与含水量都显著下降($P < 0.05$)。另外, 长期干旱使叶片水势过低会引起蒸腾作用受阻, 植株运转水分的能力减弱, 呼吸减慢并伴随后期碳同化的不足, 最终有可能导致植物体碳饥饿而亡[11] [12]。当对受旱后没有受到结构性损伤的水稻补水, 发现其叶片水势恢复到正常水平, 生理功能也有所恢复, 但从整个生育期来看, 水稻叶片也因此出现提前衰老现象[13]。

3.2. 叶绿素含量与光合速率

叶片中光合产物的积累是水稻正常生长发育的基础。光合色素分子叶绿素 a 与叶绿素 b 是参与光合作用的主要色素, 二者的比值在植物不同生长发育阶段和不同品种各有特点存在显著差异, 并且叶绿素 a 的含量决定了叶绿素总含量的高低, 叶绿素 b 的含量则是引起叶绿素 a/b 比值发生变化的主导因素。一般而言, 适宜条件下叶绿素含量与净光合速率显著正相关, 较高比值的叶绿素 a/b 有利于光能的转化和减少光抑制的发生[1] [14]。多项研究显示水稻在受到干旱胁迫时其叶绿素含量显著降低, 水稻产量也明显下降[15] [16], 但也有研究表明叶绿素含量降低 60%后水稻冠层群体的光合能力反而增加了 3% [17]。

水稻生育期出现水分亏缺时, 叶片的气孔导度、蒸腾速率和净光和速率均显著降低, 光补偿点和暗呼吸的速率增加, 同时光饱和点和最大光合速率降低, 显著抑制植株的生长发育。以上现象可以用水稻叶片的光合作用受到气孔限制和非气孔限制来解释。受旱程度较轻时, 气孔导度因叶片水势减小而降低, 植株从环境中对 CO_2 的吸收减弱引起叶片光合速率下降; 而水分严重匮乏时, 光合速率的下降则主要是因为叶片结构受损和 RuBP 羧化酶效率下降, 且此时由非气孔限制引起的光合系统受损是一个不可逆的过程[18] [19] [20]。不同品种的水稻抗旱能力有差异, 相同条件下抗旱性强的水稻叶片光合速率在植株极度缺水时下降较为缓慢[10] [21] [22] [23]。陈亮等[24]研究发现, 水稻孕穗期如果受到中度干旱, 抗旱能力弱的水稻品种黄华占叶片气孔导度和光合速率都显著下降, 降幅分别达 37.2%、19.2%, 抗旱性强的水稻品种中早 3 号叶片气孔导度则没有发生明显变化, 光合速率下降 32.0%; 重度干旱时, 两个品种的水稻气孔导度均明显降低, 光合速率显著下降, 并且黄华占在处理结束复水后, 其气孔导度、光合速率都不能再恢复到原有水平。

3.3. 抗氧化酶系统与丙二醛(MDA)

氧气在参与植物的光合和呼吸等正常代谢过程中会产生毒副产品活性氧, 包括单线态氧、超氧阴离子(O_2^-)、过氧化氢(H_2O_2)、氢氧根离子(OH^-)等, 称为活性氧系统(Reactive oxygen species, ROS)。为保持植物体内部的稳态, ROS 清除系统包括 SOD (超氧化物歧化酶)、POD (过氧化物酶)、CAT (过氧化氢酶)等抗氧化保护酶以及还原性谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(ASA)等非酶物质, 会相互协同不断清除各种代谢反应产生的活性氧, 保障植物健康地生长发育[25] [26]。当受到不良环境影响时, 植物细胞内部的这种动

态平衡就会被扰乱, 活性氧不断累积超过正常水平, 使细胞膜发生膜脂过氧化产生丙二醛(Malondialdehyde, MDA), 造成蛋白质、脂质及核酸等物质的氧化损伤, 破坏细胞结构, 造成不可逆损伤[27] [28] [29]。Guo 等[30]研究表明, 水稻对干旱的敏感性越强其抗氧化酶活性下降也越明显, 而耐旱性强的水稻品种其抗氧化酶的活性也会越强。

多项研究表明水稻在干旱胁迫下的抗氧化酶活性会提高, MDA 的含量也会随胁迫强度的增加和时间的延长而增加。王贺正等[31] [32]用不同品种的水稻在其苗期或开花期进行了干旱胁迫实验, 检测结果均显示此时的 SOD、CAT、POD 等抗氧化酶的活性提高, MDA、可溶性蛋白质、ASA 等物质的含量也有所增加。段素梅等[33]利用盆栽实验探究了水稻分蘖期干旱逆境时长对其长势、各项生理指标和产量的影响, 发现干旱会抑制水稻株高提高其抗倒伏能力, 叶片中 MDA、可溶性糖和脯氨酸的含量随着受旱时间的延长而急速增加, 之后再下降, 并且短期的干旱胁迫反而有助于产量的增加。尉荣蓉[34]等研究了两个不同株系水稻在分蘖期的抗旱能力, 发现干旱逆境中水稻的抗氧化酶活性和 MDA 含量均明显上升, 并且认为在水分亏缺严重时抗氧化酶仍能够保持较高活性的水稻品种其抗旱能力也较强。

3.4. 内源激素含量及其相互比例关系

植物的各项生命活动都需要内源激素的参与和调节。逆境时植物体内的生长素(IAA)、赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、玉米素核苷(ZR)等激素的含量及相互之间的比例关系都会发生相应的变化, 以调节个体的生长发育适应的环境的改变[35]。萧浪涛等[36]研究发现, 自然干旱条件下水稻根系 IAA 和 ZR 的含量都随干旱程度的加深而呈先降后升再降低趋势, 与赤霉素(GA3)的变化趋势基本一致; 处理 3 天后 ABA 的含量为未处理前的 51 倍, 干旱处理 11 天后的 ABA 含量则略有下降, 因此整体上 ABA 的含量变化是迅速上升后下降。陈小荣等[37]用 2 个不同品种的水稻研究了抽穗期干旱复水对水稻生理生化指标和内源激素的影响时, 发现干旱处理下 ABA 的含量均上升, IAA、GA 等与 ABA 的比值保持较高水平有利于水稻抗旱能力的提高。任菲[38]的研究也表明, 水稻幼苗在用 15% PEG 模拟的干旱胁迫环境中, ABA 含量显著增加, 促进气孔的关闭以减少水分的丢失; 与此同时, IAA 和 GA 的含量则呈下降趋势, 缓解了植物体生长带来的压力; 此外, IAA/ABA、GA3/ABA 和 (IAA + GA3)/ABA 比值均随干旱胁迫时间延长而降低。也有研究显示, 孕穗期喷施外源 ABA 可以诱导受旱水稻的气孔关闭、蒸腾速率降低, 有效促进复水后水稻各项代谢功能的修复[39]。

3.5. 脯氨酸与渗透调节

在缺水时植株可主动积累各种游离氨基酸、可溶性糖和部分无机离子等渗透调节物质来提高细胞液浓度降低渗透势, 促进水分吸收维持体内水分平衡, 从而适应干旱环境[40] [41] [42]。但这种渗透调节能力是有限的, 当水稻长期处于重度干旱环境必然会导致这种能力会丧失。游离脯氨酸(Pro)有较好的水和作用, 可以有效提高原生质胶体的稳定性[43] [44]。多项研究显示, Pro 含量会随水稻所受到干旱胁迫强度和胁迫时间的增加而增加, 并且抗旱性弱的品种积累的脯氨酸含量更高; 当水分严重匮乏超过限度时会引起植株死亡, 脯氨酸含量也不再增加, 因此可以将 Pro 作为一个干旱胁迫敏感指标[33] [45] [46]。栗海俊等[47]用不同形态氮素及 100 g/L PEG6000 在室内模拟了 4 种不同基因型水稻在干旱逆境中的渗透调节能力, 结果表明铵态氮营养下的水稻其渗透调节能力更强, 植株体内游离氨基酸与 K^+ 高效地积累与转运, 不仅能降低叶片渗透势, 同时还能够提高或维持叶片含水量, 提高了水稻的抗旱能力。另一项研究表明, 对不同生育期的水稻进行干旱胁迫后, 其叶片水势均显著下降, 根叶中的多种渗透调节物质含量均大幅度上升, 尤其是脯氨酸、可溶性糖等有机渗透调节物质变化最显著; 相比根系的渗透调节能力, 叶片的渗透调节能力更强, 但无论是叶片或根系, K^+ 和 Ca^{2+} 都是对水稻渗透调节的贡献最大的渗透调节

物质[40] [48]。

4. 总结和展望

多项研究表明, 短期缺水对水稻的产量影响不大, 但若水稻长期处于极度干旱状态, 则会导致其产量和生物累积量明显下降, 即使复水也难以减缓[49]。水稻受旱时的形态和生理生化会发生相应的变化, 包括叶片水势降低、叶绿素含量和光合速率下降、抗氧化酶活性提高及 MDA 浓度增加、内源激素含量与比值的改变、渗透调节物质的积累等。在对水稻进行抗旱鉴定时, 应筛选出对其抗旱能力有显著影响的几个代表性指标进行综合判断, 才能更有效地对其抗旱性做出准确评估[50]。

陈伟等[51]对受旱后的水稻施加了一定量的有益元素硅, 发现植株的水分利用效率、蒸腾速率, 净光合速率及植株生物量明显提高, 而叶片气孔导度和细胞间隙的 CO₂ 浓度则降低, 对正常水分条件下的水稻进行相同硅处理, 上述生理生化指标没有明显变化。也有研究表明, 用脱落酸、水杨酸(SA)预处理受旱后的水稻[52], 或者向其施加外源的一氧化氮[53] [54]、一氧化碳[55]、氯化镧[56]等都可以有效改善水稻的受旱程度, 因此利用外源物质提高水稻抗旱能力表现出良好的应用前景。与此同时, 随着抗旱相关基因被逐渐鉴定与克隆, 发现它们在保护植物细胞减少或免受各种不良环境造成的伤害、参与胁迫信号的转导或调控其他基因表达中起直接或间接作用[57] [58] [59], 这对于从分子水平探明水稻耐旱机理、改善水稻的抗旱能力、培育优质抗旱品种, 有效解决水资源短缺引起的水稻减产问题具有重要意义。

基金项目

浙江省自然科学基金项目(LY20C130003); 2018 年全国大学生创新创业训练项目(201810345020)。

参考文献

- [1] 周勇. 基于水稻 SSSLs 的耐逆抗病基因(QTL)鉴定及育种利用[D]: [博士学位论文]. 成都: 四川农业大学, 2013.
- [2] 韩兰英, 张强, 贾建英, 等. 气候变暖背景下中国干旱强度、频次和持续时间及其南北差异性[J]. 中国沙漠, 2019, 39(5): 1-10.
- [3] 桑新华, 吴忠义, 黄丛林, 等. 植物逆境抗性相关转录因子的研究进展[J]. 植物学通报, 2004, 21(6): 700-708.
- [4] 赵福庚. 植物逆境生理生态学[M]. 北京: 化学工业出版社, 2004: 3-5.
- [5] 李剑, 赵常玉, 张富生, 等. LEA 蛋白与植物抗逆性[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(11): 1101-1108.
- [6] 李瑞利. 两种典型盐生植物耐盐机理及应用耐盐植物改良盐渍土研究[D]: [博士学位论文]. 天津: 南开大学, 2010.
- [7] 赵秋月. 番茄耐盐生理的研究[D]: [硕士学位论文]. 吉林: 吉林农业大学, 2006.
- [8] Pivovarovoff, A.L., Pasquini, S.C., Guzman, M.E.D., et al. (2016) Multiple Strategies for Drought Survival among Woody Plant Species. *Functional Ecology*, **30**, 517-526. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12518>
- [9] Zhou, Q., Ju, C.-X., Wang, Z.-Q., et al. (2017) Grain Yield and Water Use Efficiency of Super Rice under Soil Water Deficit and Alternate Wetting and Drying Irrigation. *Journal of Integrative Agriculture*, **16**, 1028-1043. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61506-X](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61506-X)
- [10] 丁雷, 李英瑞, 李勇, 等. 梯度干旱胁迫对水稻叶片光合和水分状况的影响[J]. 中国水稻科学, 2014, 28(1): 65-70.
- [11] 董蕾, 李吉跃. 植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5477-5483.
- [12] Jongdee, B., Fukai, S. and Cooper, M. (2002) Leaf Water Potential and Osmotic Adjustment as Physiological Traits to Improve Drought Tolerance in Rice. *Field Crops Research*, **76**, 153-163. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00036-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00036-9)
- [13] Guyot, G., Scoffoni, C. and Sack, L. (2012) Combined Impacts of Irradiance and Dehydration on Leaf Hydraulic Conductance: Insights into Vulnerability and Stomatal Control. *Plant, Cell & Environment*, **35**, 857-871. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02458.x>
- [14] 孟军, 陈温福, 徐正进, 等. 水稻剑叶净光合速率与叶绿素含量的研究初报[J]. 沈阳农业大学学报, 2001, 32(4):

- 247-249.
- [15] 邵玺文, 张瑞珍, 齐春艳, 等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生长发育及产量的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2004, 26(3): 237-241.
- [16] 董桃杏, 蔡昆争, 曾任森. 干旱胁迫下茉莉酸甲酯对水稻叶片质膜透性及无机离子含量的影响[J]. 华北农学报, 2010, 25(1): 136-140.
- [17] Gu, J., Zhou, Z., Li, Z., *et al.* (2017) Rice (*Oryza sativa* L.) with Reduced Chlorophyll Content Exhibit Higher Photosynthetic Rate and Efficiency, Improved Canopy Light Distribution, and Greater Yields than Normally Pigmented Plants. *Field Crops Research*, **200**, 58-70. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.10.008>
- [18] 戴高兴, 邓国富, 周萌, 等. 干旱胁迫对水稻生理生化的影响[J]. 南方农业学报, 2006, 37(1): 4-6.
- [19] 汪本福, 王晴芳, 李阳, 等. 干旱胁迫对水稻叶片生理生化特性的影响综述[J]. 湖北农业科学, 2019, 58(23): 5-9, 30.
- [20] 塔巴桑(Muhammad Adnan Tabassum). 干旱胁迫对水稻光合作用和水力导度的影响及其机理研究[D]: [博士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [21] 杨晓龙, 汪本福, 陈亮, 等. 抽穗期干旱对水稻生理性状和产量的影响[J]. 中国稻米, 2015, 21(4): 138-141.
- [22] 孙龙飞. 水稻根系干旱胁迫对叶片光合荧光特性的影响[D]: [硕士学位论文]. 郑州: 河南农业大学, 2013.
- [23] 孙娜, 封雷, 王涛, 等. 干旱胁迫对水稻形态及光合特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(16): 7370-7371+7374.
- [24] 陈亮, 汪本福, 江元元, 等. 孕穗期干旱及复水对水稻叶片生理生化和产量的影响[J]. 中国稻米, 2016, 22(1): 59-64.
- [25] 田敏, 饶龙兵, 李纪元. 植物细胞中的活性氧及其生理作用[J]. 植物生理学报, 2005, 41(2): 235-241.
- [26] 林宇丰, 李魏, 戴良英. 抗氧化酶在植物抗旱过程中的功能研究进展[J]. 作物研究, 2015, 29(3): 326-330.
- [27] Mehdy, M.C. (1994) Active Oxygen Species in Plant Defense against Pathogens. *Plant Physiology*, **105**, 467-472. <https://doi.org/10.1104/pp.105.2.467>
- [28] Kanazawa, S., Sano, S., Koshiba, T., *et al.* (2001) Changes in Antioxidative Enzymes in Cucumber Cotyledons during Natural Senescence: Comparison with Those during Dark-Induced Senescence. *Physiologia Plantarum*, **109**, 211-216. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2000.100214.x>
- [29] Zorov, D.B., Juhaszova, M. and Sollott, S.J. (2014) Mitochondrial Reactive Oxygen Species (ROS) and ROS-Induced ROS Release. *Physiological Reviews*, **94**, 909-950. <https://doi.org/10.1152/physrev.00026.2013>
- [30] Guo, Z., Ou, W., Lu, S. and Zhong, Q. (2006) Differential Responses of Antioxidative System to Chilling and Drought in Four Rice Cultivars Differing in Sensitivity. *Plant Physiology and Biochemistry*, **44**, 828-836. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.10.024>
- [31] 王贺正, 马均, 李旭毅, 等. 水稻开花期一些生理生化特性与品种抗旱性的关系[J]. 中国农业科学, 2007, 40(2): 399-404.
- [32] 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.
- [33] 段素梅, 杨安中, 黄义德. 分蘖期干旱处理时间对水稻产量和生理指标的影响[J]. 中国稻米, 2017, 18(1): 43-49.
- [34] 尉荣蓉, 隋亚珍, 许萌萌, 等. 干旱胁迫对分蘖期转基因水稻抗旱性生理生化指标的影响[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(11): 4747-4749.
- [35] 刘红娟, 刘洋, 刘琳. 脱落酸对植物抗逆性影响的研究进展[J]. 生物技术通报, 2008(6): 7-9.
- [36] 萧浪涛, 王少先, 彭克勤, 等. 自然干旱胁迫下配方肥增效剂对水稻内源激素的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(5): 417-421.
- [37] 陈小荣, 刘灵燕, 钟蕾, 等. 抽穗后干旱复水对双季杂交晚稻产量形成和叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 及内源激素水平的影响[J]. 核农学报, 2013, 27(2): 240-246.
- [38] 任菲. 预处理对水分胁迫下水稻幼苗抗氧化酶和内源激素的影响[D]: [硕士学位论文]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2012.
- [39] 明东风. 硅对水分胁迫下水稻生理生化特性、亚显微结构及相关基因表达的调控机制研究[D]: [博士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [40] 蔡昆争, 吴学祝, 骆世明. 不同生育期水分胁迫对水稻根叶渗透调节物质变化的影响[J]. 植物生态学报, 2008, 32(2): 491-500.
- [41] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 干旱逆境下不同品种水稻叶片有机渗透调节物质变化研究[J]. 土壤通报, 2003, 34(1): 25-28.

- [42] 王贺正, 马均, 李旭毅, 等. 水分胁迫对水稻结实期一些生理性状的影响[J]. 作物学报, 2006, 32(12): 1892-1897.
- [43] 肖用森, 王正直. 渗透胁迫下水稻中游离脯氨酸累积与膜脂氧化的关系[J]. 武汉植物学研究, 1996, 14(4): 334-340.
- [44] 孙彩霞, 沈秀瑛, 刘志刚. 作物抗旱性生理生化机制的研究现状和进展[J]. 杂粮作物, 2002, 22(5): 285-288.
- [45] 赵宏伟, 王新鹏, 于美芳, 等. 分蘖期干旱胁迫及复水对水稻抗氧化系统及脯氨酸影响[J]. 东北农业大学学报, 2016, 47(2): 1-7.
- [46] 梁芳. 水分胁迫下杂交稻幼苗体内脯氨酸积累对膜脂氧化的影响[J]. 湘潭师范学院学报(自然科学版), 2001, 23(3): 83-86.
- [47] 栗海俊, 李勇, 杨秀霞, 等. 不同形态氮素营养和水分条件对苗期水稻生长及渗透调节能力的影响[J]. 中国水稻科学, 2010, 24(4): 403-409.
- [48] Kono, Y., Ishida, A., Saiki, S.T., *et al.* (2019) Initial Hydraulic Failure Followed by Late-Stage Carbon Starvation Leads to Drought-Induced Death in the Tree *Trema orientalis*. *Communications Biology*, **2**, 231-240. <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0256-7>
- [49] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(2): 125-129.
- [50] 刘宇锋, 高国庆, 李道远. 水稻抗旱生理生化及其相关基因研究进展[J]. 中国农学通报, 2008, 24(2): 219-224.
- [51] 陈伟, 蔡昆争, 陈基宁. 硅和干旱胁迫对水稻叶片光合特性和矿质养分吸收的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(8): 2620-2628.
- [52] 陈美静, 刘倩雯, 张宝龙, 等. 不同预处理对 PEG 胁迫下水稻幼苗抗氧化系统的影响[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(8): 76-78.
- [53] 刘海艳, 杨丽洁, 丁艳锋, 等. NO 对水稻孕穗期干旱胁迫下叶片光合及产量的影响[J]. 南京农业大学学报, 2017, 40(2): 195-202.
- [54] 杨永杰, 杨雪芹, 张彩霞, 等. 干旱胁迫下 NO 对水稻日本晴叶片生理特性的影响[J]. 中国水稻科学, 2015, 29(1): 65-72.
- [55] 李江, 汤红玲, 陈惠萍. 外源一氧化碳对干旱胁迫下水稻幼苗抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2010, 30(2): 330-335.
- [56] 管利凤, 唐才宝, 曾红丽, 等. 外源氯化镧对干旱胁迫下水稻幼苗生长及生理特性的影响[J]. 激光生物学报, 2019, 28(5): 25-33.
- [57] 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, 017(009): 2841-2849.
- [58] 张健飞. 转录因子 OsERF3 负调控乙烯生物合成影响水稻耐旱性[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.
- [59] 朱长保, 徐辰峰, 刘仁梅. 干旱胁迫下水稻转录因子表达变化[J]. 中国农学通报, 2018, 35(6): 57-64.