

水稻种质资源的苗期抗旱性鉴定

肖宇龙¹, 余传元¹, 雷建国¹, Quirino D. Dela Cruz², Jonalyn M. Cstillo³,
Dindo A. Tabanao³

(1.江西省农业科学院 水稻研究所, 江西 南昌 330200; 2. Central Luzon State University (CLSU); 3. Philippine Rice Research Institute (PhilRice))

摘要: 试验利用菲律宾旱季无雨的自然干旱条件, 大田鉴定了 192 份水稻种质资源的苗期抗旱性。试验结果表明, 水稻种质中存在大量的具有苗期抗旱性的品种。就所观察的三个性状: 卷叶 (leaf rolling, LeR), 枯叶 (leaf drying, LeD) 及复水恢复 (drought recovery rate, DRR) 而言, 11 个水稻品种在卷叶性状 (LeR) 上, 12 个水稻品种在枯叶性状 (LeD) 上极显著优于抗旱性对照品种 NSIC Rc 9, 14 个品种在复水恢复性状 (DRR) 上显著优于抗旱性对照品种 NSIC Rc 9。有的品种在两个, 甚至 3 个性状上都比抗性对照显著, 表明不同的品种可能采取不同的机制来适应干旱胁迫, 如降低叶片面积, 及早发深根等; 同一抗旱机制也可以作用于不同的表型上, 如渗透势调节 (Osmotic adjustment)。3 个性状间存在极显著的相关, 其中 LeD 与 DRR 的相关性最高为 0.821 62, 其次为 LeD 与 LeR 为 0.801 79 和 LeR 与 DRR 为 0.725 93。对抗旱性性状的选择最好使用田间筛选, 因为大田筛选提供了性状表达的真实环境; 卷叶, 枯叶, 和复水恢复能力作为苗期抗旱性指标能有效地筛选苗期抗旱性品种。

关键词: 水稻种质资源; 苗期; 抗旱性; 卷叶; 枯叶; 复水恢复率

中图分类号: S511.034 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286 (2012) 03-0428-06

Screening of Rice Germplasm Accessions for Vegetative Drought Tolerance

XIAO Yu-long¹, YU Chuan-yuan¹, LEI Jian-guo¹, Quirino D. Dela Cruz²,
Jonalyn M. Cstillo³, Dindo A. Tabanao³

(1. Rice Research Institute, Jiangxi Academy of Agricultural Science, Nanchang 330200 China; 2. Central Luzon State University (CLSU); 3. Philippine Rice Research Institute (PhilRice))

Abstract: Taking advantage of the natural condition i.e. no rainfalls during the dry-season in the Philippines, 192 rice germplasm accessions for vegetative drought tolerance were screened in the field. As of the three traits i.e.. Leaf Rolling (LeR), Leaf Drying (LeD) and Drought Recovery Rate (DRR) observed, 11 and 12 rice genotypes showed extremely significantly lower score compared with the resistant check variety NSIC Rc9 in Leaf Rolling and Leaf Drying, respectively, 14 genotypes showed significantly lower DRR score as compared with the resistant check variety NSIC Rc9. Some genotypes showed significance in two traits and some even in three traits, indicating that: different genotypes might use the same mechanism to adapt to drought stress, e.g. reduced leaf area and fast development of deep root systems; the same drought resistant mechanism might also be responsible for the expression of different traits, e.g. osmotic adjustment. Extremely significant correlation was found among the three traits, among which that between LeD and DRR was the highest, making 0.821 62, followed by that between LeD and LeR, 0.801 79 and between LeR and DRR, 0.725 93. Field screening for drought tolerance traits is most advisable if possible, since it provides the realistic environmental conditions under which the traits are expressed. LeR, LeD and DRR are effective to be used as indices for screening rice germplasm accessions for vegetative drought tolerance.

收稿日期: 2012-02-22 修回日期: 2012-03-14

基金项目: 中菲合作杂交水稻育种项目 (HBP-004-002)

作者简介: 肖宇龙 (1974—), 男, 研究员, 博士, 主要从事水稻常规及分子育种研究, E-mail: ylxiao2005@yahoo.com.

Keywords: rice germplasm accessions; vegetative stage; drought resistant; leaf rolling; leaf drying; drought recovery rate

干旱是作物生产最重要的限制性因素^[1-2]。干旱是个全球性的问题,严重影响作物生产和品质,伴随着人口增长和全球气候暖化,干旱的问题越来越严重^[3]。根据统计,全世界受干旱影响的面积从上世纪七十年代到本世纪初翻了一翻^[4]。水稻作为稻田作物对水份胁迫尤其敏感^[5-6],全世界的水稻生产约有50%或多或少受到干旱影响^[7]。

选育抗旱性品种是稳定粮食生产及减轻粮食不安全性的最有效途径。作物改良需要大量的具有遗传多样性品种资源提供抗旱及其它重要的性状。然而对抗旱性材料的选择一直是个难题,缺乏具有代表性的干旱环境经常使得选择无效甚至不可行^[8]。大量试验通过利用聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG)作为胁迫剂产生化学干旱,通过调节聚乙二醇的浓度来观察种子发芽情况来确定品种的耐旱性^[9-11],认为通过PEG调节渗透性方法简单,快速且容易操作,能够用来评估作物对干旱胁迫的忍耐性。然而,田间鉴定仍然是鉴别对非生物胁迫抗性的最适合基因型的方法,因为它提供了作物性状表达的真实胁迫条件。本试验即利用菲律宾旱季的自然干旱条件,通过对一组水稻品种资源苗期抗旱性的鉴定,筛选苗期耐旱性种质。

1 材料和方法

1.1 试验材料

192份包含籼、粳两个亚种的水稻品种资源,其中包括三系亲本如珍汕97B,明恢63等,审定的品种如NSIC Rc9, PSB Rc18, PSB Rc82等,地方品种如丽江新田黑谷, Azucena等,籼粳交的中间材料如WAB 878-6-20-1-4-P1-HB, WAB 880-1-32-1-1-P2-HB, WAB 891SG33等,深水稻如Aswina及Rayada,同时还包括了8份绿色超级稻(Green Super Rice)材料:HUA 565 (GSR102)黄华占(GSR105), SACG 4 (GSR108), 中华1号(GSR110), 抗杂草稻1号(Weed tolerance rice 1, GSR111), LuYin 46 (GSR118), Rc 8 (GSR119), 6527 (GSR120)等。

1.2 试验方法

本试验利用菲律宾旱季长期无雨的自然条件,在菲律宾国家水稻所中心试验站(Central Experimental Station, PhilRice)进行。试验采用sets-in-replication设计,即先将182份种质材料随机分成6个区组,每个区组32份,试验设置3个重复,6个区组在各重复中随机排列。每个重复每品种用种量2.5g,以点播方式分两行播种,每行长1.5m,行距20cm,不同品种隔1行播种。材料IR64-21 (HLeung)作为对水份胁迫敏感对照品种,NSIC Rc 9为耐旱性对照品种。

为确保试验过程无雨,所有材料在1月21日播种。试验用地提前2d耕翻耙平,播种后灌溉跑马水,并保持土壤湿润。出芽14d后灌溉最后一次跑马水并开始自然干旱处理。每个重复安装1个PVC管(1.5m)测定土壤水位,1个15cm及1个30cm的水压测定仪(Tensiometer)测定不同位置的水压。隔天读取数据。

根据国际水稻所制定的水稻苗期抗旱性鉴定标准(IRRI, 1996)^[12],考察卷叶(leaf rolling, ReF), 枯叶(leaf drying, LeD)及干旱恢复(drought recovery rate, DRR)3个指标。具体做法是,当敏感对照品种IR64-21 (HLeung)的卷叶,枯叶级别到了9时,记录其它品种的级别数,同时抽取15和30cm土样(3个重复各10份土样),测定该时期的土壤水份含量(Soil Moisture Content, SMC);在枯叶记录完毕后,随即复水,10d后记录干旱恢复率。比耐旱性对照品种NSIC Rc9具有显著性低的卷叶,枯叶及复水恢复率级别的品种被认为是抗性品种。试验数据利用SAS 9.1.3软件中SAS PROC MIXED程序进行分析。

卷叶,枯叶及干旱恢复3个指标的记录根据国际所制定的水稻苗期抗旱性鉴定标准(IRRI, 1996)^[12]进行,各性状记录标准分别如下:

苗期卷叶记录标准:0-叶片健康;1-叶片开始出现卷曲(呈现浅V形);3-叶片折起(呈深V形);5-叶片呈杯状(呈U形);7-叶片边缘结合(呈O形);9-叶片完全卷曲。

苗期枯叶记录标准:0-没有症状;1-叶尖轻微枯死;3-大部分叶片叶尖枯死面积达叶面长度的1/4;5-1/4-1/2的叶片枯死;7-超过2/3的叶片枯死;9-整个植株明显枯死。

干旱恢复记录标准(复水 10 d 后记录, 参照恢复前的干旱程度):

$$\text{恢复率} = \frac{\text{复水 10 d 后的绿苗数}}{\text{复水前的总苗数}} \times 100\% \quad (1)$$

1: 90%~100%; 3: 70%~89%; 5: 40%~69%; 7: 20%~39%; 9: 0~19%。

不同时期水份含水量 (Soil Moisture Content, SMC) 的测定为:

每重复随机选取 15 和 30 cm 土样各 10 份, 称取土壤湿质量, 在烘箱 105 °C 下干燥 3 d, 取出称取土壤干质量, 3 个重复的平均值为该时期土壤含水量:

$$\text{土壤含水量 (SMC)} = \frac{\text{土壤湿质量} - \text{土壤干质量}}{\text{土壤干质量}} \times 100 \quad (2)$$

2 结果与分析

试验过程没有遭遇降雨过程。在干旱条件下水稻品种对不同干旱程度及复水恢复的反应存在显著差异。以抗旱性品种 NSIC Rc 9 (2010 年菲律宾国家水稻所育成并推广) 作为对照, 11 个水稻品种在卷叶性状上, 12 个水稻品种在枯叶性状上极显著优于对照 ($P < 0.000 1$), 14 个品种在复水恢复性状上显著优于对照 ($P < 0.000 5$) (表 1, 2, 3)。8 个绿色超级稻在各性状上都和抗性对照相似, 没有达到显著水平。

2.1 水稻种质资源在苗期干旱胁迫下卷叶性状(LeR)的比较

干旱敏感对照 IR64-21 (HLeung) 的最初卷叶出现在断水 7 d 后, 完全卷叶出现在地底水位离地表 102.0 cm, 15 cm 及 30 cm 土壤含水量为 23.86% 及 24.94%。大部分品种出现等级较高的卷叶, 然而一些品种的卷叶程度显著低于抗性对照 NSIC Rc 9 (表 1), 这些品种可以大致可以分为 3 类: (1) 品种植株矮小健壮, 具有教小的绿色叶片, 如 IR82810-407, IR70215-70-CPA-3-4-1-3 及 Swarna; (2) 植株相对较高, 叶片较大, 如 Azucena, BORMAI 及 Dular 等; (3) 植株高度适中的品种, 如 IR 72 等。不同类型的品种在干旱条件下可能采取不同的抗旱性适应机制。

2.2 水稻种质资源在苗期干旱胁迫下枯叶性状(LeD)的比较

卷叶症状出现早的水稻品种通常枯叶现象也出现教早。干旱敏感对照 IR64-21 (HLeung) 地表叶片完全枯死出现在叶片完全卷曲 10 d 后, 地底水位为 106.7 cm, 15 cm 及 30 cm 土壤含水量分别为 21.72% 及 24.08%。大部分枯叶记录显著低于抗性对照的品种也具有显著低的卷叶记录。如 BG79, BORMAI, Dular, Kalamkati, IR72, IR82810-407 及格 IR70215-70-CPA-3-4-1-3 (表 2)。

另外一些水稻品种如 BP222E-MR-3, N22 (Nagina22, 非洲旱稻), Rayada 等, 其卷叶记录不显著低于抗性对照, 但枯叶水平显著低于对照, 表明对于卷叶及枯叶控制的机理或许不同。那些卷叶记录与对照相当, 而枯叶记录比对照显著低的品种, 如 Azucena, 可能采用不同的抗性机制。

表 1 具有比抗性对照 NSIC Rc9 显著低的卷叶性状记录的水稻品种

Tab.1 Rice genotypes with significantly lower score of LeR as compared with the resistant check NSIC Rc9 ($P < 0.000 1$)

基因形 Genotype	平均值 Mean	估计值 Estimate	标准差 Standard error	t 值 t Value	Pr>t Pr>t	调整 P 值 Adjusted P value
NSIC Rc 9	6.67	-	-	-	-	-
BG79	0.67	-2.400 0	0.345 3	-6.95	<0.000 1	<0.000 1
BORMAI	0.50	-2.566 7	0.345 3	-7.43	<0.000 1	<0.000 1
BP235D-TB-36-8	1.47	-1.600 0	0.345 3	-4.63	<0.000 1	0.000 7
BP241D-TB-18-6	0.80	-2.266 7	0.345 3	-6.56	<0.000 1	<0.000 1
Dular	0.23	-2.833 3	0.345 3	-8.21	<0.000 1	<0.000 1
Kalamkati	0.80	-2.266 7	0.345 3	-6.56	<0.000 1	<0.000 1
IR72	1.00	-2.066 7	0.345 3	-5.99	<0.000 1	<0.000 1
IR79008-B-11-B-B-1	1.33	-1.733 3	0.345 3	-5.02	<0.000 1	0.000 1
IR82810-407	0.73	-2.333 3	0.345 3	-6.76	<0.000 1	<0.000 1
KARIA	1.30	-1.766 7	0.345 3	-5.12	<0.000 1	<0.000 1
IR70215-70-CPA-3-4-1-3	1.40	-1.666 7	0.337 5	-4.94	<0.000 1	0.000 2

表 2 具有比抗性对照 NSIC Rc9 显著低的枯叶性状记录的水稻品种

基因型 Genotype	平均值 Mean	估计值 Estimate	标准差 Standard error	t 值 t Value	$Pr>t$ $Pr>t$	调整 P 值 Adjusted P value
NSIC Rc 9	3.93	-	-	-	-	-
Azucena	0.30	-3.633 3	0.303 8	-11.96	<0.000 1	<0.000 1
BG79	0.40	-3.533 3	0.303 8	-11.63	<0.000 1	<0.000 1
BORMAI	1.07	-2.866 7	0.303 8	-9.44	<0.000 1	<0.000 1
BP222E-MR-3	2.00	-1.933 3	0.303 8	-6.36	<0.000 1	<0.000 1
Dular	0.90	-3.033 3	0.303 8	-9.98	<0.000 1	<0.000 1
Kalamkati	1.63	-2.300 0	0.303 8	-7.57	<0.000 1	<0.000 1
IR69715-123-1-3	2.33	-1.600 0	0.303 8	-5.27	<0.000 1	<0.000 1
IR72	0.73	-3.100 0	0.303 8	-10.20	<0.000 1	<0.000 1
IR82810-407	1.50	-2.433 3	0.303 8	-8.01	<0.000 1	<0.000 1
N22 (Nagina 22)	2.40	-1.533 3	0.303 8	-5.05	<0.000 1	0.000 1
Rayada	1.93	-2.000 0	0.284 2	-7.04	<0.000 1	<0.000 1
IR70215-70-CPA-3-4-1-3	2.43	-1.500 0	0.284 2	-5.28	<0.000 1	<0.000 1

2.3 水稻种质资源复水恢复性状(DRR)的比较

长期的土壤干旱会使得栽培作物的叶片及其它部位脱水,在苗期具有从脱水状态中恢复的能力对水稻生产具有重要的意义^[13]。水稻品种呈现不同的复水恢复能力,完全脱水的水稻品种不再具有复水恢复能力,如敏感对照品种 IR64-21 (HLeung),但是部分叶片枯死的水稻品种往往能完全恢复,如 Dular, IR70215-70-CPA-3-4-1-3 和 Swarna,这种结果与 Malabuyoc(1985)^[22]等的观察一致。试验中未发现比抗干旱对照 NSIC Rc 9 呈极显著水平 ($P<0.0001$) 的水稻品种,14 个水稻品种比抗干旱对照在复水恢复上呈现显著水平 ($P<0.05$)(表 3)。

表 3 具有比抗性对照 NSIC Rc9 显著低的复水恢复记录的水稻品种

基因型 Genotype	平均值 Mean	估计值 Estimate	标准差 Standard error	t 值 t Value	$Pr>t$ $Pr>t$	调整 P 值 Adjusted P value
NSIC Rc 9	3.83	-	-	-	-	-
Azucena	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
BG79	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
BORMAI	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
BP235D-TB-36-8	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
IR68552-100-1-2-2	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
Dular	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
Kalamkati	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
IR72	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
IR79008-B-11-B-B-1	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
IR82810-407	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
KARIA	0.00	-0.733 3	0.198 3	-3.70	0.000 3	0.024 3
Rayada	0.03	-0.700 0	0.197 3	-3.55	0.000 4	0.038 7
IR70215-70-CPA-3-4-1-3	0.00	-0.733 3	0.197 3	-3.72	0.000 2	0.022 8
Swarna	0.00	-0.733 3	0.197 3	-3.72	0.000 2	0.022 8

2.4 水稻苗期干旱性状之间的相关性

就考察的 3 个性状来看,有的品种在 2 个性状上呈现极显著差异,如:Azucena, Dular, Rayada 等在枯叶及复水恢复性状上;一些品种则在 3 个考查性状上皆显著优于对照,如:BG79, BORMAI, Kalamkati, IR 72, IR 82810-407, IR 70215-70-CPA-3-4-1-3 等。表明不同的品种可能采用不同的机制来适应干旱,同一

机制也可能作用于干旱条件下不同的性状表现。各性状之间存在一定的相关性(表4)。从表四中可以看出,3个性状之间都达到极显著相关,其中LeD与DRR的相关性最高为0.82162,其次为LeD与LeR为0.80179和LeR与DRR为0.72593。

表4 苗期干旱3个性状之间的相关性分析
Tab.4 Correlation among the three vegetative resistance traits

	卷叶率 LeR	枯叶率 LeD	复水恢复率 DRR
卷叶率 LeR	1.000 0	0.801 79	0.725 93
枯叶率 LeD	<0.000 1	1.000 0	0.821 62
复水恢复率 DRR	<0.000 1	<0.000 1	1.000 0

3 结论与讨论

水份是所有生物的关键组成部分,具有溶剂,转运媒介及蒸腾散热等功能^[14],对植物而言,水份还提供了驱动光合作用所需要的能量。干旱胁迫对水稻生产的影响巨大,是影响水稻生产的最重要的限制性因素^[1-2]。水稻中存在丰富的水稻种质资源,通过对这些水稻资源进行综合的性状评估,这些珍贵的水稻资源可以用来改良作物抗旱性^[15]。本试验利用菲律宾自然的干旱条件,在田间对192个水稻种质资源进行了苗期抗旱性的大田鉴定。

本试验结果表明,水稻种质资源中存在大量苗期抗旱性品种。一些水稻品种在长期的进化过程中,采取不同的机制来适应干旱胁迫。卷叶是干旱反应的最初症状,卷叶的发生是由于叶片无法维持植株的蒸腾作用需求^[8]。在植株水平下,减少叶面积是作物在干旱水平下限制水份丧失的明显机制^[16]。卷叶是一种干旱条件下阻止水份缺失的干旱避免(drought Avoidance, DA)机制^[17],由膨胀缺失(loss of turgor)及不良的渗透调节(osmotic Adjustment, OA)所诱导^[18]。矮小健壮且具有小的叶片的植株拦截更少的太阳照射,蒸腾率低,保护了作物不会过量失水并维持一定的膨胀压,如试验材料中的IR82810-407, IR70215-70-CPA-3-4-1-3和Swarna。虽然Swarna的P值是0.0024,没有反映在表1中,但仍然显著低于抗性对照NSIC Rc 9。相对高且具有较大叶片的植株具有较高的蒸腾作用,然后快速发育的深根系系统能吸收地表深层的土壤水份,弥补地表水份的丧失,也被认为植物的干旱避免策略^[19-20]。具有更高的根:冠比的植株通常具有更高的抗旱性^[21],Mao^[22]的试验也发现大部分抗旱性植株在干旱胁迫下仍维持较高的植株高度,对干旱敏感的植株植株高度会降低。如试验中的BG79(一个广泛适用于尼日利亚的水稻品种),BORMAI和Dular,虽然植株较高,卷叶水平极显著低于抗性对照。Azucena,一个菲律宾的传统粳型旱稻,具有深厚的根系系统,在卷叶性状上并没有比抗性对照达极显著水平。卷叶延迟是作物维持膨胀势,避免脱水的一种表现^[23],卷叶出现早的植株通常抗旱能力差。在干旱胁迫下记载水稻的卷叶程度是评估水稻避免脱水的值得信赖的方法^[24],卷叶也是大面积评估抗旱水平的重要标准^[25]。

长期的土壤水份缺失会使得叶片及植株的其它部位干燥枯死^[13]。叶绿素在干热条件下的维持稳定性,被认为是抗旱性的一个指标,抗旱品种具有很高的叶绿素稳定性^[26]。在利用叶片枯死程度作为抗旱性选择的标准在育种上具有很长的历史^[11]。Haiso等^[18]发现在一定水份缺失条件下叶片枯死的程度很大程度上受渗透势调节的影响。通过渗透势调节,气孔不会关闭太早,通过维持温度阻止了叶片损坏。大部分具有显著低的卷叶水平的水稻品种其枯叶水平也低。本试验中,Rayada,一个深水稻品种呈现显著低的枯叶水平。Gupta和O'Toole^[27]也曾经报道过同样的发现。他们观察到一些抗旱性水稻品种是深水稻及低洼稻,如来自泰国的深水稻Leb Mue Nahng III,来自印度的低洼稻ARC10372及来自菲律宾的低洼稻Carreon。De Datta和O'Toole^[28]认为深水稻也经常必须适应苗期干旱,因此经历过苗期干旱适应性的自然选择。

水稻苗期干旱复水恢复是评估水稻抗旱能力的一个重要指标^[13]。植株复水后能产生新的分蘖,恢复生长发育是水稻综合抗旱性的另一个重要因素^[25,29]。高的秧苗活力及维持较高的叶片水势对应于更好的干旱恢复能力,和更好的前期干旱后的产量表现^[30-32]。Trillana等^[33]报道了在土壤层中具有显著高的相对根系长度,密度的品种具有更高的维持及恢复叶片水势(leaf water potential)的能力。在本试验中的Azucena就表现出比抗性对照显著低的DRR记录($P=0.0003$)。渗透势调节(OA)能延缓叶片水势降低及组织枯死,无疑对恢复叶面光合能力及复水后作物的生产能力极其重要^[18]。

试验同时发现, 虽然不同的水稻品种展现不同的抗旱性反应, 水稻品种具有更低的卷叶水平通常具有更低的枯叶水平及更高的复水恢复率, 3个考查性状间存在着极显著的相关性, 其中以枯叶水平及复水恢复率的相关性最高, 为 0.821 62。Malabuyoc 等^[13]也曾经报道过 LeD 与 DRR 间具有高度的相关性。在干旱初期避免过量的水份散失及维持相对较高的叶片水势 (LWP) 有利于水稻在较长的干旱胁迫条件下存活。有利于降低卷叶水平的机制也可能有利于降低枯叶水平及提升复水恢复能力, 如 Haiso 等^[18]及 Lee-Stadelmann 与 Stadelmann^[34]提及的渗透势调节 (OA)。

试验表明, 卷叶, 枯叶及复水恢复能力能很好地反映水稻品种的苗期抗旱能力, 作为苗期抗旱性指标能有效地筛选苗期抗旱性品种。在条件允许下, 尽量使用大田进行抗逆性材料的筛选, 因为大田提供了抗逆性状表达的真实环境。

参考文献:

- [1] Passioura J B. Drought and drought tolerance [J]. *Plant Growth Regulation*, 1996, 20(2):79-83.
- [2] Passioura J B. The Drought environment: physical, biological and agricultural perspective [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2):113-117.
- [3] Hongbo S, Zong S L, Mingan S. Change of anti-oxidative enzymes and MDA content under soil water deficits among 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at maturation stage [J]. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2005, 45(1):7-13.
- [4] Isendahl N, Schmidt G. Drought in the mediterrane: an - WWF policy proposals [C]//A, Edited by W. Report. Madrid, 2006.
- [5] Tao H, Brueck H, Dittert K, et al. Growth and yield formation for rice (*Oryza sativa* L.) in the water-saving ground cover rice production system (GCRPS) [J]. *Field Crop Research*, 2006, 95(1):1-12.
- [6] Yang J C, Liu k, Zhang S F, et al. Hormones in rice spikelets in responses to water stress during meiosis [J]. *Acta Agronomic Sinica*, 2008, 34(1):111-118.
- [7] Bouman B A M, Peng S, Castaoda A R, et al. Yield and water use of irrigated tropical aerobic rice systems [J]. *Agricultural Water Management*, 2005, 74(2):87-105.
- [8] Blum A. *Plant breeding for stress environments* [M]. Boca Raton, Florida: CRC Press, 1988.
- [9] Joyeeta B, Chowdhury B, Bhattacharya A, et al. In vitro screening for increased drought tolerance in rice [J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2002, 38(5):525-530.
- [10] Zhang X Y, Liu Ch L, Wang J J, et al. Drought-tolerance evaluation of cotton with PEG water-stress method [J]. *Original: Cotton Science*, 2007, 19(3):205-209.
- [11] Sayar R, Khemira H, Kameli A, et al. Physiological tests as predictive appreciation for drought tolerance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) [J]. *Agronomy Research*, 2008, 6(1):79-90.
- [12] International rice research institute. Standard evaluation system for rice [M]. Philippines, 1996:1-52.
- [13] Malabuyoc J A, Aragon E L, De Datta S K. Recovery from drought-induced desiccation at the vegetative growth stage in direct-seeded rainfed rice [J]. *Field Crop Research*, 1985 (10):105-112.
- [14] Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. Adaptations to environmental stresses [J]. *Plant Cell*, 1995 (7):1099-1111.
- [15] Jackson M T. Conservation of rice genetic resources: the role of the International Rice Genebank at IRRI [J]. *Plant Mol Biol*, 1997(35):61-67.
- [16] Sadras V O, Milroy S P. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review [J]. *Field Crops Res*, 1996(47):253-266.
- [17] O'Toole J C, Chang T T. Drought and rice improvement in perspective [M]. Manila: International Rice Research Institute, 1978.
- [18] Hsiao T C, O'Toole J C, Yambao E B, et al. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Physiol*. 1984(75):328-341.
- [19] Shu F K, Cooper M. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice [J]. *Field Crops Res*, 1995, 40(2):67-87.
- [20] Price A, Courtois B. Mapping QTLs associated with drought resistance in rice: progress, problems and prospects [J]. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29(1/2):123-133.
- [21] Yamauchi M, Aragon D V. Root system and grain yield of rice with emphasis on F1 hybrids [C]//Proceeding of the 4th JSRR symposium. The University of Tokyo, Tokyo, Japan, 1997:24-25.

(下转第 444 页)

- Colloid Interface Science, 2004,276:39-46.
- [3] 范拴喜,江元汝.Fenton法的研究现状与进展[J].现代化工, 2007,27(S1): 104-107.
- [4] Dotlácil L, Hermuth J, Stehno Z, et al. Diversity in European winter wheat land races and obsolete cultivars[J]. Czech Journal of Genetics & Plant Breeding. 2000, 36(2):29-36.
- [5] Delacy I H, Skovmand B, Huerta J. Characterization of Mexican wheat land races using agronomically useful attributes[J]. Genetic Resources and Crop Evolution. 2000, 47(6):591-602.
- [6] 杨菁,迟德钊,吴昆仑,等.青海省栽培青稞 SSR 标记遗传多样性研究[J]. 安徽农业科学,2010, 38(8):4307-4309.
- [7] 金善宝.中国小麦生态[M].北京:中国科学出版社, 1997:1-4.
- [8] 何晓明,王鸣.辣椒表型相关及通径分析[J].西北农业大学学报, 1988,16(4):90-93.
- [9] 王桂英,左凤莉.茄子主要经济性状的遗传参数和通径分析[J].北京农学院学报, 1994,9(2):69-73.
- [10] 王振华.甜玉米品质性状与部分农艺性状的相关分析[J].玉米科学, 1998, 6(2):22-25.
- [11] 马德华,吕淑珍,沈文云,等.黄瓜若干性状的相关及通径分析[J].华北农学报, 1995,10(2):34-37.
- [12] 潘志芬,邹舜星,邓光兵,等.青藏高原栽培青稞 SSR 标记遗传多样性研究[J].中山大学学报, 2007,46(2):82-86.
- [13] 李守明,梁维,魏凌基,等.新疆大麦种质资源农艺性状和醇溶蛋白遗传多样性分析[J].新疆农业科学,2009,46(2):269-274.
- [14] 李守明.大麦种质资源的遗传多样性研究[D].石河子市:石河子大学,2010.
- [15] 孙立军,陆炜,张京.中国大麦种质资源鉴定评价及其利用研究[J].中国农业科学, 1999,3(22):24-31.
- [16] 孙立军.中国栽培大麦变种及其分布[J].中国农业科学,1988, 21(2): 25-31.
- [17] 卢良恕.中国大麦学[M].北京:中国农业出版社, 1996:1-4, 119-122.
- [18] 邓辉明, 皱小云,宋宇.两系杂交水稻产量性状的相关及通径分析[J].江西农业大学学报, 2005, 27(1):68-71.
- [19] 黄祖六,潘裕平.大麦品质和农艺性状的通径分析[J].扬州大学学报:自然科学版, 2003, 3(1):36-40.
- [20] 谢大森,何晓明,彭庆务,等.糯玉米主要农艺性状相关及通径分析[J].江西农业大学学报, 2003, 25(4):498-450.

(上接第 433 页)

- [22] Mao C X. Inheritance of root characters in crosses among deep-rooted and shallow-rooted rice varieties[M]//M Sc. Thesis. University of the Philippines at Los Banos, Philippines,1984:111.
- [23] Blum A. Osmotic adjustment and growth of barley cultivars under drought stress[J]. Crop Sci,1989(29):230-233.
- [24] O'Toole J C, Cruz R T. Response of leaf water potential, stomatal-resistance, and leaf rolling to water-stress[J]. Plant Physiol,1980(65):428-432.
- [25] Chang T T, Loresto G C, Tagumpay P O. Screening rice germplasm for drought resistance[J]. SABRAO J, 1974, 6(1):9-16.
- [26] Majumder S K, Murty K S. Modification of technique for determination of chlorophyll stability index in relation to studies of drought resistance in rice[J]. Current Sci,1962(31):470-471.
- [27] Gupta P C, O' Toole J C. Upland rice: a globe perspective[M]//International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Philippines, Manila, Philippines, 1986.
- [28] De Datta S K, O'Toole J C. Screening deepwater rices for drought tolerance[C]//Proceedings, 1976 deepwater rice workshop, 8-10 Nov, Bangkok, Thailand. International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Philippines, 1977:83-92.
- [29] Chang T T, Loresto G C, Tagumpay O. Agronomic and growth characteristics of upland and lowland varieties[J]//Rice Breeding. IRRI, Los Banos, Philippines, 1972:645-661.
- [30] Jongdee B, Shu F K, Cooper M. Leaf water potential and osmotic adjustment as physiological traits to improve drought tolerance in rice[J]. Field Crops Res, 2002,76:153-163.
- [31] kamoshit A, Rodriguez R, Yamauchi A. Genotypic variation in response of rainfed lowland rice to prolonged drought and rewatering[J]. Plant Prod Sci, 2004 (7):406-420.
- [32] Siopongco J D L C, Yamatichi A, Salekdeh H. Growth and water use response of doubled-haploid rice lines to drought and rewatering during the vegetative stage[J]. Plant Prod Sci, 2006(9):141-151.
- [33] Trillana N, Inamura T, Chaudhary R, et al. Comparison of root system development in two rice cultivars during stress recovery from drought and the plant traits for drought resistance[J]. Plant Prod Sci, 2001(4):155-159.
- [34] Lee-Stadelmann O Y, Stadelmann E J. Cell permeability and water stress[C]//Lang O L, Kappen L, Schulze E-D, eds. Water and plant life: problems and modern Approaches. Berlin: Springer-Verlag, 1976:268-280.