

干旱胁迫下郑麦 7698 的抗旱性能及光合特性分析

秦 娜¹,许为钢²,齐学礼²,赵明忠²,张 磊^{3*}

(1.河南省农业科学院 粮食作物研究所,河南 郑州 450002; 2.河南省农业科学院 小麦研究所,河南 郑州 450002; 3.河南省农业科学院 科研管理处,河南 郑州 450002)

摘要:以周麦 18 为对照品种,研究了正常灌水与干旱胁迫下郑麦 7698 开花期的抗旱和光合特性及成熟期产量性状,为小麦抗旱育种提供理论依据。结果表明,正常灌水条件下,郑麦 7698 叶片相对含水量,渗透调节物含量,抗氧化酶活性,根系活力、根系体积与根系干质量,*rbcl* 与 *rbcs* 相对表达量,Rubisco 活性,光合作用参数,产量性状与周麦 18 均无显著性差异。干旱胁迫条件下,郑麦 7698 叶片相对含水量较周麦 18 高 12.3%,脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量分别较周麦 18 高 32.1%、10.0%、16.3%,SOD、POD、CAT 活性分别较周麦 18 高 11.5%、13.8%、6.8%,根系活力、根系体积、根系干质量分别较周麦 18 高 14.3%、20.3%、9.0%,*rbcl* 和 *rbcs* 相对表达量分别较周麦 18 高 29.2% 和 27.1%,Rubisco 活性较周麦 18 高 33.4%,光合速率、蒸腾速率、气孔导度分别较周麦 18 高 20.0%、53.3%、25.7%,单株生物量、穗粒数、千粒质量分别较周麦 18 高 8.3%、5.4%、7.0%,差异均达显著或极显著水平。结果表明,干旱胁迫下,郑麦 7698 具有较好的抗旱性能与光合特性及产量优势。

关键词:郑麦 7698; 干旱胁迫; 抗旱性能; 光合特性; 产量优势

中图分类号: S512.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2018)02-0007-05

Drought Tolerance and Photosynthetic Characteristics of Zhengmai 7698 under Drought Stress Condition

QIN Na¹, XU Weigang², QI Xueli², ZHAO Mingzhong², ZHANG Lei^{3*}

(1. Cereal Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China;
2. Wheat Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China;
3. Scientific Research Management Office, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China)

Abstract: In this study, we used Zhengmai 7698 and Zhoumai 18 as materials to research their drought resistance, photosynthetic characteristics at flowering stage and yield traits at mature stage under non-stress and drought stress conditions, so as to provide theoretical references for breeding drought resistant wheat varieties. Under non-stress condition, leaf relative water content, osmolytes content, antioxidant enzyme activity, root activity, root volume, root dry weight, relative expression levels of *rbcl* and *rbcs*, Rubisco activity, photosynthesis indexes and yield characteristics of Zhengmai 7698 were not significantly different from those of Zhoumai 18. Under drought stress condition, the leaf relative water content of Zhengmai 7698 was 12.3% higher than Zhoumai 18, the proline, soluble sugar and soluble protein contents were 32.1%, 10.0%, 16.3% higher, SOD, POD and CAT activities were 11.5%, 13.8%, 6.8% higher, root vigor, root volume and root dry weight were 14.3%, 20.3%, 9.0% higher than Zhoumai 18, respectively. The relative expression levels of *rbcl* and *rbcs* were 29.2% and 27.1% higher,

收稿日期:2017-11-25

基金项目:国家农业科技成果转化资金重大项目(2012GB2D000264)

作者简介:秦 娜(1985-),女,河南宁陵人,助理研究员,博士,主要从事农作物遗传育种研究。

* 通讯作者:张 磊(1979-),男,安徽蒙城人,副研究员,博士,主要从事作物遗传育种研究。

E-mail:zhagnlei7971@163.com

the Rubisco activity was 33.4% higher, the photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductance were 20.0% ,53.3% ,25.7% higher, the biomass per plant, grain number per spike and 1 000-grain weight were 8.3% ,5.4% ,7.0% higher than Zhoumai18, respectively. These results indicate that Zhengmai 7698 has stronger drought resistance, photosynthetic characteristics and yield advantages under drought stress condition.

Key words: Zhengmai 7698; Drought stress; Drought tolerance; Photosynthetic characteristics; Yield advantages

小麦耐旱性是受其遗传物质、生理生化和生长发育等多方面调控的复杂数量性状,光合过程的变化、渗透调节等代谢产物含量的变化、抗氧化物质的合成、根系形态的建成等均会影响小麦的抗旱特性^[1]。植物的光合作用是感受干旱胁迫最为敏感的生理过程之一,干旱胁迫下气孔导度的降低是植物光合效率下降的主要原因^[2],干旱胁迫也可通过改变光合作用中某些关键酶活性间接影响植物光合性能^[3]。大量研究证明,光合作用的暗反应过程受 1,5 - 二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)活性与数量的调控^[4],植物在干旱胁迫下 Rubisco 活性显著降低^[5],1,5 - 二磷酸核酮糖(RuBP)的合成速率降低,这对光合作用碳同化效率和利用能量造成较大影响^[6]。渗透调节物主要包括氨基酸(如脯氨酸、天冬氨酸和谷氨酸)、甲基化的胺类物质(如甜菜碱)、可溶性糖(果糖和蔗糖等)以及环醇类物质(如甘露醇)等^[7]。植物响应干旱胁迫的另一个重要生理生化过程是抗氧化物质的合成,植物细胞内形成的清除活性氧类有害物质的保护体系被称为保护酶系统。其中,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)可清除超氧阴离子和过氧化氢等有害物质,从而减轻活性氧自由基对植物的伤害。干旱胁迫显著影响小麦根系的发育,在水分含量很低的生长条件下,根长、根体积、根干质量、根鲜质量、根活力等都与小麦抗旱性密切相关^[8]。

小麦是我国的主要粮食作物,在黄淮麦区北片、北部冬麦区、西北春麦区等小麦生产地区,其生长往往遭受高温、干旱、高光强等非生物逆境胁迫,导致小麦产量降低,因此,小麦的抗旱抗逆机制研究成为科研工作者的关注点之一。本试验以周麦 18 为对照材料,研究郑麦 7698 的抗旱及光合生理特性,旨在揭示其耐干旱胁迫的机制,为选育耐干旱胁迫小麦品种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料与处理

试验材料为河南省农业科学院小麦研究所选育的郑麦 7698 与黄淮南部区域试验对照品种周麦 18。试验在河南省原阳县河南现代农业研究开发基地小麦研究所防雨干旱棚内进行,于 2013 年 10 月

10 日播种。试验共设 2 个处理:正常灌水组,土壤含水量全生育期控制在田间持水量的 80% ~ 85%;干旱胁迫组,孕穗期(开花前 15 d)前土壤含水量同正常灌水组,孕穗期后开始降低,5 月 1 日(开花前 7 d)含水量降至 40% ~ 45%,并保持该含水量至成熟。2 个处理中,每个材料均种植 9 盆(盆钵内径 30 cm、高 40 cm),每 3 盆为一次试验重复,每盆 5 穴,每穴 1 苗。采用全自动土壤水分测定仪测定土壤相对含水量,并于开花期和成熟期取样,测定相关指标。

1.2 抗旱特性测定

1.2.1 叶片相对含水量测定 叶片相对含水量(RWC)测定参照 Barrs 等^[9]的方法进行。剪取小麦旗叶叶片,称鲜质量(FW),然后将其漂浮于盛有蒸馏水的三角瓶中,于 4 ℃ 冰箱放置 24 h 后取出,用滤纸吸去叶片表面的水,立即称取叶片的吸胀质量(TW),将叶片放入铺滤纸的培养皿中,置于 70 ℃ 的烘箱 24 h,称取干质量(DW)。RWC = (FW - DW)/(TW - DW) × 100%。

1.2.2 渗透调节物含量测定 取开花期旗叶叶片 1 g,测定可溶性糖、可溶性蛋白与脯氨酸含量。可溶性糖含量采用蒽酮法测定^[10],可溶性蛋白含量利用考马斯亮蓝 G - 250 溶液测定,脯氨酸含量的测定采用磺基水杨酸提取法^[11]。

1.2.3 抗氧化酶活性测定 酶液提取时,将 0.5 g 旗叶叶片置于预冷研钵中,加入 2 mL 0.05 mol/L 预冷的 PBS 缓冲液(5 mmol/L EDTA、2 mmol/L 抗坏血酸、2% 聚乙烯吡咯烷酮,pH 值 7.8),冰浴研磨成匀浆,4 ℃ 条件下,12 000 g 离心 20 min,上清液用于 SOD、POD、CAT 活性测定。蛋白质定量采用 Bradford 方法,BSA 用作标准蛋白^[12]。

SOD 活性采用氮蓝四唑光化还原法测定^[13],POD 活性采用愈创木酚法测定^[14],CAT 活性测定参照 Jiang 等^[15]的方法进行。

1.2.4 根系特性测定 采取盆栽冲洗法取根,根系活力和根系体积测定分别采用改良 TTC 法和排水法,将根在 80 ℃ 条件下烘干至恒质量(24 h),而后用千分之一天平称质量,即为根系干质量。

1.3 光合特性测定

1.3.1 光合酶相关基因实时荧光定量 PCR 分析 取开花期郑麦 7698 和周麦 18 植株的旗叶各 0.1 g,

利用植物总 RNA 提取试剂盒 (Bioteke, Beijing) 提取 RNA, 根据 PrimeScript™ RT Reagent Kit with gDNA Eraser 试剂盒 (Takara, Japan) 的操作流程进行第一链 cDNA 的合成。参照已有的编码 Rubisco 大、小亚基的 2 个基因 (*rbcl* 和 *rbcs*) 序列, 用 Primer 3.0 软件设计引物 (表 1), 采用 Toyobo 公司 SYBR Green RT-PCR 试剂盒在 Bio-Rad CFX96 实时荧光定量 PCR 仪上进行表达量分析。基因相对表达量参照 Livak 等^[16] 的 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法进行计算。

表 1 光合酶相关基因实时荧光定量 PCR 分析所用引物

基因	引物序列
<i>rbcl</i>	F: 5' - GCTGCCGAATCTTCTACTGG - 3'
	R: 5' - GCAACAGGCTCGATGTGATA - 3'
<i>rbcs</i>	F: 5' - GCTTTGGGTTTTCCTTCTCC - 3'
	R: 5' - TCACATACGAGCAGCCTTTC - 3'
<i>actin</i>	F: 5' - GTTCCAATCTATGAGGGATACACGC - 3'
	R: 5' - GAACCTCCACTGAGAACAACATTACC - 3'

1.3.2 光合酶活性测定 取开花期郑麦 7698 和周麦 18 植株旗叶叶片 0.5 g, 参照 Ku 等^[17] 的方法提取酶液, 并利用 BCA 精确定量试剂盒 (CWBIO, Beijing) 对蛋白质进行定量。Rubisco 活性测定参照翁晓燕等^[18] 的方法进行。

1.3.3 光合作用参数测定 在小麦开花期, 选择晴朗无云天气, 于 9:00—11:00 采用 CIRAS-3 便携式光合仪 (UK), 测定旗叶的光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr) 与气孔导度 (Gs)。测定条件为: 大气 CO₂ 浓度 (360 ± 5) μmol/mol, 相对湿度 (60 ± 5)%, 温度 25 °C, 使用仪器自带的 LED 光源控制光强, 光量子通量密度 (PPFD) 为 1 500 μmol/(m² · s)。

1.4 产量性状测定

成熟期, 盆栽单株收获后在挂藏室阴干, 各处理分别随机选取 15 株, 测定农艺性状, 包括单株生物量、单株穗数、穗粒数、千粒质量等。采用 DPS 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 郑麦 7698 抗旱特性分析

2.1.1 叶片相对含水量 正常灌水条件下, 郑麦 7698 与周麦 18 叶片相对含水量分别为 90.0% 和 87.7%, 二者无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 叶片相对含水量为 69.5%, 较周麦 18 高 12.3%, 差异显著 (表 2)。上述结果表明, 干旱胁迫下郑麦 7698 叶片持水能力较强, 耐旱性较强。

2.1.2 渗透调节物含量 正常灌水条件下, 郑麦 7698、周麦 18 的脯氨酸含量分别为 0.65、0.56 mg/g, 可溶性糖含量分别为 0.22、0.21 mg/g, 可溶性蛋白含量分别为 10.55、10.22 mg/g, 郑麦 7698、周麦 18 无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量分别为 3.17、0.33、25.00 mg/g, 分别较周麦 18 提高了 32.1%、10.0%、

16.3%, 差异显著 (表 2)。结果表明, 干旱胁迫下郑麦 7698 渗透调节物的合成与积累速度较快, 耐干旱胁迫能力较强。

2.1.3 抗氧化酶活性 正常灌水条件下, 郑麦 7698、周麦 18 的 SOD 活性分别为 288、269 U/g, POD 活性分别为 7 283、6 907 U/g, CAT 活性分别为 3 713、3 544 U/g, 郑麦 7698 与周麦 18 无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 的 SOD、POD、CAT 活性分别为 486、13 120、9 115 U/g, 分别较周麦 18 高 11.5%、13.8%、6.8%, 其中 SOD 和 POD 差异达到了显著水平 (表 2)。这表明, 干旱胁迫条件下郑麦 7698 中 SOD 和 POD 的合成与积累速率较快, 对植株内活性氧与过氧化物的清除能力较强, 干旱胁迫对细胞的氧化伤害明显减轻。

2.1.4 根系生理指标 正常灌水条件下, 郑麦 7698、周麦 18 根系活力分别为 0.10、0.09 mg/(g · h), 根系体积分别为 4.75、4.27 cm³/株, 根系干质量分别为 1.04、0.96 g/株, 郑麦 7698 与周麦 18 无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 根系活力、根系体积、根系干质量分别为 0.08 mg/(g · h)、4.33 cm³/株、0.85 g/株, 分别较周麦 18 高 14.3%、20.3%、9.0%, 差异显著 (表 2)。这一结果表明, 干旱胁迫条件下郑麦 7698 根系发育受抑制程度较弱, 耐旱适应能力较强。

表 2 正常灌水与干旱胁迫条件下郑麦 7698 与周麦 18 的抗旱特性指标

测定指标	正常灌水		干旱胁迫	
	郑麦 7698	周麦 18	郑麦 7698	周麦 18
叶片相对含水量/%	90.0	87.7	69.5*	61.9
脯氨酸含量/(mg/g)	0.65	0.56	3.17*	2.40
可溶性糖含量/(mg/g)	0.22	0.21	0.33*	0.30
可溶性蛋白含量/(mg/g)	10.55	10.22	25.00*	21.50
SOD 活性/(U/g)	288	269	486*	436
POD 活性/(U/g)	7 283	6 907	13 120*	11 530
CAT 活性/(U/g)	3 713	3 544	9 115	8 521
根系活力/[mg/(g · h)]	0.10	0.09	0.08*	0.07
根系体积/(cm ³ /株)	4.75	4.27	4.33*	3.60
根系干质量/(g/株)	1.04	0.96	0.85*	0.78

注: * 表示郑麦 7698 与周麦 18 之间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

2.2 郑麦 7698 光合特性分析

2.2.1 光合酶相关基因的表达量 正常灌水条件下, 郑麦 7698、周麦 18 *rbcl* 的相对表达量分别为 1.10、1.00, *rbcs* 的相对表达量分别为 1.20、1.10, 郑麦 7698 与周麦 18 无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 *rbcl*、*rbcs* 的相对表达量分别为 0.84、0.89, 分别较周麦 18 高出 29.2%、27.1%, 差异显著 (表 3)。可以看出, 干旱胁迫下郑麦 7698 维持了相对较高的 *rbcl* 和 *rbcs* 表达量, 这对减轻干旱胁迫造成的 C₃ 循环抑制作用有重要意义。

2.2.2 光合酶活性 正常灌水条件下, 郑麦 7698、周麦 18 的 Rubisco 活性分别为 79.2、74.1 μmol/(mg · h), 二者无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 的

Rubisco 活性为 $60.7 \mu\text{mol}/(\text{mg} \cdot \text{h})$, 较周麦 18 高出 33.4%, 差异极显著(表 3)。这表明, 干旱胁迫下郑麦 7698 仍保持了较高的光合酶活性, 对抑制光合效率的降低发挥了重要作用。

2.2.3 光合作用参数 正常灌水条件下, 郑麦 7698、周麦 18 的光合速率分别为 21.3 、 $20.2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 蒸腾速率分别为 7.9 、 $6.8 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$, 气孔导度分别为 190 、 $176 \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 郑麦 7698 与周麦 18 无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 光合速率、蒸腾速率、气孔导度分别为 $7.8 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $4.6 \text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$ 、 $88 \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 较周麦 18 分别高出 20.0%、53.3%、25.7%, 差异显著或极显著(表 3)。可见, 在干旱胁迫下, 郑麦 7698 能保持较高的光合速率、蒸腾速率及气孔导度, 从而表现出较强的耐旱能力。

表 3 正常灌水与干旱胁迫条件下郑麦 7698 与周麦 18 光合酶相关基因的表达量及旗叶光合效率

测定指标	正常灌水		干旱胁迫	
	郑麦 7698	周麦 18	郑麦 7698	周麦 18
<i>rbcL</i> 相对表达量	1.10	1.00	0.84*	0.65
<i>rbcS</i> 相对表达量	1.20	1.10	0.89*	0.70
Rubisco 活性/ [$\mu\text{mol}/(\text{mg} \cdot \text{h})$]	79.2	74.1	60.7**	45.5
光合速率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	21.3	20.2	7.8*	6.5
蒸腾速率/ [$\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$]	7.9	6.8	4.6*	3.0
气孔导度/ [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	190	176	88**	70

注: ** 表示郑麦 7698 与周麦 18 之间差异极显著 ($P < 0.01$)。

2.3 郑麦 7698 产量性状分析

正常灌水条件下, 郑麦 7698 单株生物量、单株穗数、穗粒数和千粒质量分别为 50.8g 、 11.5 穗、 41.8 粒和 52.4g , 周麦 18 分别为 49.7g 、 11.2 穗、 41.4 粒和 51.7g , 郑麦 7698 和周麦 18 无显著性差异。干旱胁迫条件下, 郑麦 7698 单株生物量、单株穗数、穗粒数和千粒质量分别为 27.3g 、 7.1 穗、 39.1 粒和 44.1g , 较周麦 18 分别高了 8.3%、2.9%、5.4% 和 7.0%, 其中单株穗数差异未达到显著水平, 单株生物量、穗粒数和千粒质量差异均达到了显著水平(表 4)。结果表明, 郑麦 7698 在干旱胁迫下具有较高的产量, 主要表现为单株生物量、穗粒数及千粒质量较高。

表 4 正常灌水与干旱胁迫条件下郑麦 7698 与周麦 18 的产量性状

产量指标	正常灌水		干旱胁迫	
	郑麦 7698	周麦 18	郑麦 7698	周麦 18
单株生物量/g	50.8	49.7	27.3*	25.2
单株穗数	11.5	11.2	7.1	6.9
穗粒数	41.8	41.4	39.1*	37.1
千粒质量/g	52.4	51.7	44.1*	41.2

3 结论与讨论

3.1 干旱胁迫条件下小麦的抗旱性能

植物水分代谢是指吸收水分、利用水分以及叶片蒸腾作用等生物学过程的总和, 可用叶片含水量、水分利用效率、细胞水势等反映水分盈缺和利用状况^[19]。叶片相对含水量反映了植物体内水分亏缺程度与维持水分含量的能力^[20]。本研究发现, 正常灌水条件下, 郑麦 7698 叶片相对含水量与周麦 18 无显著差异, 而干旱胁迫下郑麦 7698 叶片相对含水量显著高于周麦 18, 表明干旱胁迫下郑麦 7698 仍可以保持相对较好的水分利用状况, 水分代谢过程受影响较小, 为其在干旱胁迫下保持相对较高的光合效率奠定了基础。此外, 作物为应对干旱胁迫, 进化出了一整套完善的机制, 如积累较多的渗透调节物质, 以此调节胞内渗透势, 从而缓解其细胞受逆境伤害程度^[1,21]。本研究中, 干旱胁迫下郑麦 7698 维持了较高的叶片含水量, 部分上是脯氨酸、可溶性糖及可溶性蛋白浓度升高的结果。SOD、POD、CAT 是抗氧化酶系统中的关键酶, 当植物遭遇干旱等逆境胁迫时, 植物的适应能力和抗性与抗氧化酶的活性密切相关, 抗氧化酶具有保护植物细胞的作用, 能清除逆境下植物体内积累的自由基和活性氧, 减轻逆境对植物细胞造成的伤害^[22]。本研究发现, 干旱胁迫下郑麦 7698 抗氧化酶活性明显高于周麦 18, 即郑麦 7698 在逆境胁迫中分解有害产物的能力高于周麦 18。

根系是作物直接感受土壤水分信号并吸收土壤中水分的器官, 当作物遭受干旱胁迫时, 其根系能首先感受到并迅速向整个植株发出信号, 使整个植株对干旱做出反应, 因此, 根系是研究作物抗旱性的一个重要组成部分^[23]。梅雪英等^[24]研究表明, 作物的根长、根粗、根系活力、根干质量等根系相关性状与抗旱性显著相关。本研究结果显示, 干旱胁迫抑制了郑麦 7698 与周麦 18 根系的生长, 但干旱胁迫条件下郑麦 7698 根系活力、根系体积与根系干质量显著高于周麦 18, 表明郑麦 7698 根系发育抑制作用较周麦 18 有所减缓, 这可能与郑麦 7698 叶片抗氧化酶合成较多有关, 因此抑制了郑麦 7698 旗叶与根系衰老的速度, 保持了较好的根系发育特征。

3.2 干旱胁迫条件下小麦的光合性能

光合作用是小麦生长的基础, 干旱胁迫后, 小麦各个生理过程都受到不同程度的影响, 其中光合作用是受影响最明显的过程之一^[25]。本研究表明, 干旱胁迫处理后, 开花期小麦 C_3 光合途径的 Rubisco 及其调控基因的表达均受到显著抑制, 但郑麦 7698 受抑制程度显著低于周麦 18。净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均大幅度降低, 但郑麦 7698 的降低幅度小于周麦 18。郑麦 7698 由于在干旱胁迫条件下

具有较好的光合特性,所以表现出了较好的同化物生产特性和产量特性,降低了干旱胁迫的不利影响。

综上所述,干旱胁迫下郑麦7698的抗旱性能、光合特性及产量性状显著优于周麦18,表明郑麦7698具有较强的抗旱能力与光合性能,这对选育耐干旱小麦新品种、保证干旱胁迫下小麦的正常生产具有重要的意义。

参考文献:

- [1] Xiong L, Schumaker K S, Zhu J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(S1):S165-S183.
- [2] Flexas J, Bota F, Loreto G, *et al.* Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C_3 plants[J]. *Plant Biology*, 2004, 6(3):269-279.
- [3] David W L. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: Stomata vs. metabolism and the role of ATP[J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(7):871-885.
- [4] Chaitanya K V, Jutur P P, Sundar D, *et al.* Water stress effects on photosynthesis in different mulberry cultivars[J]. *Plant Growth Regulation*, 2003, 40(1):75-80.
- [5] Martina J P, John A P, Shahnaz K, *et al.* Rubisco activity: Effects of drought stress[J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(7):833-839.
- [6] Garcia M, Monreal J, Alvarez R, *et al.* Characterization of salt stress enhanced phosphoenolpyruvate carboxylase kinase activity in leaves of *Sorghum vulgare*: Independence from osmotic stress, involvement of ion toxicity and significance of dark phosphorylation[J]. *Planta*, 2003, 216(4):648-655.
- [7] Maheshwari R, Dubey R S. Nickel toxicity inhibits ribonuclease and protease activities in rice seedlings: Protective effects in praline[J]. *Plant Growth Regul*, 2007, 51:221-224.
- [8] 赵君霞, 马耕, 岳鹏莉, 等. 氮素和干旱胁迫对冬小麦幼苗生长发育及生理指标的影响[J]. *河南农业科学*, 2015, 44(5):26-30.
- [9] Barrs H D, Weatherley P E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves[J]. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1962, 15(3):413-428.
- [10] Dubois M, Gilles K A. Colorimetric method for determination of sugars and related substances[J]. *Analytical Chemistry*, 1956, 28(3):350-356.
- [11] Troll W, Lindsley J. A photometric method for the determination of praline[J]. *J Biol Chem*, 1955, 215(2):655-660.
- [12] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72(1):248-254.
- [13] Dhindsa S, Plumb-Dhindsa P, Thorpe T. Leaf senescence: Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1981, 32(1):93-101.
- [14] Gao S, Ou-yang C, Tang L, *et al.* Growth and antioxidant responses in *Jatropha curcas* seedling exposed to mercury toxicity[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2010, 182(1):591-597.
- [15] Jiang M, Zhang J. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2001, 42(11):1265-1273.
- [16] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method[J]. *Methods*, 2001, 25:402-408.
- [17] Ku M S, Agarie S, Nomura M, *et al.* High-level expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic rice plants[J]. *Nat Biotechnol*, 1999, 17(1):76-80.
- [18] 翁晓燕, 陆庆, 蒋德安, 等. 水稻 Rubisco 活化酶在调节 Rubisco 活性和光合日变化中的作用[J]. *中国水稻科学*, 2001, 15(1):35-40.
- [19] Vysotskaya L B, Arkhipova T N, Timergalina L N, *et al.* Effect of partial root excision on transpiration, root hydraulic conductance and leaf growth in wheat seedlings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2004, 42(3):251-255.
- [20] 白志英, 李存东, 赵金锋, 等. 干旱胁迫对小麦代换系叶绿素荧光参数的影响及染色体效应初步分析[J]. *中国农业科学*, 2011, 23(1):62-65.
- [21] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, *et al.* Plant drought stress: Effects, mechanisms and management[J]. *Sustainable Agriculture*, 2009, 29(1):185-212.
- [22] Singh R, Jwa N. Understanding the responses of rice to environmental stress using proteomics[J]. *Journal of Proteome Research*, 2013, 12(11):4652-4669.
- [23] 景蕊莲, 胡荣海. 作物抗旱性的根系研究[J]. *麦类作物学报*, 1995(3):37-39.
- [24] 梅雪英, 严平, 王凤文, 等. 水分胁迫对冬小麦根系生长发育及产量的影响[J]. *安徽农业科学*, 2003, 31(6):962-964.
- [25] 王曙光, 史雨刚, 史华伟, 等. 春小麦光合特性与抗旱关系的研究[J]. *作物杂志*, 2017(6):23-29.