

水稻叶片特征与水分利用效率的关系研究进展

杨颖¹, 吴昊¹, 马强², 张瑛¹, 顾汉柱¹, 叶苗¹, 张耗^{1*} (1. 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 江苏扬州 225009; 2. 山东省种子管理总站, 山东济南 250100)

摘要 水稻不仅是世界主要的粮食作物, 同样也是农业水资源第一大消费作物。水分高效利用一直是水稻资源利用效率的研究热点。从水分利用效率的内涵和叶片结构、叶片化学组成、叶片水力参数、叶片光合等方面概述了水稻叶片特征及其与水分利用效率的关系, 分析了目前存在的问题, 并对未来研究的方向进行了展望。

关键词 水稻; 叶片特征; 水分利用效率; 关系

中图分类号 S511 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2022)07-0016-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.07.004

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on the Relationship between Leaf Characteristic and Water Use Efficiency in Rice

YANG Ying¹, WU Hao¹, MA Qiang² et al (1. Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology / Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology / Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009; 2. Shandong Seed Management Station, Jinan, Shandong 250100)

Abstract Rice is not only the world's main food crops, but also agricultural water resources of the largest consumer crops. Water use efficiency (WUE) has been a research hotspot of rice resource use efficiency. In this paper, the characteristics of rice leaves and their relationship with water use efficiency (WUE) were summarized from the aspects of WUE concept, leaf structure, leaf chemical composition, leaf hydraulic parameters and leaf photosynthesis, the existing problems were analyzed and the future research directions were prospected.

Key words Rice; Leaf characteristic; Water use efficiency; Relationship

水稻产量关系着人类的生存问题。水稻年平均耗水量约占我国用水资源总量的 50%, 占我国农业用水总量的 65%。其产量严重受水资源限制, 制约了水稻的可持续发展。光合作用过程是影响作物产量及其形成的重要自然生理转化过程, 叶片是植物进行光合作用的主要器官。因此, 通过对水稻作物叶片生理特性参数的测定, 可以揭示提高其用水效率的机制, 并为调节和提高水稻用水效率建立理论基础。

1 水稻的叶片特征

水稻总产量的 80% 左右来自各功能叶之间的光合作用^[1]。功能叶片的寿命周期越长, 其所受到光线照射的状况越好, 对生物制造的贡献就越大^[2]。上部 3 个叶片的综合灌浆能力约为每厘米叶面积所承受一粒水稻的营养物质^[3]。此外, 在灌浆过程中, 水稻叶片可以保持较高的光合产量, 这对发展优质、高产、稳产的水稻具有重要意义。

1.1 叶片结构

1.1.1 气孔分布及形态特征。水稻的蒸腾与光合作用均受叶片内部气孔的影响, 同时也间接地影响了水分综合利用率, 气孔是将水分排出体外及二氧化碳排放后进入体内的重要途径。Chen 等^[4]的改良刮制法显示, 稻叶气孔的分布存在一定的规律, 叶缘和主叶脉附近的气孔分布较均匀, 其中气孔在同一行内的分布数会因水稻的种类和叶片所在的位置不同存在一定的区别。在一片叶片中, 气孔行数在基部最

为茂密, 中部次之, 尖部最少。脉间气孔分布规律为: 近叶脉处多, 远离叶脉处次之, 脉间区中部最少, 叶脉上下表皮基本无气孔分布。

气孔的性状可分为气孔密度、实际气孔导度和最大实际气孔大小导度等。气孔密度即单位叶片表面积的气孔数目。气孔的数目和密度受环境条件的影响, 气孔数目与光强呈一定的正相关。大部分气孔的发育并不是在叶片全展开后而是在展开之前就已经完成^[5]。气孔的密度与叶片所在的位置存在一定的关系, 叶片位置越低气孔密度反而随之减小^[6]。

各个叶片位置的气孔密度均存在一定的差异, 一般用位于叶片中部的气孔密度来表示整张叶片的气孔密度大小。籼稻的气孔数和密度普遍大于粳稻。Laza 等^[7]发现, 籼稻品种的气孔导度大于粳稻。

1.1.2 叶脉密度及结构。叶脉密度可用于表征叶脉系统中水分、养分等物质在叶脉中的传送能力。次级叶脉密度的多少及其大小作为衡量叶片内水分供给能力的一个衡量指标, 并有结果显示次级叶脉密度与水分的供给能力呈现正相关性^[8]。叶脉密度显示叶片与整个叶片的接触和碳投资以及叶片本身对各种物理损伤的适应能力^[9]。较高的叶脉密度可有效地提供大量的水分和其他能量消耗, 有助于调节叶温, 维持植物和周围土壤中各种物质的循环^[10-11]。

叶脉是植物水分运输的重要组成部分^[12], 由木质生长处、韧皮生长处和维管束鞘细胞等组成^[13]。木质部负责将水分从叶柄管道输送到叶片和其中的上皮细胞, 韧皮部负责将光合作用合成的碳水化合物运输到其他部位^[13]。物种不同, 叶脉密度、维管束及其内部的木质部导管也不相同^[14]。叶脉系统间也存在差异, 发达的叶脉系统对于水分蒸腾有促

基金项目 国家自然科学基金项目(31871559); 江苏省六大人材高峰高层次人才项目(SWYY-151); 江苏高校优势学科建设工程资助项目。

作者简介 杨颖(1996—), 女, 江苏南通人, 硕士研究生, 研究方向: 水稻栽培生理。* 通信作者, 教授, 从事水稻高产生理与栽培管理研究。

收稿日期 2021-11-04

进作用,可以避免高温胁迫的出现,从而延长光合时间增加同化物的累积,不发达的叶脉系统同样也抑制了水分蒸腾。叶脉作为多种生理反应发生的基础结构,对叶片也起着机械支持作用^[15]。

1.2 叶片化学组成

1.2.1 叶绿素含量。叶绿素含量的变化反映了叶片光合作用能力的变化和叶片衰老的进程^[16-17]。生育后期保持较高的叶绿素含量为叶片吸收更多光能提供了良好生理条件^[18],为增产提供有力保障。研究表明,植物在后期受到干旱胁迫时,光合作用会随着胁迫不断地急剧下降,叶绿素含量下降是导致后期作物产量下降的主要原因之一^[19]。从某种意义上说,叶绿素可以用来反映植物持续生产和利用的一定表现和对自然胁迫的适应能力。

1.2.2 非结构性碳水化合物(NSC)含量。非结构性碳水化合物包括可溶性糖和蛋白质,NSC含量反映了水稻抽穗后氮代谢特性。此外,它还是植物细胞内重要的调节性物质,还可以用于缓冲植物细胞生长过渡期的脱水,使细胞保水性能加强^[20-21]。蛋白质浓度可以反映一个植物体的生化代谢强度,它不仅积极参与新细胞器官的发育,还有相当一部分物质直接负责调控各种化学反应的代谢酶。因此,研究NSC含量有助于人们了解各类作物的有机碳、氮氧化状况及其他的抗抗氧化能力。

1.2.3 叶片含氮量。叶片含氮量在很大程度上不仅与该叶片在生长期所照射的光照条件相关,还与土壤所提供的营养相关。一般生长在强光下的叶片,叶片含氮量高于生长在弱光下的叶片。但在强光下,它的光合速率往往没有低氮含量叶片高,这就是植物与周边环境适应的一种自动调节。如果在低光下进行高氮化学处理,其叶片无法充分地发挥在较高含氮质量下的光合作用,反而增加了叶片的碳投入,往往不利于经济产量的形成。

1.3 叶片水力参数

1.3.1 蒸腾速率。蒸腾作用是水分从植物体内散发到体外的过程,通常用蒸腾速率来表示。蒸腾速率是反应作物对土壤水分吸收和再利用的测量指标,同时也间接反映出植株遭受逆境胁迫时自身调节出的水分以及适应的抵抗能力,水分受到胁迫时植株内部气孔导度缩小、蒸腾强度降低。作物水分蒸腾速率比光合速率更容易受气孔导度的影响。而且,蒸腾速率与空气水汽压有关,随着空气饱和和差的增加而下降^[22]。

1.3.2 叶片水势。从叶片水势降低干扰植株细胞代谢功能时发生对水分流失胁迫性的理论模型成立后,叶片水势用作表示作物合理灌溉的一种生理指标。研究显示^[23-24],大多数的植物叶片水势清晨最高,随气温的升高,蒸腾速率和强度逐渐增大,叶片水势开始下降,直至15:00左右达到太阳光照的最低点,随着日照强度的减弱,蒸腾速率减小,叶片失水程度减小,叶片水势开始回升,夜间达到最佳。胡继超等^[25]以盆栽水稻为试验材料,研究表明凌晨叶水势与土壤含水量和叶片净光合速率关系密切。

1.4 叶片光合特性 光合生产的基础是由植物资源积累的技术和系统,作物光周期的高生产潜力可以带来高产量,实现高回报。叶片的光合特性直接影响光合作用的质量和单个叶片的水分利用。剧成欣等^[26]通过试验发现,随着叶片性能的不断改进和变化,中籼水稻增产效果显著,尤其提高了用水效率。水分利用效率伴随着不同干旱条件胁迫侵害程度的不断提高而呈现出一个整体的明显提高^[27]。

2 水稻的水分利用效率

在现代植物生理学上,水分的利用效率(WUE)可以广泛地应用于衡量作物的产量和用水质量之间的关系,实际上也就是衡量作物的用水效率。可将其中的水分利用效率划分为产量水平上的水分利用效率、群体水平上的水分利用效率和叶片水平上的水分利用效率。

2.1 产量水平上的水分利用效率 产量水平上的水分利用效率(WUE_y)通常以单位耗水量的产量来计算,其中所需的耗水量因考虑到土壤和土层表面的无效水分蒸发,目前该层次上的水分利用效率研究主要集中在农作物的节水和农田方面。表示为 $WUE_y = Y/WU$, 式中, Y 为作物产量; WU 为作物用水量。

2.2 群体水平上的水分利用效率 群体水平上的水分利用效率(WUE_c)是指用于表示作物群体二氧化碳净同化量与作物蒸腾量之比,以及单叶水平与群体水平的水分利用效率,以表示农田和地区的水分利用效率。表示为 $WUE_c = F_c/T$, 式中, F_c 为作物群体二氧化碳通量; T 为作物蒸腾的水汽通量。

2.3 叶片水平上的水分利用效率 叶片水平上的水分利用效率是指光合能源利用的速率和水分蒸腾能源利用的速率之间的绝对比值,主要是指光合作用中器官通过光合作用形成的有机物的数量以及植物叶片上单位直径的水分流失量。表示为 $WUE_l = P_n/T_l$, 式中, P_n 为单位叶面积上叶片的净光合速率; T_l 为单位叶面积的蒸腾速率。

2.4 细胞与分子水平上的水分利用效率 近年来,许多学者就植物水分利用问题进行了一系列基于分子水平的研究。Han等^[28]研究发现,一种被广泛应用于对植株进行干燥响应转录的因子PdNF-YB7在拟南芥中具有过渡性和非表达性的链接,可以大幅度地增强耐旱性,研究同时测定了全株和瞬时水分利用效率,发现该株两种链接可以让整株叶片生长势、发芽势均有所提高,减少全株叶片水分的吸收和丧失。该基因提高了全株WUE,且具有较高的全株幼苗发芽生长速度和在生长时所需要消耗的生物量。

3 叶片特征与水分利用效率的关系

植株光合、蒸腾作用主要通过叶片来实现,对水分供应的缺乏也最为敏感,所以叶片特征与水分利用效率的关系性研究就显得十分重要,Morgan等^[29]的研究结果显示,大叶类品种水分利用效率比较低,而且要低于其他小叶类品种水分利用效率,叶片的光合能力差异与叶片水分利用效率之间存在着直接的关系。

3.1 叶片结构与水分利用效率的关系 气孔是控制气体和

物质交换的主要窗口,控制着植物叶片和内部大气之间 CO_2 与水蒸气的单向扩散及双向传导。因此,气孔的结构对蒸腾、光合作用和水分利用有深远的影响^[30]。水分从土壤进入木质部的薄层组织细胞和木质部的膜细胞,然后逐渐移动。水分在植物体内的流动和运输是一个连续的物理过程^[31-32]。研究叶脉结构与植物水分利用的关系可为提高植物水分利用提供理论支持。

3.2 叶片化学组成与水分利用效率的关系 各叶位叶片含氮量呈由上而下减少的规律,且随施氮量增加而增加,在拔节期和孕穗期趋于稳定,成熟期倒二叶与倒三叶含氮量逐渐增大^[33]。合理施肥可提高光合、蒸腾速率,降低土壤中水分无效蒸发和损失,增加有效穗数和经济产量,提高水分利用效率^[34]。叶绿素含量是植物营养胁迫、光合能力和发展衰老各阶段的良好指示剂,水分作为影响作物生长发育的限制因子之一,适宜的含水量是保证农作物实现优质、高产发展的必然要求^[35]。

3.3 叶片光合特性与水分利用效率的关系 光合速率虽伴随光合有效辐射的增加呈现一定幅度地下降,但蒸腾速率依然呈上升的趋势。当存在饱和临界值时,超出临界值的蒸腾就是奢侈蒸腾。因此,需要通过合适的光温调控管理措施来减少这部分的蒸腾,在保证产量的前提下,通过减少蒸腾速率来提高植物的水分利用效率^[27]。光合有效辐射的上升使 WUE 先上升然后下降,主要是由于太阳辐射的光合速率的增加,蒸腾加剧,合成速度下降时达到饱和点所引起的^[36]。

3.4 叶片水力参数与水分利用效率的关系 水势是推动水分移动最有利的因素,叶片水势越低,土壤水分向植物与大气的梯度越高更利于土壤水分的吸收,减弱水分亏缺。叶水势与水分利用效率呈极显著负相关。叶片的相对含水量反映了植物缺水的程度和植物细胞的耐水能力^[30],叶片相对含水量高时,土壤保水环境适应力强,细胞生长受到土壤环境条件变化时的影响较小^[37-38]。另外叶片水势低,气孔开张度就小,蒸腾速率降低,有利于水分利用效率的提高。

4 存在问题与研究展望

植物水分利用效率与植物叶片生长性状密切相关,二者目前均已发展成为研究各类植物对水资源综合利用发展策略的重要衡量指标。如何通过调控叶片性状来保持甚至提高产量和水分利用效率是水稻节水栽培研究中迫切需要解决的课题。目前,对于如何协同实现水稻高产和水分高效利用的研究有待深入。建议今后从以下 3 个方面深入系统研究:①从植株整体发育水平研究水分高效利用的主要生理机制,包括植株如何找水、吸水、用水等;②综合利用分子形态生物学手段,从叶片整体结构与功能入手揭示植物高效利用水分的主要分子生物机制;③深入研究栽培措施或播种技术对我国水稻叶片结构特征和水分利用效率的直接影响,提出高产和水分高效利用的实用关键技术。

参考文献

[1] 周玉萍,杨从党,袁平荣,等. 生长期剪去上部三片功能叶对产量形成

- 的影响研究[J]. 江西农业大学学报(自然科学版),2002,24(6):762-764.
- [2] 唐文邦,陈立云,肖应辉,等. 水稻功能叶形态及光合速率与产量构成因素的相关研究[J]. 湖南农业科学,2004(2):29-31.
- [3] 张培江. 优质水稻生产关键技术百问百答[M]. 北京:中国农业出版社,2005:17-19.
- [4] CHEN W F, CHENG H W, XU Z J, et al. A new method for studying the stomatal characters of rice leaf [J]. Review of China agricultural science and technology, 2000, 2(2): 58-61.
- [5] MIYAZAWA S I, LIVINSTON N J, TURPIN D H. Stomatal development in new leaves is related to the stomatal conductance of mature leaves in poplar (*Populus trichocarpa* × *P. deltoides*) [J]. Journal of experimental botany, 2006, 57(2): 373-380.
- [6] 刘丽霞,程红卫,陈温福. 水稻剑叶气孔密度的研究[J]. 辽宁农业科学, 2001(2): 8-11.
- [7] LAZA M R C, KONDO M, IDETA O, et al. Quantitative trait loci for stomatal density and size in lowland rice [J]. Euphytica, 2010, 172(2): 149-158.
- [8] BEERLING D J, FRANKS P J. Plant science: The hidden cost of transpiration [J]. Nature, 2010, 464(7288): 495-496.
- [9] BLONDER B, VIOLLE C, BENTLEY L P, et al. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum [J]. Ecology letters, 2011, 14(2): 91-100.
- [10] 覃凤飞,李强,崔樟茗,等. 越冬期遮阴条件下 3 个不同休眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性[J]. 植物生态学报, 2012, 36(4): 333-345.
- [11] CAI J, ZHANG S X, TYREE M T. A computational algorithm addressing how vessel length might depend on vessel diameter [J]. Plant cell & environment, 2010, 33(7): 1234-1238.
- [12] SACK L, SCOFFONI C. Leaf venation: Structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future [J]. New phytologist, 2013, 198(4): 983-1000.
- [13] HÜVE K, REMUS R, LÜTTSCHWAGER D, et al. Water transport in impaired leaf vein systems [J]. Plant biology, 2002, 4(5): 603-611.
- [14] ROLLAND-LAGAN A G, PRUSINKIEWICZ P. Reviewing models of auxin canalization in the context of leaf vein pattern formation in *Arabidopsis* [J]. The plant journal, 2005, 44(5): 854-865.
- [15] 刘贞琦,刘振业,马达鹏,等. 水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究[J]. 作物学报, 1984, 10(1): 57-62.
- [16] 金松恒,蒋德安,王品美,等. 水稻孕穗期不同叶位叶片的气体交换与叶绿素荧光特性[J]. 中国水稻科学, 2004, 18(5): 443-448.
- [17] 童汉华,梅捍卫,邢永忠,等. 水稻生育后期剑叶形态和生理特性的 QTL 定位[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(5): 493-499.
- [18] 徐根娣,蔡妙珍,刘鹏, 硼、锰营养对大豆光合特性的影响[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2004, 27(1): 62-65.
- [19] 王群瑛,胡昌浩. 玉米不同叶位叶片叶绿体超微结构与光合性能的研究[J]. 植物学报, 1988, 30(2): 146-150.
- [20] 胡远富,王泽奇,施君信,等. 氯化钙对大豆生长发育及抗逆性的促进效应研究[J]. 黑龙江八一农垦大学学报, 2007, 19(3): 39-42.
- [21] 左宝峰,冀支林,姚延涛. 越冬时期雪松叶片中 SOD、CAT 及可溶性糖的变化[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2007, 27(3): 238-240.
- [22] 杨涛,梁宗锁,薛吉全,等. 土壤干旱不同玉米品种水分利用效率差异的生理学原因[J]. 干旱地区农业研究, 2002, 20(2): 68-71.
- [23] 刘玉燕,王艳荣,杨迎春. 半干旱地区草坪草和主要杂草水势的日变化特征分析[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2003, 34(3): 308-311.
- [24] 白瑞琴,孙丽华,吕占江,等. 不同砧木苹果树水势日变化的研究[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2000, 21(1): 63-68.
- [25] 胡继超,姜东,曹卫星,等. 短期干旱对水稻叶水势、光合作用及干物质分配的影响[J]. 应用生态学报, 2004, 15(1): 63-67.
- [26] 剧成欣,陶进,钱希扬,等. 不同年代中籼水稻品种的叶片光合性状[J]. 作物学报, 2016, 42(3): 415-426.
- [27] 沙依然·外力,李晨,葛道阁,等. 干旱胁迫下水稻光合特性、冠层-空气温差及水分利用效率的变化[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(1): 86-89.
- [28] HAN X, TANG S, AN Y, et al. Overexpression of the poplar *NF-YB7* transcription factor confers drought tolerance and improves water-use efficiency in *Arabidopsis* [J]. Journal of experimental botany, 2013, 64(14): 4589-4601.
- [29] MORGAN J A, LECAIN D R. Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes [J]. Crop science, 1991, 31(2): 443-448.

续表 1

组合名称 F ₁ hybrids	株高 Plant height cm	有效穗数 Effective panicles	每穗总粒数 Spikelets per panicle	每穗实粒数 Filled grains per panicle	结实率 Seed-setting rate/%	千粒重 1 000-grain mass/g	产量 Yield g/株	比 CK 增产 Yield increase compared with CK/%
6022S/9D2493	121	9.8	229.4	193.4	84.3	24.80	47.00	10.90
6022S/9D329	115	9.2	234.8	204.7	87.2	25.00	47.08	11.09
6022S/9D229	116	7.4	255.5	237.9	93.1	26.85	47.26	11.51
6022S/9D1968	103	8.6	240.7	222.9	92.6	24.70	47.34	11.70
6022S/9D087	117	8.0	256.6	218.0	85.0	27.20	47.44	11.94
6022S/9D2444	120	7.0	319.0	266.2	83.4	25.50	47.52	12.13
6022S/9D2494	115	7.6	261.1	229.0	87.7	27.50	47.86	12.93
6022S/9D2057	110	7.8	252.4	223.8	88.7	27.60	48.18	13.68
6022S/9D2068	116	12.2	218.0	179.3	82.3	22.60	49.44	16.66
6022S/9D1187	123	9.0	245.4	210.9	85.9	26.40	50.10	18.22
6022S/9D016	114	9.4	221.4	203.1	91.7	26.60	50.78	19.82
6022S/9D207	118	8.2	273.3	229.9	84.1	27.25	51.36	21.19
6022S/9D007	120	9.2	231.1	201.0	87.0	27.80	51.42	21.33
6022S/9D1101	123	11.5	239.1	211.6	88.5	26.50	51.60	21.76
6022S/9D1576	118	8.4	278.4	239.9	86.2	25.70	51.78	22.18
6022S/9D868	123	10.2	213.7	196.3	91.9	26.10	52.26	23.31
6022S/9D1549	118	11.0	224.3	187.0	83.4	25.80	53.06	25.20
6022S/9D1057	123	10.2	246.9	207.3	84.0	25.30	53.50	26.24
6022S/9D2038	115	11.2	201.3	165.7	82.3	28.85	53.54	26.33
6022S/9D2005	115	9.6	279.0	231.4	82.9	26.60	59.08	39.40
6022S/9D165	118	9.4	323.1	265.6	82.2	24.60	61.42	44.93

5 繁殖技术要点

在海南繁殖时会出现少量的颖花退化现象;在海南陵水繁殖,抽穗扬花期在 3 月中上旬,保证育性不转换。2017 年冬季在海南省陵水县进行小面积繁殖,繁殖面积 0.013 hm²,12 月 10 日播种,3 月 8 日抽穗,有效穗数 228.0 万/hm²,每穗总粒数 133 粒,每穗实粒数 72 粒,千粒重 24.0 g,实收产量 2 932.5 kg/hm²,表明 6022S 可繁性较好。

参考文献

- [1] 袁隆平. 杂交水稻发展的战略[J]. 杂交水稻,2018,33(5):1-2.
 [2] 谢勇尧,汤金涛,杨博文,等. 水稻育性调控的分子遗传研究进展[J]. 遗传,2019,41(8):703-715.
 [3] 邓华凤,舒福北,袁定阳. 安农 S-1 的研究及其利用概况[J]. 杂交水

稻,1999,14(3):1-3.

- [4] 黄明,陈志强,王慧,等. 水稻光温敏核不育系航 93S 的选育[J]. 杂交水稻,2018,33(4):9-12,57.
 [5] 牟同敏,姜洁锋,陈屹,等. 抗稻瘟病水稻光温敏核不育系华 1201S 的选育[J]. 杂交水稻,2017,32(6):5-11.
 [6] 朱满山,王丰,柳武革,等. 籼稻光温敏核不育系发 S 的选育[J]. 杂交水稻,2020,35(5):14-16.
 [7] 舒冰,王莹莹,段洪波,等. 籼型光温敏核不育系荆 11-2S 的选育[J]. 中国种业,2019(2):70-71.
 [8] 陈世建,张振华,吴厚雄,等. 水稻光温敏核不育系红丰 80S 的选育[J]. 杂交水稻,2018,33(1):10-12,16.
 [9] 陈庆全,丁辉,程梦瑶,等. 籼型光温敏核不育系安农 086S 的选育[J]. 安徽农业科学,2020,48(2):37-39.
 [10] 倪大虎,倪金龙,宋丰顺,等. 抗病籼型水稻光温敏核不育系 N632S 的选育与应用[J]. 杂交水稻,2017,32(5):13-15.

(上接第 18 页)

- [30] 马丙菊,常雨晴,景文疆,等. 水稻水分高效利用的机理研究进展[J]. 中国稻米,2019,25(3):15-20.
 [31] PHILIP J R. Plant water relations:Some physical aspects[J]. Annual review of plant physiology,1966,17(5):245-268.
 [32] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 5 版. 北京:高等教育出版社,2004:23-25.
 [33] 党蕊娟,李世清,穆晓慧,等. 施氮对半湿润农田冬小麦冠层叶片氮素含量和叶绿素相对值垂直分布的影响[J]. 西北植物学报,2008,28(5):1036-1042.

- [34] 吴海卿,段爱旺,杨传福. 冬小麦对不同土壤水分的生理和形态响应[J]. 华北农学报,2000,15(1):92-96.
 [35] 张秋英,李发东,刘孟雨. 冬小麦叶片叶绿素含量及光合速率变化规律的研究[J]. 中国生态农业学报,2005,13(3):95-98.
 [36] 彭世彰,丁加丽,徐俊增,等. 不同灌溉模式下光合有效辐射与水稻叶片水分利用效率关系研究[J]. 灌溉排水学报,2006,25(5):1-5.
 [37] 祁娟,徐柱,王海清,等. 旱作条件下披碱草属植物叶的生理生化特征分析[J]. 草业学报,2009,18(1):39-45.
 [38] 宋海鹏,刘君,李秀玲,等. 干旱胁迫对 5 种景天属植物生理指标的影响[J]. 草业科学,2010,27(1):11-15.