

硅对雷竹抗旱性的影响

潘月¹, 戎洁庆¹, 盛卫星², 桂仁意¹

(1. 浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300; 2. 浙江省建德市林业局, 浙江 建德 311600)

摘要: 分析施硅对干旱胁迫下雷竹 *Phyllostachys violascens* 生理生化性状的影响, 探讨施硅对雷竹抗旱性的影响机制。采用水培实验的方法, 以聚乙二醇(PEG 6000)模拟干旱胁迫, 外加不同浓度的硅, 测定它们对雷竹叶片可溶性糖质量分数、脯氨酸质量分数、过氧化物酶活性、过氧化氢酶活性及光合参数等指标的影响。研究表明: 干旱胁迫下, 与对照相比, 不施硅处理雷竹叶片可溶性糖、脯氨酸质量分数及过氧化物酶活性分别上升至 $487.89 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$, $57.52 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $178.125 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 分别高出对照 59.00%, 38.47% 和 32.56%, 过氧化氢酶活性下降至 $56.11 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, 低于对照 18.3%, 光合作用显著受到抑制。施硅处理雷竹叶片可溶性糖、脯氨酸及过氧化物酶活性较不施硅处理雷竹叶片的显著降低, 与处理 2 (PEG 6000) 相比, 处理 3 [PEG 6000+1.8 mmol·L⁻¹Si (二氧化硅)] 分别降低了 50.31%, 35.94% 和 50.88%; 处理 4 [PEG 6000+5.4 mmol·L⁻¹Si] 分别降低了 43.69%, 44.77% 和 68.42%。同时, 过氧化氢酶活性显著上升, 与处理 2 (PEG 6000) 相比, 处理 3 上升 21.91%; 处理 4 上升 25.87%, 光合参数显著增强。干旱胁迫条件下施硅处理可以提高雷竹的抗旱性。图 4 表 1 参 26

关键词: 植物学; 硅; 雷竹; 干旱胁迫; 生理生化指标; 聚乙二醇

中图分类号: S718.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2013)06-0852-06

Silicon and drought resistance of *Phyllostachys violascens*

PAN Yue¹, RONG Jieqing¹, SHENG Weixing², GUI Renyi¹

(1. The Nurturing Station of the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. Forest Enterprise of Jiande City, Jiande 311600, Zhejiang, China)

Abstract: To clarify how silicon (Si) enhances resistance to drought stress, the effects of exogenous Si on physiological and biochemical characteristics, including soluble sugar content, proline (Pro) content, peroxidase (POD) activity, catalase (CAT) activity, and photosynthetic characteristics, of Lei bamboo (*Phyllostachys violascens*) were determined with drought stress induced by polyethylene glycol (PEG6000) in hydroponic conditions. Treatments were as follows: (1)Control, (2)PEG 6000, (3)PEG 6000 + 1.8 mmol·L⁻¹ Si, and (4)PEG 6000 + 5.4 mmol·L⁻¹ Si. Results showed that with drought stress, compared to the treatment 1, soluble sugar content increased to $487.89 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (59.00%) ($P<0.05$), proline content to $57.52 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (38.47%) ($P<0.05$), and POD activity of treatment 2 to $178.125 \text{nmol}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ (32.56%) ($P<0.05$), but CAT activity decreased to $56.11 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ (18.30%) ($P<0.05$), and leaf photosynthesis was inhibited. With treatment 3 compared to treatment 2, exogenous Si decreased soluble sugar content (50.31%) ($P<0.05$), proline content (35.94%) ($P<0.05$), and POD activity (50.88%) ($P<0.05$); and with treatment 4 compared to treatment 2, exogenous Si decreased soluble sugar content (43.69%) ($P<0.05$), proline content (44.77%) ($P<0.05$), and POD activity (68.42%) ($P<0.05$). However, treatment 3 with exogenous Si increased CAT activity 21.9% more than treatment 2 ($P<0.05$); and treatment 4 was 25.87% more than treatment 2 ($P<0.05$). Exogenous Si also enhanced leaf photosynthesis. This indicated that Si could increase drought re-

收稿日期: 2012-11-19; 修回日期: 2013-01-17

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05070303); 浙江省重点科技创新团队资助项目(2009R50030)

作者简介: 潘月, 从事竹林培育研究。E-mail: panyue611@126.com。通信作者: 桂仁意, 副教授, 博士, 从事竹林培育的研究。E-mail: gry@zafu.edu.cn

sistance of Lei bamboo. [Ch, 4 fig. 1 tab. 26 ref.]

Key words: botany; silicon; *Phyllostachys violascens*; drought stress; physiological and biochemical indexes; PEG 6000

硅元素作为土壤中含有第2位的元素,近年来在植物营养研究中日益受到重视^[1-2]。几乎所有的植物中都含有硅,硅在植物中含量依据植物的种类而异,水稻 *Oryza sativa* 中硅的含量是最多的,一般认为这与它的水生环境有关^[3]。硅对于植物生长有着很重要的作用。硅可以通过增加植株的硅质化,提高植株的光合作用;硅在植株表面形成硅质双层结构,有效地增加植株抗病和抗虫害能力;硅能提高植物对重金属铬、锰的忍耐力,如水稻^[4-5]。大量的实验研究已经充分证明:硅元素对水稻具有多种重要的生理作用,促进水稻根系生长,增强根系活力,改善通气组织和根部的氧化能力,增加水稻对水分和养分的吸收量,提高干物质积累,增加产量,促进植物的健壮生长^[6-8]。硅元素对植物的抗逆性有很好的作用^[9-10]。Eneji等^[11]在4种草类植物施硅后,降低干旱胁迫对植物的伤害和增加主要营养元素的吸收。在大麦 *Hordeum vulgare* 和黄瓜 *Cucumis sativus* 盐胁迫实验中发现,施硅后可以改善植物的水分状况,提高抗氧化的活性氧化防御体系,缓解活性氧的损伤^[12-13]。目前,硅素研究的重点集中于水稻、小麦 *Triticum aestivum* 等禾本科 Poaceae 粮食作物,对于竹类的研究缺少有针对性的或专门性的文献报道。本研究以水培条件下的雷竹 *Phyllostachys violascens* 苗为研究对象,研究以聚乙二醇(PEG 6000)模拟干旱胁迫的条件下,施硅处理对雷竹叶片的生理生化性状的影响,旨在揭示硅元素对水分胁迫下雷竹生理生化性状的调控机制,为雷竹抗旱栽培和田间条件下的施用提供理论依据。

1 试验材料与试验设计

1.1 试验材料

试验材料为3年生的雷竹苗。本实验采用水培的方法,在浙江农林大学智能温室中进行。选用的营养液为1/2Yoshida营养液。

1.2 试验设计

当雷竹苗在1/2Yoshida营养液中生长4周,生长状况良好时,选取生长一致的苗进行硅处理,共3个处理:0, 1.8 mmol·L⁻¹, 5.4 mmol·L⁻¹Si(以二氧化硅计算)。上述处理均采用硅酸钠为硅源(Na₂SiO₃·9H₂O)。硅处理2个月后进行干旱处理,共4个处理:对照(处理1),PEG 6000(处理2),PEG 6000+1.8 mmol·L⁻¹ Si(处理3),PEG 6000+5.4 mmol·L⁻¹ Si(处理4)。采用PEG 6000为渗透调节剂物质模拟干旱,最终质量浓度为15%,相当于-0.3 MPa(25℃)。营养液中不加硅者,通过在处理中添加磷酸氢二钠来平衡钠离子的影响,调节水培营养液的pH值至5.0,日温/夜温为(30±5)℃/(18±5)℃,光强为(1300±300) μmol·m⁻²·s⁻¹,湿度为60%~85%。10盆·处理⁻¹(有苗4株·盆⁻¹,均匀栽植于4个孔中)。每盆营养液保持体积一致,每天补充水培营养液中的水分,7d换1次营养液且交换水培盆的位置,以减小试验处理的边际效应。处理7d后测定各项生理生化指标。各指标均采用常规方法测定。

1.3 试验方法

可溶性糖测定参照赵世杰等^[14]的方法加以改进。游离脯氨酸测定参照高俊凤^[15]的方法。过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性测定参照邹琦^[16]的实验方法加以改进。采用GFS-3000光合作用测定仪测定净光合速率(P_n),大气二氧化碳摩尔分数(C_a),气孔导度(G_s),蒸腾速率(T_r),胞间二氧化碳摩尔分灵敏(C_i),水分利用效率(E_{wu})为 P_n/T_r 计算所得,气孔限制值(L_s)由 $(1-C_i/C_a)$ 计算所得。测定过程中光强为1300 μmol·m⁻²·s⁻¹,大气温度为(25.0±1.0)℃,大气二氧化碳变化范围为(430±10) μmol·m⁻²·s⁻¹,取完全展开的叶片进行测定。

2 结果与分析

2.1 施硅对雷竹叶片可溶性糖和游离脯氨酸质量分数的影响

可溶性糖和可溶性蛋白是植物体内普遍存在的一种渗透调节物质。由1图可知:在干旱处理后,不施硅的雷竹叶片可溶性糖显著增加($P<0.05$),高于对照59.00%,说明施硅处理可以有效地降低雷竹叶

片的可溶性糖,但不同施硅处理间没有差异。干旱胁迫下,不施硅雷竹叶片脯氨酸质量分数显著增加($P<0.05$)(图2),与对照相比增加量达到38.10%。施硅处理的脯氨酸质量分数降低,与不施硅处理相比达到显著水平($P<0.05$),但 $1.8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $5.4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的硅处理之间没有显著差异。

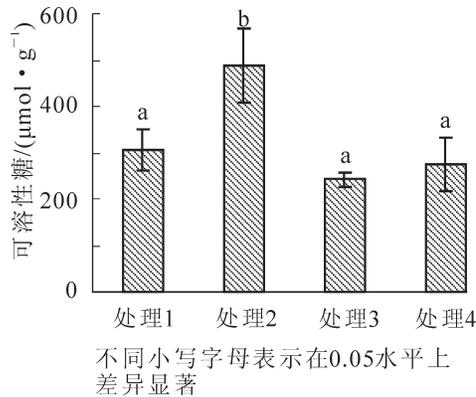


图1 硅对干旱胁迫下雷竹叶片可溶性糖的影响

Figure 1 Effects of Si on leaf soluble sugar content of Lei bamboo under drought stress

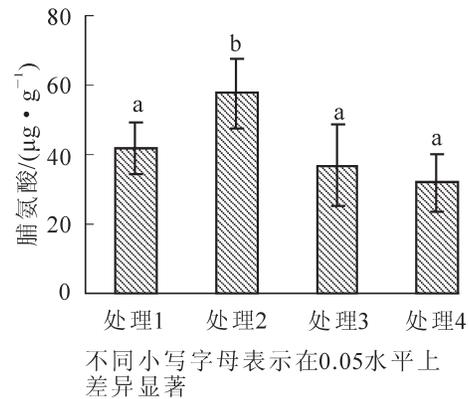


图2 硅对干旱胁迫下雷竹叶片脯氨酸的影响

Figure 2 Effects of Si on proline content of Lei bamboo under drought stress

2.2 施硅对雷竹叶片保护酶活性的影响

干旱处理对雷竹叶片保护酶活性有很大影响。PEG 6000处理后,不施硅雷竹叶片的过氧化物酶(POD)活性显著($P<0.05$)高于对照,而施硅处理则显著降低($P<0.05$)了过氧化物酶活性, $1.8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $5.4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的硅处理之间没有显著差异(图3)。干旱处理后,不施硅处理过氧化氢酶活性显著降低($P<0.05$),施硅处理使得过氧化氢酶(CAT)活性上升,且与干旱处理有显著性($P<0.05$)差异, $1.8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $5.4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的硅处理之间没有显著差异(图4)。表明施硅处理对雷竹叶片保护酶有显著作用。

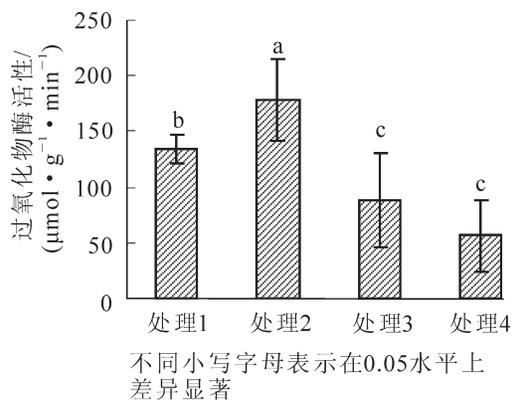


图3 硅对干旱胁迫下雷竹叶片过氧化物酶活性影响

Figure 3 Effects of Si on leaf POD activity of Lei bamboo under drought stress

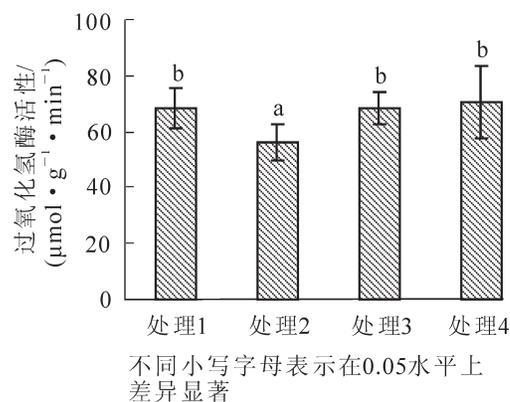


图4 硅对干旱胁迫下雷竹叶片过氧化氢酶活性影响

Figure 4 Effects of Si on leaf CAT activity of Lei bamboo under drought stress

2.3 施硅对雷竹光合作用的影响

干旱胁迫能显著影响雷竹叶片的光合作用。由表1可见:在干旱胁迫下,不施硅的雷竹叶片净光合速率(P_n),蒸腾速率(T_r),气孔导度(G_s),水分利用率(E_{wU})和气孔限制值(L_s)都有明显下降,且达到显著水平($P<0.05$),而胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)较对照有显著上升($P<0.05$)。加硅处理后, P_n , T_r , G_s , E_{wU} 和 L_s 都显著上升($P<0.05$), C_i 较不施硅处理有下降趋势。加硅处理能够有效的提高雷竹叶片的光合参数。

表 1 硅对干旱胁迫下雷竹光合作用的影响

Table 1 Effects of Si on leaf photosynthesis of Lei bamboo under drought stress

处理	净光合速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率/ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度/ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	水分利用率/ ($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	胞间 CO_2 摩尔分数/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	气孔限制值
处理 1(对照)	11.47 ± 0.53 d	1.41 ± 0.23 d	49.85 ± 9.67 c	8.29 ± 1.13 b	267.13 ± 6.01 b	0.26 ± 0.02 b
处理 2	1.59 ± 0.29 a	0.25 ± 0.05 a	6.36 ± 1.34 a	6.45 ± 0.88 a	354.55 ± 14.87 a	0.06 ± 0.04 a
处理 3	5.00 ± 0.83 b	0.41 ± 0.03 b	11.92 ± 1.05 b	12.03 ± 1.20 c	275.14 ± 2.42 b	0.27 ± 0.01 b
处理 4	8.80 ± 0.03 c	0.63 ± 0.13 c	16.55 ± 3.42 b	14.26 ± 1.44 d	283.34 ± 4.51 b	0.25 ± 0.01 b

说明: 表中数值系平均值±标准误; 同一列数据不同字母表示达到 5% 显著性水平差异。

3 讨论

干旱胁迫下生长受到抑制, 植物能够通过渗透调节来降低细胞的渗透势来适应外界环境。渗透物质的来源主要有 2 种: 一种是外界进入植物体内的无机离子, 如 K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} 等; 另 1 种是细胞内合成的有机溶剂, 如可溶性糖、游离脯氨酸等。朱维琴等^[17]实验结果表明, 不同水稻品种有机渗透调节物质经聚乙二醇(PEG 6000)模拟干旱胁迫处理后, 水稻叶片中的可溶性糖成倍增加, 较高的渗透调节物质能使叶片维持较高的膨压和一定的气孔导度。本试验中, 干旱处理后, 不施硅处理雷竹叶片可溶性糖大量积累, 以维持细胞水势, 但随着可溶性糖不断积累, 糖利用率下降, 且积累有机物质需要大量耗能, 从而反馈性地导致光合作用受到抑制。加硅处理后雷竹叶片可溶性糖显著降低($P < 0.05$), 可能是由于施硅的处理增加了硅在细胞壁的沉积, 增强了细胞膜的稳定性, 从而减轻了胁迫诱导的渗透调节的响应机制。这可能也是硅提高干旱胁迫条件下植物光合效率的机制之一。

游离脯氨酸质量分数的变化对干旱胁迫比较敏感, 是重要的渗透调节物质。本试验中可以看出, 干旱胁迫下, 不加硅的雷竹叶片游离脯氨酸质量分数显著上升($P < 0.05$), 有可能是雷竹体内 1 种或多种生理过程的影响, 提高抗旱性的一种表现。脯氨酸在干旱胁迫下积累具有一定的普遍性, 但目前对于干旱胁迫下, 游离脯氨酸的生理意义存在一定争议。有人认为游离脯氨酸是一种胁迫损害症状, 而不是一个抗性强弱的表征^[18-19]。周瑞莲等^[20]则认为干旱胁迫下脯氨酸的积累一方面是其渗透调节作用增强植物组织的抗脱水力; 另一方面, 脯氨酸的偶极性也保护了膜蛋白结构的完整性, 增强膜的柔韧性, 脯氨酸可能是一种有用的干旱伤害传感器。本试验中, 施硅雷竹叶片游离脯氨酸质量分数显著下降($P < 0.05$), 说明施硅处理能够缓解干旱胁迫对于雷竹的伤害, 但脯氨酸在雷竹干旱上的生理意义还需要再进一步选取不同的抗旱品种试验获得。

干旱胁迫通常会导致植物的膜质过氧化作用, 产生大量的自由基, 使得清除自由基的平衡打破, 植物体内会产生抗氧化系统的酶, 来降解产生的自由基。关于硅提高抗氧化系统酶活性已有许多相关报道^[21]。Gong 等^[22]的小麦盆栽试验表明, 硅提高了干旱胁迫下小麦的超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、抗坏血酸氧化酶和谷胱甘肽还原酶等的活性, 降低了膜质过氧化伤害。施硅处理能够提高雷竹叶片的过氧化氢酶活性, 然而过氧化物酶的活性却是下降的, 这可能与不同胁迫程度和时间有关系, 也可能与过氧化物酶本身的双重性有关系^[23]。

光合作用是作物生长的基础。通常认为: 干旱胁迫对于光合速率的影响主要有气孔限制和非气孔限制 2 个因素。前者是指水分胁迫使气孔关闭, 二氧化碳供应受阻, 表现为胞间二氧化碳摩尔分数降低; 后者是叶肉细胞光合磷酸化活力下降所致^[24]。Farqkey 等^[25]认为, 当胞间二氧化碳摩尔分数和气孔限制值同时增大时, 才可认为是气孔导度降低所引起的结论。本实验中, 干旱处理后, 细胞间隙二氧化碳摩尔分数上升, 而气孔限制值下降, 说明干旱胁迫引起雷竹光合速率下降的原因是非气孔限制。

Gong 等^[22]研究表明: 硅可以提高干旱胁迫下小麦的光合速率。也有相关报道显示, 加硅处理降低了干旱胁迫对小麦叶片叶绿体膜的损害程度, 相对地保持了干旱胁迫条件下小麦叶片叶绿体结构的完整性。Taiichiro 等^[26]在研究中采用 2 种不同干旱敏感程度的高粱 *Sorghum vulgare* 品种, 进行施硅处理。实验表明: 在干旱条件下, 不论品种施硅的高粱具有比较低的跟苗比, 表明硅有助于根系的生长来保证光

合速率和气孔导度在一个比较高的水平。根据白天的蒸发速率表明施硅的高粱能够从干旱的土壤中吸取大量的水分来保持比较高的气孔导度,所以硅对于提高高粱的抗旱性是有非常重要的作用的。本试验中,施硅处理后,光合生理指标较不施硅的干旱处理有显著提高,说明施处理对提高干旱胁迫下雷竹的光合作用有着显著($P < 0.05$)的作用。

4 结论

聚乙二醇(PEG 6000)模拟的雷竹干旱胁迫,抑制了雷竹的生理生化活性。外源硅的施加显著提高了干旱胁迫下雷竹叶片过氧化氢酶等酶活性,降低了干旱胁迫诱导的膜质过氧化作用对雷竹产生的伤害。缓解了干旱胁迫条件下雷竹叶片可溶性糖和脯氨酸的积累,提高光合效率,增强了雷竹的抗旱能力。

参考文献:

- [1] MA Jianfeng. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 2004, **50**(1): 11 – 18.
- [2] LIANG Yongchao, SUN Wanchun, ZHU Yongguan, *et al.* Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review [J]. *Environ Poll*, 2007, **147**: 422 – 428.
- [3] TANAKA A, PARK Y D. Significance of the absorption and distribution of silica in the growth of the rice plant [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 1966, **12**(5): 23 – 28.
- [4] 刘鸣达, 王丽丽, 李艳利. 镉胁迫下硅对水稻生物量及生理特性的影响[J]. 中国农学通报, 2010, **26**(13): 187 – 190.
LIU Mingda, WANG Lili, LI Yanli. Effect of Si on biomass and physiological characteristics of rice under Cd stress [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2010, **26**(13): 187 – 190.
- [5] 李萍. 硅提高水稻抗锰毒害的生理和分子机制[D]. 北京: 中国农业科学研究院, 2012.
LI Ping. *The Physiological and Molecular Mechanisms of Silicon-enhanced Resistance of Rice to High Manganese Stress*[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012.
- [6] 龚金龙, 胡雅杰, 龙厚元, 等. 不同时期施硅对超级稻产量和硅素吸收、利用效率的影响[J]. 中国农业科学, 2012, **45**(8): 1475 – 1488.
GONG Jinlong, HU Yajie, LONG Houyuan, *et al.* Effect of application of silicon at different periods on grain yield and silicon absorption, use efficiency in super rice [J]. *Sci Agric Sin*, 2012, **45**(8): 1475 – 1488.
- [7] 明东风, 袁红梅, 王玉海, 等. 水分胁迫下硅对水稻苗期根系生理生化性状的影响[J]. 中国农业科学, 2012, **45**(12): 2510 – 2519.
MING Dongfeng, YUAN Hongmei, WANG Yuhai, *et al.* Research on properties of silicon nutrition for rice[J]. *Sci J Agric Sin*, 2012, **45**(12): 2510 – 2519.
- [8] MA Jianfeng, YAMAJI N. Silicon uptake and accumulation in higher plants [J]. *TRENDS Plant Sci*, 2006, **11**(8): 392 – 397.
- [9] GONG H J, RANDALL D P, FLOWERS T J. Silicon deposition in the root reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings by reducing bypass flow [J]. *Plant, Cell Environ*, 2006, **29**: 1970 – 1979.
- [10] FAROOQ M, WAHID A, LEE D J, *et al.* Advances in drought resistance of rice [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2009, **28**: 199 – 217.
- [11] ENEJI A E, INANAGA S, MURANAKA S, *et al.* Growth and nutrient use in four grasses under drought stress as mediated by silicon fertilizers [J]. *J Plant Nutr*, 2008, **31**: 355 – 365.
- [12] LIANG Yongchao, QI Chen, QIAN Liu, *et al.* Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *J Plant Physiol*, 2003, **160**: 1157 – 1164.
- [13] ZHU Zhujun, WEI Guoqiang, LI Juan, *et al.* Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Plant Sci*, 2004, **167**: 527 – 533.
- [14] 赵世杰, 许长成, 邹琦, 等. 植物组织中丙二醛测定方法的改进[J]. 植物生理学通讯, 1994, **30**(3): 207 –

210.

ZHAO Shijie, XU Changcheng, ZOU Qi, *et al.* Improvements of method for measurement of malondialdehyde in plant tissues [J]. *Plant Physiol Commun*, 1994, **30**(3): 207 – 210.

- [15] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 西安: 世界图书出版社, 2000: 35 – 38.
- [16] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 78 – 82.
- [17] 朱维琴, 吴良欢, 陶勤南. 干旱逆境对不同品种水稻生长、渗透调节物质含量及保护酶活性的影响 [J]. 科技通报, 2006, **22**(2): 176 – 181.
- ZHU Weiqin, WU Lianghuan, TAO Qinnan. Growth and physiological adaption of different rice (*Oryza sativa* L.) varieties in response to drought stress[J]. *Bull Sci Technol*, 2006, **22**(2):176 – 181.
- [18] LUTTS S, KINET J M, BOUHARMONT J. Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice(*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance [J]. *Plant Growth Regul*, 1996, **19**: 207 – 218.
- [19] 刘娥娥, 宗会, 郭振飞, 等. 干旱、盐和低温胁迫对水稻幼苗脯氨酸含量的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, **8**(3): 235 – 238.
- LIU Ee, ZONG Hui, GUO Zhenfei, *et al.* Effects of drought, salt and chilling stresses on proline accumulation in shoot of rice seedlings [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2000, **8**(3): 235 – 238.
- [20] 周瑞莲, 王刚. 水分胁迫下豌豆保护酶活力变化及脯氨酸积累在其抗旱的作用[J]. 草业学报, 1997, **6**(4): 39 – 43.
- ZHOU Ruilian, WANG Gang. Water stress induced changes in protective enzyme activities and effects of proline enhancement on drought resistance in pea [J]. *Pratacul Sci*, 1997, **6**(4): 39 – 43.
- [21] GONG Haijun, ZHU Xueyi, CHEN Kunming, *et al.* Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought [J]. *Plant Sci*, 2005, **169**: 313 – 321.
- [22] GONG Haijun, CHEN Kunming, CHEN Guocang, *et al.* Effect of silicon on growth of wheat under drought[J]. *J Plant Nutr*, 2003, **26**(5): 1055 – 1063.
- [23] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 西北植物学报, 2005, **25**(2): 413 – 418.
- ZHAO Liying, DENG Xiping, SHAN Lun. The response mechanism of active oxygen species removing system to drought stress [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2005, **25**(2): 413 – 418.
- [24] 卢从明, 张其德, 匡廷云, 等. 水分胁迫抑制水稻光合作用的机理[J]. 作物学报, 1994, **20**(5): 601 – 606.
- LU Congming, ZHANG Qide, KUANG Tingyun, *et al.* The mechanism for the inhibition of photosynthesis in rice by water stress [J]. *Acta Agron Sin*, 1994, **20**(5): 601 – 606.
- [25] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, **33**: 317 – 345.
- [26] HATTORI T, INANAGA S, ARAKI H, *et al.* Application of silicon enhanced drought tolerance in *Sorghum bicolor* [J]. *Physiol Plant*, 2005, **123**: 459 – 466.