

# 小麦抗旱机制研究进展

吴同彦, 冯大领, 白志英, 杨学举, 刘霞, 郑永圃

(河北农业大学生命科技学院, 河北保定 071001)

**摘要:** 小麦是我国北方的主要粮食作物, 土壤干旱严重影响了小麦的生长发育。从小麦形态结构包括根系构型、结构及叶片形态, 生理机制包括光合作用、渗透调节、酶及蛋白含量, 分子生物学研究等方面较系统地综述了小麦抗旱机制的研究进展; 对今后的研究方向进行了展望。

**关键词:** 小麦; 抗旱; 形态结构; 生理机制; 分子生物学

**中图分类号:** S512 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2009)05-0097-04

在我国, 小麦种植面积和总产量仅次于水稻。随着经济的发展和人口的增长, 世界对小麦的需求量呈现日益增长的趋势, 而耕地面积却呈下降趋势<sup>[1,2]</sup>。我国又是一个水资源相对贫乏的国家, 是世界13个贫水国家之一, 人均占有量约为世界人均占有量的1/4<sup>[3]</sup>。土壤干旱是限制我国小麦生产的主要因素之一。近年来小麦抗旱性研究和旱地小麦育种已成为当今世界上的重点课题之一。从生产实践来看, 优良品种在粮食增产中的贡献居各项技术措施之首, 高达50%。选育和推广抗旱性强的小麦品种, 将是保证国家粮食安全, 促进小麦生产持续稳产发展的有效途径<sup>[4~7]</sup>。为更好地揭示小麦抗旱机制, 为其植物抗旱性的改良提供理论和实践支撑, 很多研究人员做了大量的工作。现对近年来小麦抗旱性在形态结构、生理机制及分子生物学等方面的研究综述如下。

## 1 抗旱性与形态结构

### 1.1 根系的构型

纵深发达的根系系统可使植物充分吸收贮存在土壤中的水分, 使植物度过干早期。根系构型是指根的类型、各级别根的几何尺寸及其在生长介质中的空间造型和动态分布。根系构型是植物根系生长和分支的综合表现, 也是遗传和环境互作的结果, 它决定了植物吸收运输水分、养分的能力。不少学者认为, 深根系是作物抗旱性的一个可以遗传的重要性状, 并已经被应用到抗旱育种中。另据报道, 小麦根的数量较少, 根总干重中等, 但根系较长的品种抗旱性较强<sup>[8~11]</sup>。苟作旺等研究表明, 在水分胁迫条件下, 分蘖力强, 次生根条数多, 叶面积较大的品种

抗旱性强、产量高<sup>[12]</sup>。

### 1.2 根系结构

根的内部结构与根系生长环境有很大的关系, 在干旱环境下会出现与干旱相适应的结构特点。

肖玲等<sup>[13]</sup>研究发现, 经历严重干旱的冬小麦, 返青一拔节期分布于耕层以内的密集根系都已枯黄萎缩, 其表皮细胞全部剥落, 皮层细胞也严重受损, 只有内部输导组织仍然健全, 表明上层根此时已丧失了吸收功能。而位于深层的根所处土层较为湿润, 外观为嫩白色, 根的表皮和皮层细胞健全。春季降水( $\geq 20$  mm)后, 上层已受损的根不能恢复其原有的表皮和皮层组织, 但能从分蘖节处产生新的次生根, 恢复其吸收功能。王敏等研究表明, 抗旱性强的品种表现为初生根直径大、皮层厚、中央大导管直径小<sup>[14]</sup>。朱云集等研究说明, 干旱处理和对照根成熟区皮层细胞呈侧斜状排列, 且排列紧密, 细胞间隙较小, 皮层内未见有气腔生成。在根成熟区, 干旱处理的细胞超微结构与对照相比未见异常, 各种细胞器健全, 且在胞内分布均匀<sup>[15]</sup>。

吴永成等报道, 水分穿过根组织进入木质部的流动阻力是限制植物水分吸收的一个瓶颈。根系组织成熟时最主要的特点是木质部导管分化。木质部导管直径较小, 对水流阻力较大。旱地小麦的生长依靠土壤储存水, 产量高低与开花后土壤中储存水含量密切相关。为了减少开花前土壤储存水的消耗, 根系保持较低的轴向传导速率是比较有利的。木质部导管直径可作为小麦抗旱品种的选择指标<sup>[10]</sup>。Richards等报道在两种不同的遗传背景下对雨养小麦初生根系木质部导管直径的选择育种使产量平均增加7%。小麦根系木质部导管直径遗传力

收稿日期: 2009-06-29

基金项目: 河北省重大科技攻关项目“冬小麦节水、优质、高产、抗病新品种选育与种质资源创新”(06220114-D-2)

作者简介: 吴同彦(1957-), 女, 本科, 高级实验师, 从事冬小麦新品种选育研究工作。E-mail: wutongyan@hebau.edu.cn。

通讯作者: 杨学举(1962-), 男, 博士, 研究员, 博士生导师, 从事冬小麦新品种选育和种质资源研究工作。

比初生根数目遗传力高,在不同群体中进行的选择效果明显<sup>[16]</sup>。

### 1.3 叶片形态结构

作为同化和蒸腾器官的叶片,在长期干旱胁迫下,叶片的形态结构发生变化。其形态结构的改变与植物的抗旱性有密切的关系。育种实践认为,叶片窄长,叶色淡绿,厚度较薄,叶脉较密,叶姿平伸或下披,有蜡质,干旱情况下叶片萎蔫较轻的品种比较抗旱。试验证明,在气候干旱的地方,叶片下披的小麦品种产量往往高过叶片直立的品种<sup>[17]</sup>。另有研究者认为,既抗旱又高产的小麦应该是叶片较大,叶色深绿,叶姿具有动态变化功能的叶片(苗期匍匐,拔节期直立,抽穗后逐渐由直立转为下垂贴茎)可能是理想的抗旱类型<sup>[11]</sup>。叶片表皮外壁有发达的角质层,角质层减少水分向大气散失,是植物水分蒸发的屏障。厚的角质层可提高植物的能量反射与降低蒸腾,从而增强植物的抗旱性<sup>[18]</sup>。具有表皮毛,可保护植物避免强光照射,减少蒸腾<sup>[8]</sup>。

## 2 抗旱性的生理机制研究

### 2.1 光合作用

水分胁迫通过抑制叶片伸张,影响叶绿体光化学特性及生化途径,使光合作用受到抑制。大量资料表明,干旱胁迫下小麦的光合强度下降,而抗旱性较强的品种能维持相对较高的光合速率或净光合生产率。另外,小麦同株不同部位的叶片光合速率对水分胁迫的反应不同,上部叶片的光合速率( $P_n$ )受影响较小,而且灌浆期轻度干旱还能促进小麦叶片的光合作用,轻度及中度干旱还能促进穗子的光合作用。可见,光合作用强度可以作为评价小麦抗旱性的一个重要生理学参数<sup>[11]</sup>。

苟作旺通过旗叶光合速率、叶绿素含量测定,表明了小麦缺水早衰引起的光合速率变缓,叶绿素含量下降导致产量降低的内在机制,选择抗旱品种可减少干旱带来的不利影响,因此,在水分胁迫条件下,抗旱系数高的品种旗叶光合速率高,叶绿素含量下降慢<sup>[12]</sup>。张娟等报道,水分胁迫通过抑制叶片伸展,影响叶绿体光化、生化活性以及电子传递等途径,使光合作用受抑制<sup>[19]</sup>。卢从明等采用自然干旱方法使水稻受到不同程度干旱胁迫,发现轻度干旱胁迫对叶片光合电子传递速度影响较小,而在干旱胁迫下,光合电子传递活力受到明显抑制,而环式与非环式光合磷酸化活性受抑制程度更大<sup>[20]</sup>。

### 2.2 渗透调节

渗透调节是植物低水势状态抗旱的一种重要方

式,是主动增加细胞溶质及含量的过程,在维护细胞膨压、保持气孔开放、保证光合作用正常进行、延长卷叶等方面具有重要作用<sup>[21]</sup>。

李德全等研究发现,小麦最终产量相对值与渗透调节能力相关分析达极显著水平,叶片渗透调节能力的大小与其抗旱性强弱一致<sup>[22]</sup>。渗透调节能力强的小麦品种可以在干旱条件下维持较高的光合速率、光系统和 RuBP 羧化酶活性<sup>[23,24]</sup>。抗旱性强的渗透能力要高于抗旱性弱的品种,而且渗透调节能力强的品种叶绿素的超微结构解体较慢<sup>[25,26]</sup>。随着小麦开花期土壤含水量的降低,叶片与根系的饱和和渗透势同步下降,表现出叶片与根系对水分胁迫反应的一致性,但根系渗透调节低于叶片<sup>[27]</sup>。刘桂茹等对水分胁迫下小麦叶片渗透调节能力与品种抗旱性的关系研究表明,小麦叶片渗透调节能力与品种的抗旱指数呈正相关关系。可以作为筛选小麦抗旱、高产品种的指标<sup>[21]</sup>。总之,渗透调节是小麦适应干旱胁迫的主要机制之一,在小麦抗旱育种中起着很重要的作用。干旱条件下,植株体内合成和积累大量有机和无机物质,以提高植株的渗透调节能力<sup>[6]</sup>。

甜菜碱是植物体内无毒的渗透调节物质之一,甜菜碱与植物的抗逆性关系密切,在水分胁迫下,植物叶片内甜菜碱逐步积累,不仅可以提高细胞的渗透调节能力,稳定细胞内大分子蛋白质与生物膜的结构和功能,还保护细胞内许多重要的代谢活动所需酶活性,维持光合作用,它的积累水平与植物胁迫能力成正比<sup>[28~30]</sup>。研究表明,甜菜碱含量高,最大含量值出现较晚的小麦,幼苗抗旱能力较强<sup>[11]</sup>。

### 2.3 酶及蛋白含量

干旱胁迫还会导致酶系统发生紊乱,水解酶类活性增强,蛋白质合成受阻,水解加剧,蛋白质含量下降<sup>[31]</sup>。白志英等研究表明:在干旱胁迫下,小麦叶片脯氨酸含量增加,可溶性蛋白质含量下降,而叶片游离脯氨酸的积累与可溶性蛋白质含量的下降无显著相关性<sup>[31]</sup>。另据报道,抗旱性强的品种水势高,过氧化氢酶活性随土壤含水量的增加而增加。旱地品种的过氧化氢酶、可溶性糖含量与田麦(是指前茬为水稻,在小麦全生育期均可灌水和施肥,品种一般选用春性品种)品种的差异不明显,不能用来区别品种的水旱性<sup>[32]</sup>。

## 3 抗旱分子生物学研究

目前应用于作物抗旱相关基因发掘主要有以下几种方法:(1)通过对遗传群体(重组自交系, DH

群体等)进行遗传分析 QTL 定位,构建导入系群体进行 QTL 精细定位,获得抗旱基因;(2) 通过突变体抗旱筛选获得抗旱突变植株和抗旱基因;(3) 通过干旱条件环境下的转录谱分析获得与抗旱相关的上调、下调基因;(4) 深入研究植物抗旱基因的功能及表达特性;(5) 加强对抗旱二级性状(根系性状、生理性状等)的遗传研究,获得相关基因<sup>[11]</sup>。

近年来随着分子生物技术不断完善,分子标记技术给小麦抗旱育种也注入了新的生机。TanKsLeY 等<sup>[33]</sup>指出,通过对抗旱相关性状基因的分子标记,可以把复杂的数量性状分解成简单的质量性状来研究。MAS 是通过利用与目标性状紧密连锁的 DNA 分子标记对目标性状进行间接选择的现代育种技术,可使育种家无需测定表型就能追踪调控抗旱性状的遗传位点,可免去多年多点的大量田间测试工作,提高选择效率。Quarrie 等<sup>[34]</sup>利用同功酶和 RFLP 分子标记,在小麦 5A 染色体上定位了 3 个 ABA 反应位点。Nelson 等通过 RFLP 作图对小麦的 ABA 的作用基因进行分析,发现了异质的 ABA 作用位点 BS128<sup>[11]</sup>。景蕊莲等利用 SSR 标记分析我国小麦抗旱种质及其衍生品种的等位变异,发现位于 LBL 的 X<sub>psp</sub>3100、3BL 的 X<sub>gwm</sub>108 可能与抗旱相关基因连锁,4BL 上 3 个连锁位点 X<sub>gwm</sub>251、X<sub>gwm</sub>375、X<sub>gwm</sub>538 区域可能具有抗旱、耐瘠相关基因<sup>[35,36]</sup>。杨凯等采用一些重要的遗传材料,对提高小麦抗旱性和产量有很重要的作用。如粗山羊草细胞质能增加抗旱能力和影响叶片细胞蛋白质的表达,选育具有优良细胞质效应的核质杂种小麦是改良小麦抗逆性的有效方法之一<sup>[37]</sup>。已有研究表明,小麦 TaPK7 基因参与对高渗、高盐、低温等多种胁迫和 ABA 处理的应答反应,但在不同胁迫或处理下的表达模式不同,TaPK7 对四种非生物胁迫的敏感性次序为:高盐>高渗>低温>ABA<sup>[38]</sup>。最近,为通过基因的功能进一步了解植物的抗旱机制,张瑞越等人<sup>[39]</sup>克隆了一个新的小麦与水分胁迫相关的基因,推测 W89 的 SAM 结合基序可能与其它蛋白或转录因子相互作用调控植物胁迫基因的表达。

目前,小麦抗旱的分子标记尚未和育种实践紧密结合,随着基因组学方法的不断成熟和运用,人们对小麦的抗旱分子生物学研究也会不断深入和拓展。目前,对小麦分子基础的了解和认识仍不全面,由于麦类作物和其它作物如水稻存在共线性,同时,小麦 EST 数据库的快速发展为抗旱研究提供更多的基因表达信息,将为小麦的抗旱基因工程育种提供良好的分子基础和手段。

## 4 展 望

干旱是小麦生产的主要限制因素之一,如何更好地揭示小麦抗旱机制,为其抗旱性的改良积累理论和实践支撑,尚需要研究人员进行大量的工作。在小麦抗旱的形态结构和生理机制研究方面,前期的研究重点是干旱条件下或者抗旱性品种根系结构特点和生理特性的研究,那么下一步采取何种栽培措施可以改善小麦根系结构、提高生理机制并最终增强其抗旱性就是今后研究的重点;在分子生物学研究方面,通过基因工程手段改良植物的抗旱性有着广阔的应用前景,小麦的抗旱性是由多基因控制,随着对植物抗旱分子机理认识的不断深入,目前研究中存在的各种问题也将会逐步减少,抗旱分子育种的目的性将会更加明确。因此,采用常规育种与遗传工程相结合的方法培育抗旱高产小麦新品种,将是促进小麦持续稳产的重要途径。

## 参 考 文 献:

- [1] 翟得昌,王树杰,杨清岭,等.超级小麦育种的探讨[J].大麦与谷类科学,2006,(2):1-3.
- [2] 方正,刘维正,于雪方,等.超级小麦育种的探讨[J].山东农业科学,2004,(3):27-29.
- [3] 姜文来.中国 21 世纪水资源安全对策研究[J].水科学进展,2005,(5):23-26.
- [4] 单长卷,田雪亮,吴雪平.小麦根系抗旱适应性研究进展[J].安徽农业科学,2006,34(3):419-420,425.
- [5] 冀天会,张灿军,谢惠民,等.小麦品种抗旱性鉴定产量指标的比较研究[J].中国农学通报,2006,22(1):103-106.
- [6] 倪胜利,张国宏,李兴茂.旱地小麦育种的研究机理与进展[J].现代农业科技,2007,24:102-105.
- [7] 张正斌,崔玉亭,陈兆波,等.旱地农业研究中“三大观念”的转变[J].中国农业科技导报,2003,6(4):42-47.
- [8] 张彤,齐麟.植物抗旱机理研究进展[J].湖北农业科学,2005,(4):107-110.
- [9] Lynch J P. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiol, 1995, 109: 7-13.
- [10] 吴永成,周顺利,王志敏.小麦与抗旱性有关的根系遗传改良研究进展[J].麦类作物学报,2004,24(3):101-104.
- [11] 张跃强,樊哲儒,卫延军,等.小麦抗旱节水研究进展[J].新疆农业科学,2007,44(S3):36-43.
- [12] 苟作旺,杨文雄,刘效华.水分胁迫下旱地小麦品种形态及生理特性研究[J].农业现代化研究,2008,29(4):503-505.
- [13] 肖玲,赵先贵.干旱条件下小麦根系的形态解剖学研究[J].西北植物学报,1995,15(2):117-119.
- [14] 王敏,姚维传,张从宇,等.小麦抗旱性的形态性状及初生根解剖结构研究[J].种子,2002,(6):14-15,25.
- [15] 朱云集,马占元,王晨阳,等.土壤水分逆境对冬小麦根系某些形态解剖结构及超微结构的影响[J].河南农业大学学报,1994,28(3):224-229.

- [16] Richards R A, Parssioura J B. A breeding programme to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rained environments[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1989, 40: 943—950.
- [17] Lupton F G H. 小麦育种的理论基础[M]. 北京:北京农业大学出版社, 1988: 346—347.
- [18] 杨静慧, 杨焕庭. 苹果树植物叶片角质层厚度与植物抗旱性[J]. *天津农学院学报*, 1996, 3(3): 27—28.
- [19] 张 娟, 谢惠民, 张正斌, 等. 小麦抗旱节水生理遗传育种研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 2005, 23(3): 231—238.
- [20] 卢从明, 张其德, 王 忠, 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.
- [21] 刘桂茹, 陈秀珍, 段文倩. 水分胁迫下小麦叶片渗透调节能力与抗旱性的关系[J]. *河北农业大学学报*, 2002, 25(2): 1—3.
- [22] 李德全, 邹 奇, 程炳蒿. 冬麦叶片的渗透调节能力与产量及抗旱性的关系[J]. *植物学通报*, 1996, 13(增刊): 46—50.
- [23] 上官周平, 陈培元. 小麦叶片光合作用与其渗透调节能力的关系[J]. *植物生理学报*, 1990, 16(4): 347—354.
- [24] 薛青武, 陈培元. 渗透调节对小麦光合作用日变化的影响[J]. *华北农学报*, 1990, (12): 38—43.
- [25] 武玉叶, 李德全, 赵世杰, 等. 土壤水分胁迫下小麦叶片渗透调节与光合作用[J]. *作物学报*, 1999, 25(6): 752—758.
- [26] 武玉叶, 李德全. 土壤水分胁迫对冬小麦叶片渗透调节及叶绿素超微结构的影响[J]. *华北农学报*, 2001, 16(2): 87—93.
- [27] 王 玮, 李春香, 李德全, 等. 土壤缓慢脱水对开花期小麦根系及叶片渗透调节及渗透调节物质的影响[J]. *植物学通报*, 2001, 18(2): 221—225.
- [28] 梁 峥, 骆爱玲, 赵 源, 等. 干旱和盐胁迫诱导甜菜叶中的甜菜碱醛脱氢酶的积累[J]. *植物生理学报*, 1996, 22(2): 161—164.
- [29] 杜 栋, 王有年, 于继洲, 等. 水分胁迫下外源甜菜碱对桃叶片光合作用的影响[J]. *北京农学院学报*, 2004, (4): 1—4.
- [30] 李 莹, 张利民. 植物甜菜碱及甜菜碱合成酶研究进展[J]. *杂粮作物*, 2006, 26(3): 191—193.
- [31] 白志英, 李存东, 刘 渊. 干旱胁迫下小麦叶片脯氨酸和蛋白质含量变化与染色体的关系[J]. *植物遗传资源学报*, 2007, 8(3): 325—330.
- [32] 程加省, 于亚雄, 杨金华, 等. 旱地小麦品种抗旱性的生理生化指标分析及评价[J]. *大麦与谷类科学*, 2007, (3): 30—32.
- [33] Tksley S D, N D Young, A H Paterson, et al. RFLP mapping in plant breeding: new tools for an old science[J]. *Bio/Technology*, 1989, 7: 257—264.
- [34] Quarrie S A, V Lazic-Jancic, D Kovacevic, et al. Bulk segregant analysis with molecular markers and its use for improving drought resistance in maize[J]. *J Exp Bot*, 1999, 50: 1299—1306.
- [35] 景蕊莲, 昌小平. 小麦抗旱种质资源的遗传多样性[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(3): 40—41.
- [36] 高 宁, 景蕊莲, 陈耀锋, 等. 作物抗旱相关分子标记及其辅助选择的研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2003, 4(3): 274—278.
- [37] 杨 凯, 朱志华, 昌小平. 粗山羊草的细胞质对小麦抗旱性的影响[J]. *作物学报*, 1997, 23(1): 50—55.
- [38] 张洪映, 毛新国, 景蕊莲, 等. 小麦 TaPK7 基因的克隆及其在多种胁迫条件下的表达分析[J]. *麦类作物学报*, 2008, 28(2): 177—182.
- [39] 张瑞越, 徐兆师, 李连城, 等. 一个新的小麦非生物胁迫诱导基因的克隆及表达特性[J]. *中国农业科学*, 2007, 40(5): 875—881.

## Advances of research on drought-resistant mechanism of wheat

WU Tong-yan, FENG Da-ling, BAI Zhi-ying, YANG Xue-ju, LIU Xia, ZHENG Yong-pu

(College of Life Science, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001, China)

**Abstract:** Wheat is one of the main grain crops not only in China but also in the world. Soil drought has affected seriously the growth and development of wheat. Advances of research on drought resistance of wheat is reviewed according to several factors, including morphological structure, physiological mechanism and molecular biological technique. It provides a theoretical basis for breeding high yielding and drought-resistant varieties.

**Keywords:** wheat; drought resistance; morphological structure; physiological mechanism; molecular biological technique