

4 种非生物胁迫下小麦幼苗表型及可溶性蛋白含量的变化

王晓宇,张艳娥,张林生

(西北农林科技大学生命科学学院,旱区作物逆境生物学国家重点实验室,陕西 杨凌 712100)

摘 要: 对小麦幼苗分别进行低温(4℃)、高温(42℃)、高盐(800 mM NaCl)及干旱(20% PEG)4 种非生物胁迫,从麦苗生长表型及其根、茎、叶片总可溶性蛋白含量的变化方面分析不同胁迫对小麦幼苗生长及生理变化的影响。结果表明:经过 4 种胁迫处理后,小麦幼苗生长均处于不同程度的抑制状态,高温、高盐和干旱胁迫下植株干枯明显,低温下植株明显较对照矮小;高温胁迫后幼苗根长仅 5 cm 左右,比正常植株短 8~9 cm,高盐、干旱及低温条件下植株根长比正常植株短 4.83 cm;4 种胁迫下叶片长度也明显小于正常植株。胁迫直接导致了小麦根、茎和叶中可溶性蛋白含量不同程度的增加,根中总蛋白含量较茎和叶中低,根对胁迫也最为敏感,高温胁迫 12 h 后,根中总蛋白含量达到最大 3.92 $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$,高温胁迫 24 h 后,茎中总蛋白含量接近 15 $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$,而叶片中总蛋白的含量却保持 72 h 持续增长的状态。

关键词: 小麦幼苗;非生物胁迫;表型;可溶性蛋白;抗逆生理

中图分类号: S512.1; Q945.78 **文献标志码:** A

Changes of phenotype and soluble protein content in wheat seedlings under four kinds of abiotic stress

WANG Xiao-yu, ZHANG Yan-e, ZHANG Lin-sheng

(College of Life Sciences/State Key Laboratory of Crop Stress Biology for Arid Areas, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The changes in phenotype and total soluble protein content were determined of roots, stems and leaves of wheat seedlings by exposing to different abiotic stresses, such as low temperature (4℃), high temperature (42℃), high salinity (800 mM NaCl) and drought (20% PEG). Stresses caused inhibition in growth at different extent. Desiccation of plants occurred due to high temperature, high salinity and drought whereas low temperature resulted undersized individuals. The average length of root was about 5 cm which was 8~9 cm shorter than the wild type under high temperature. On the contrary, it is 6 cm shorter when treated with low temperature, high salinity and drought. Moreover, the total soluble protein content of experimental parts increased due to stresses. According to results, root was sensitive to stresses and it had much lower protein content than stems and leaves. The protein content of root, stem reached 3.918 $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ and 15 $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ for high temperature at 12 h and 24 h, respectively, while in leaves it kept increasing till 72 h.

Keywords: wheat seedling; abiotic stress; phenotype; soluble protein; stress-resistance physiology

非生物胁迫对植物最直观的影响是引起一系列生物学特征的变化,外部形态表现为生长缓慢,植株弱小,抵抗力差,组织结构受损等特征,严重时直接导致植株死亡。不同种类的非生物胁迫对植物的影响也各不相同。例如,在缺水环境,植株通常会出现个体萎蔫,茎短小,根毛发达,叶片下垂、卷曲,叶片数量减少、叶面积缩小,叶片厚度增加等特征^[1]。通过对不同品种马铃薯植株研究发现,水分胁迫下,马

收稿日期:2016-09-09 修回日期:2016-11-01

基金项目:旱区作物逆境生物学国家重点实验室资助课题(CSBA2015007);高等学校博士学科点专项科研基金资助课题(20120204110033)

作者简介:王晓宇(1987—),女,山东烟台人,博士研究生,主要从事植物逆境胁迫相关蛋白功能研究。E-mail: wangxiaoyukt69@163.com。

通信作者:张林生(1958—),男,教授,主要从事植物逆境胁迫下的生理生化代谢机理研究。E-mail: linszhang@nwsuaf.edu.cn。

铃薯叶片结构发生明显的改变,叶片厚度增加、海绵组织和栅栏组织中细胞排列混乱,且不同品种间变化程度存在差异^[2]。温度胁迫是植物比较容易遭受的非生物胁迫,自然界温度的变化常常超出植物最适生长温度范围,使植物的生长发育受到阻滞。在对苗期的玉米进行低温处理后,发现低温胁迫能够抑制玉米叶面积的增长速率,并且植株表现出营养生长阶段延长,生殖生长阶段缩短,最终导致玉米产量下降^[3]。对于短梗大参,在 30℃ 和 35℃ 高温胁迫下,其生长表型并未有明显变化,但在经历了 40℃ 的高温胁迫后,其叶片气孔密度增大,气孔器面积以及气孔长宽指数减少,栅栏组织和海绵组织排列呈无规律状态^[4]。同样,盐胁迫对植物来说也是一种致命的伤害。研究发现,草坪草在长期的盐胁迫下其叶重、枝条干重和枝条的长度被显著抑制^[5]。

非生物胁迫下,植物体内的蛋白质合成也会受到不同程度的影响,由于水解酶的活性增强,导致部分蛋白质降解,可溶性的氮含量增加,此外,非生物胁迫还能够诱导一些逆境相关蛋白表达,发挥调控作用,增强植物体的抗逆能力。根据非生物逆境诱导蛋白的功能,可将其分为两类:一是在非生物胁迫下发挥信号传导和基因表达调控作用的调节蛋白,如一些信号因子、蛋白激酶、磷脂酶、G 蛋白及钙调素等;另一类是功能蛋白,包括渗透蛋白、LEA 蛋白和代谢酶类等,这些蛋白在细胞内直接发挥作用。在缺水条件下,植物体会合成一类新蛋白质,称为干旱诱导蛋白。干旱诱导蛋白在植物适应逆境过程中发挥作用,可以提高植物对干旱胁迫的耐受能力^[6-7]。在温度胁迫下,植物体内可诱导产生与温度适应直接或间接相关蛋白,如热激蛋白和冷冻蛋白等。在盐胁迫下也会产生一些新的抗盐相关蛋白,如渗透素等^[8]。

非生物胁迫可对植物体造成极大的伤害,而植物在进化过程中也形成了一系列复杂的抗逆生理生化反应来抵御逆境胁迫对其造成的不良影响。小麦在我国大范围种植,且其种植区域大多分布在干旱及半干旱地区^[9]。小麦在自然环境中的生长不仅受到本身遗传物质的调控,还受到诸多环境因素影响,如温度、干旱、高盐和重金属等,这些非生物胁迫因子严重限制小麦的生长发育并造成其产量下降。因此,了解不同类型的胁迫对小麦幼苗生长的影响,提高小麦的自身抗旱、抗低温与盐渍耐受能力,以及合理评估并正确应对胁迫造成的损伤,对减少生产损失和提高小麦产量和品质具有重要的现实意义。本

试验从小麦表型特征以及根、茎和叶片不同组织中总可溶性蛋白含量的变化方面,对小麦在干旱、高盐、高温以及低温胁迫下的响应进行了研究。

1 材料与方法

1.1 材料

供试小麦品种为“郑引 1 号”,选取成熟饱满的郑引 1 号小麦种子,蒸馏水冲洗干净后用 75% (v/v) 的乙醇消毒处理 3 min,再用蒸馏水将残留于种子上的乙醇冲洗干净,置于烧杯中加入半杯蒸馏水浸泡 8 h。在 120 mm 的玻璃培养皿中平铺大小合适的双层滤纸,用蒸馏水将滤纸润湿,把浸泡后露白的小麦种子整齐摆放于滤纸上,置于光照/黑暗:16 h/8 h, 28℃ 的条件下进行培养,每天用蒸馏水保证滤纸湿润即可。

1.2 胁迫处理

将正常条件下预培养至两叶期的小麦幼苗,进行胁迫处理。干旱胁迫采用 20% 聚乙二醇 6000 (PEG 6000) 对小麦幼苗进行渗透胁迫处理;高盐胁迫是用 500 mM NaCl 溶液处理麦苗;温度胁迫是将麦苗分别置于高温(42℃)和低温(4℃)环境培养,但保证水分供给正常。本试验以未经任何胁迫的同龄麦苗作为对照。以上所有处理下的麦苗都保证正常光照,光照/黑暗:16 h/8 h, 200 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强。

1.3 小麦根长及叶长测定

分别取干旱、温度及盐胁迫处理 72 h 后的小麦幼苗的根及叶,观察长势情况,用直尺测量其长度,每种胁迫处理下,测定 20 株小麦幼苗的主根及最长叶片长度,计算平均值。三次实验重复,以未经任何胁迫的同龄麦苗作为对照。

1.4 小麦根、茎、叶中可溶性蛋白含量测定

采用 Bradford 法测定小麦根、茎和叶中可溶性蛋白质的含量。

1.4.1 小麦根、茎和叶中可溶性蛋白提取 称取对照及温度、干旱、盐胁迫处理 72 h 后的小麦叶片 0.3 g,放入液氮中迅速研磨成粉末,转至 5 mL 离心管中,加入 1.5 mL 蛋白提取液(按蛋白提取液与样品的体积质量比为 5 $\mu\text{L}\cdot\text{mg}^{-1}$),涡旋 2 min, 4℃, 10 000 rpm 离心 15 min,取上清液于另一离心管中,加入 3 倍体积预冷的丙酮, - 20℃ 沉淀 30 min, 4℃, 10 000 rpm 离心 15 min,弃上清液,用丙酮冲洗沉淀 3 次,真空干燥蛋白,加入 pH 6.8 的 Tris - HCl 缓冲液溶解提取获得的蛋白,缓冲液与样品体积质量比为 1 $\mu\text{L}\cdot\text{mg}^{-1}$,沸水浴 5 min, 4℃, 10 000 rpm 离心 5

min, 取上清液冻存于 -20℃, 备用。

1.4.2 蛋白含量的测定 取待测蛋白样品 15 μL 于试管中, 用蒸馏水补充至 200 μL 体系, 加入 2 mL 考马斯亮蓝 G-250 溶液, 混匀后室温静置 5 min, 在 595 nm 的吸收光下测定吸光值(OD₅₉₅)。用不含样品的考马斯亮蓝 G-250 溶液作对照调零。

1.5 数据处理

本研究中获得数据使用 GraphPad Prism 5.0 版(美国)与 *t* 检验和方差分析进行处理。

2 结果与分析

2.1 不同非生物胁迫下小麦表型变化

非生物胁迫是由过度或不足的物理或化学条件引发的对植物生长、发育或繁殖和生产的不利影响, 可以引起植物从调控基因表达和细胞代谢到生长速率和产量等的一系列变化^[10]。为了能够更直观地展示出非生物胁迫对小麦幼苗生长的影响, 本试验对经过不同胁迫处理的相同生长时期的小麦幼苗进行了表型的对比和根、叶片长度的测量。

植物的生长发育需要一定的温度条件, 当环境温度超出了它们的适应范围, 就对植物构成胁迫, 温度胁迫持续一段时间, 就可能对植物造成不同程度的损害^[11]。通过对两叶一心时期郑引 1 号小麦幼苗分别进行高温(42℃)和低温(4℃)胁迫, 观察温度胁迫后小麦表型的变化。在经历低温(4℃)胁迫 72 h 后, 小麦株高明显低于正常条件下生长的植株, 但叶片饱满挺拔, 颜色正常(图 1A)。但经过 42℃ 高温处理后的小麦植株, 表现出叶片干枯萎蔫、杂乱不挺拔的现象(图 1B)。

对小麦幼苗进行 20% PEG 模拟干旱胁迫和 800 mM NaCl 盐胁迫。如图 1C、1D 所示, 我们发现在干旱和高盐胁迫处理下, 小麦叶片长势均明显弱于正常条件下生长的植株。干旱胁迫后, 小麦幼苗叶片生长受阻, 叶片上半部分明显干枯发黄(图 1C)。高盐胁迫处理后的小麦植株也出现了类似的表型, 但相较于干旱胁迫植株, 其叶片干枯发黄的程度更加严重, 部分叶片出现焦脆现象(图 1D)。

2.2 不同非生物胁迫下小麦根和叶片长度的变化

如图 2 所示, 在 4 种胁迫处理下, 小麦根长及叶片长度都受到不同程度的影响。42℃ 高温胁迫对小麦根的生长起到了明显的抑制作用(图 2A), 而低温(4℃)、干旱(20% PEG)及盐胁迫(800 mM NaCl)对根长的抑制程度均低于高温处理, 经低温、干旱及盐胁迫处理后的小麦根长相近(图 2B, 2C, 2D)。结果

表明, 正常条件下生长至两叶一心时期的小麦幼苗根长可达到 13~14 cm, 但高温胁迫后的小麦根长仅平均 4.3 cm, 经低温、干旱及盐胁迫处理后的小麦根长分别平均达 9、9.1 cm 和 9.3 cm, 虽然明显长于高温胁迫下小麦植株的根长度, 但与正常生长小麦幼根相比, 仍有较大差异(图 2E)。

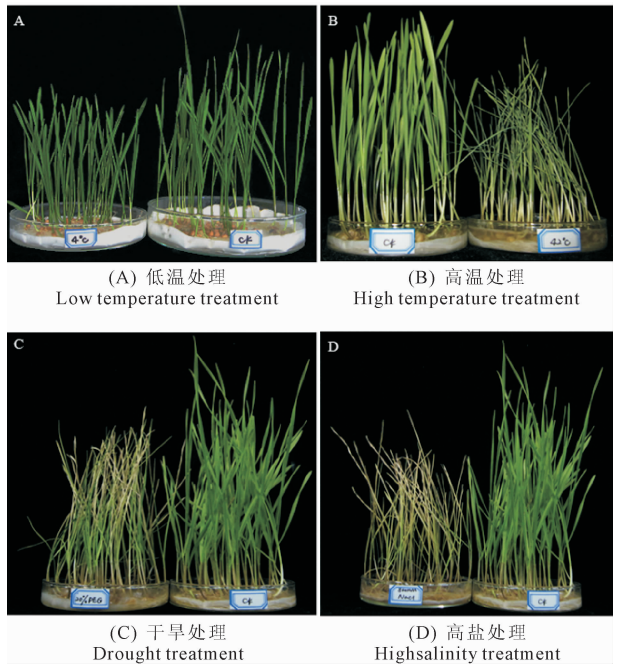
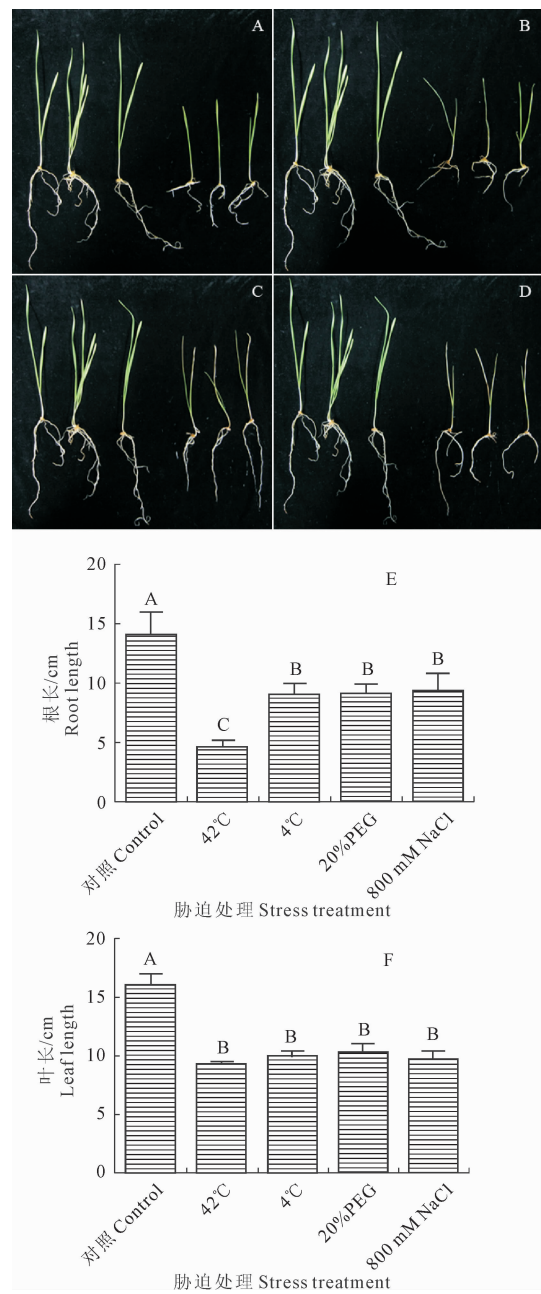


图 1 小麦幼苗在温度、干旱和盐胁迫下的生长表型
Fig.1 Growth phenotype of wheat seedlings under temperature, drought and salt stresses

在非生物胁迫的生长条件下, 植物叶片的生长也同样会受到抑制, 但与根长受抑制情况不同, 高温(42℃)、低温(4℃)、干旱(20% PEG)以及盐胁迫(800 mM NaCl)对小麦幼苗叶片长度的抑制程度基本一致, 其长度范围在 9~10 cm, 比正常生长小麦植株叶片长度短约 6 cm。

2.3 不同非生物胁迫下小麦根、茎、叶中可溶性蛋白含量的变化

非生物胁迫条件下, 许多逆境响应蛋白参与植物抗逆生理生化过程的调控对植物的保护起到了至关重要的作用。其中研究较多的有蛋白激酶、水通道蛋白、胚胎发育晚期丰富蛋白、热休克蛋白、解毒酶类、渗透调节合酶以及相应转录因子等^[12]。这些逆境响应蛋白中的绝大部分都是可溶性蛋白^[13]。本试验以正常条件生长的小麦幼苗作为对照, 测定对照组及高温(42℃)、低温(4℃)、干旱(20% PEG)以及盐胁迫(800 mM NaCl)处理下小麦根、茎和叶中的可溶性蛋白含量, 观察其变化规律。



注:不同字母表示差异显著 $P < 0.01$ 。
Note: different letters indicated significant difference at $P < 0.01$.

图 2 不同胁迫下小麦幼苗根长及叶长差异
Fig.2 Discrepancy of root and leaf length of wheat seedling under different stresses

随着胁迫时间的延长,小麦苗根、茎和叶中可溶性蛋白含量与对照组相比,总体呈现增加趋势。温度胁迫对根部总可溶性蛋白含量的影响显著,高温胁迫下,根中总可溶性蛋白含量迅速增加,并在 12 h 时达到最大值 $3.918 \mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1}$,之后直降至最低点,并趋于平稳。低温引起了小麦幼苗根中总可溶性蛋白含量的稳定增长,除在 48 h 出现小幅度下降外,其含量增长趋势明显。干旱与高盐胁迫对幼苗根部

总蛋白含量的变化趋势趋于一致,均在 48 h 达到最高,之后随着胁迫时间的增加,根部总可溶性蛋白含量急剧下降(图 3B)。小麦幼苗的茎和叶中总可溶性蛋白含量的增长显著,明显高于其它胁迫,不同于在茎中 24 h 后总可溶性蛋白含量的稳定状态,低温胁迫下,叶片中可溶蛋白的含量在 24 h 后仍保持快速的生长。高温、干旱和高盐胁迫对小麦幼苗茎和叶片中总可溶性蛋白含量的影响基本一致,随着胁迫时间的增加均出现小幅度的稳定增长(图 3C, 3D)。

3 讨 论

逆境可造成细胞不同程度的损伤,严重时将直接导致植株的死亡。逆境对植物的伤害主要表现在细胞脱水、膜系统遭到破坏、酶活性受到影响以及胞内物质代谢的紊乱。植物在长期的进化过程中也形成了各种防御机制来抵制这些不利因素对其自身的影响^[14]。

3.1 非生物胁迫对小麦幼苗生长表型的影响

植物受到胁迫后最直观的是表型上的变化,表现出植株整体长势矮小,根及茎的伸长生长受到抑制,茎和根之间正常生长比例降低,严重时导致植株死亡^[15-16]。本试验检测了小麦在受到温度、盐及干旱胁迫下根长及叶片长度的变化,从统计结果可以看出,温度、干旱及盐胁迫能够明显阻碍小麦的正常生长,根及叶片的伸长被抑制,在这几类非生物胁迫中,高盐胁迫对小麦根的生长抑制最为显著,干旱和高温胁迫次之,低温对小麦幼苗表型的影响最弱。

环境温度低于植株正常生长温度虽会降低植物内生长代谢相关酶类的活性,使之不能达到其最适温度下应有的生物活性,但仍有部分酶类的某些活性保留,这些残存的酶活性以及低温下叶绿体部分功能的保持使得小麦幼苗能够保持叶片挺拔,颜色正常,但株高受到限制。而高温胁迫下,持续的高温使得植株细胞内许多不耐高温的可溶性蛋白变性,完全丧失原有的生长代谢或抗逆功能,因而高温胁迫下,小麦幼苗不但植株矮小,叶片也失水萎蔫,并且根长最短。在干旱胁迫下,小麦幼苗脱水严重,叶片上半部分枯黄。高盐胁迫后的小麦幼苗长势最差,表现为叶片大面积焦黄细窄,干枯失水。由于高浓度的 NaCl 胁迫不仅对小麦幼苗带来了高强度的脱水胁迫,并且在植株胞内过量的积累了 Na^+ 和 Cl^- ,对植株又造成离子胁迫,而过多 Na^+ 的存在打破了植物体内如 Ca^{2+} 、 K^+ 等离子的动态平衡^[17],加

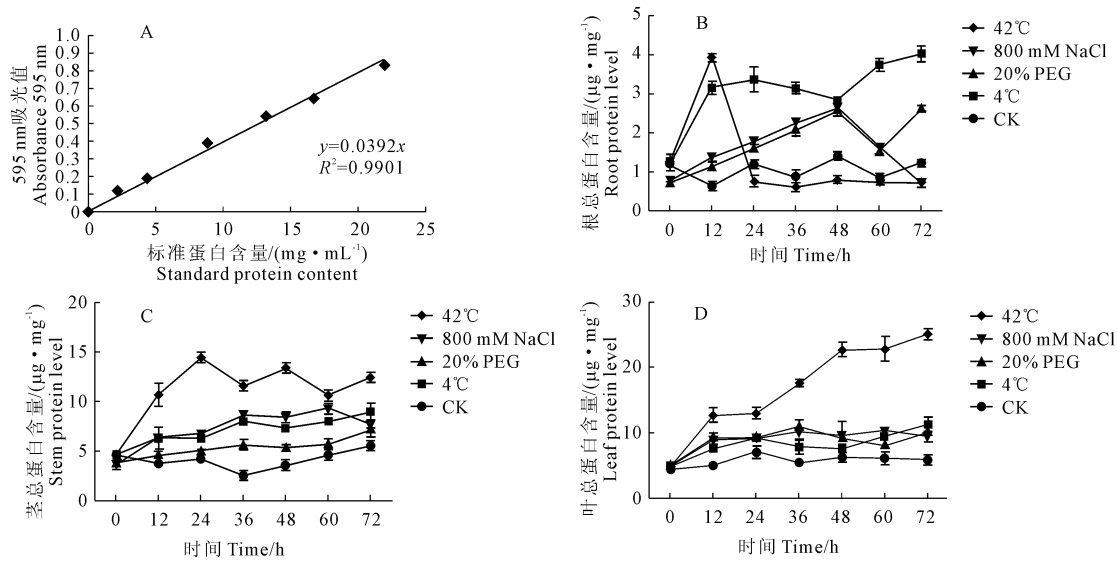


图 3 不同胁迫处理下小麦幼苗根、茎、叶中可溶性蛋白含量的变化

Fig.3 Changes of soluble protein content in root, stem and leaf of wheat seedling under different stress treatments

强了逆境因素对小麦幼苗生长的抑制,因此在此种胁迫下小麦幼苗的生长情况最差。

3.2 非生物胁迫下小麦幼苗根、茎、叶总可溶性蛋白含量分析

植物遭受非生物胁迫后体内蛋白质含量发生变化,原有的蛋白质合成发生紊乱,并同时产生新的抗逆蛋白合成途径,在抵抗胁迫中发挥着作用,植物体内可溶性蛋白是一种很好的渗透调节物质,其含量可以反映植物对非生物胁迫的耐受能力^[18]。

在小麦幼苗不同组织中,叶片总可溶性蛋白的含量最高,茎次之,根中蛋白含量最低;并且,小麦幼苗在经过干旱、高盐以及温度胁迫后,根、茎和叶中可溶性蛋白含量均明显升高。在应对胁迫的过程中,小麦幼苗根中总蛋白含量变化幅度最大,表明根对逆境胁迫更加敏感。在小麦幼苗茎和叶中,经历低温、干旱和高盐胁迫后,总可溶性蛋白含量随胁迫时间的增长呈现平稳的增长趋势,在高温胁迫下蛋白含量的增长幅度明显高于其它胁迫处理,且能够在 72 h 内保持持续增长。此外,在同种胁迫处理下,叶和茎中可溶性蛋白的含量均比根中含量高,表明小麦幼苗地上部分在非生物胁迫下比根部表现出更强的耐受性。

不同种类的非生物胁迫对植株的影响程度均不相同,甚至同种胁迫条件对同一植株的不同组织也具有不同的作用结果。本试验设计了温度、盐及干旱等非生物胁迫处理,分析这些逆境条件下,小麦幼苗生长表型及不同组织内可溶性蛋白含量的变化规

律,通过对植株生长表型的观察测定、统计分析以及不同组织内可溶性蛋白含量的测定,初步确定在高温(42℃)、低温(4℃)、干旱(20% PEG)以及盐胁迫(800 mM NaCl)这 4 种类型的非生物胁迫下,小麦幼苗对低温的耐受性高于其它 3 种胁迫,这一现象不仅表现在其长势上,也体现在其总可溶性蛋白的含量方面。另外,小麦幼苗的根中总可溶性蛋白含量最低,遇胁迫后波动大,对外界非生物胁迫的反应更加敏感,而茎和叶片对逆境的抵御能力更强。

本文研究了小麦幼苗在非生物胁迫条件下表型及总可溶性蛋白的变化规律,明确了小麦幼苗对干旱、高盐、高温以及低温处理的响应,但并未涉及其胞内参与响应的蛋白及其响应机理,今后工作中我们将对小麦胞内非生物胁迫相关响应蛋白的筛选及作用机理进行探究,致力于阐明小麦耐受逆境胁迫的分子机制。

参 考 文 献:

[1] 杨映雪.非生物胁迫对植物的影响及植物的抵抗机制[J].生物技术世界,2013,1(9):34-35.
[2] 卢福顺.水分胁迫对马铃薯生理指标和叶片结构的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2013:10-15.
[3] 于文颖,冯 锐,纪瑞鹏,等.苗期低温胁迫对玉米生长发育及产量的影响[J].干旱地区农业研究,2013,31(5):220-226.
[4] 王 萍.高温胁迫对短梗大参叶片结构及生理特性的影响[D].长沙:中南林业科技大学,2009:4-10.
[5] 陈静波,阎 君,张婷婷,等.四种暖季型草坪草对长期盐胁迫的生长反应[J].草业学报,2008,17(5):30-36.

水稻品种产量和品质的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(22): 4561-4573.

[10] 段 骅, 苏京平, 傅 亮, 等. 耐热耐旱性不同水稻品种的农艺和生理性状[J]. 植物生理学报, 2015, 51(10): 1658-1668.

[11] 敬礼恒. 水稻抗旱鉴定与苗期生理基础[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2013: 22-35.

[12] 王贺正. 水稻抗旱性研究及其鉴定指标的筛选[J]. 成都: 四川农业大学, 2007: 31-40.

[13] 田又升, 谢宗铭, 吴向东, 等. 水稻种质资源萌发期抗旱性综合鉴定[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(4): 179-186.

[14] 王 毅. 水稻抗旱性的主要鉴定指标及其抗旱相关基因的分子生物学研究进展[J]. 热带农业科学, 2009, 29(2): 40-45.

[15] 程建峰, 潘晓云, 刘宜柏, 等. 水稻抗旱性鉴定的形态指标[J]. 生态学报, 2005, 22(11): 325-333.

[16] 王贺正, 马 均, 李旭毅. 水稻开花期抗旱性鉴定指标的筛选[J]. 作物学报, 2005, 31(11): 1485-1489.

[17] 胡标林, 余守武, 万 勇, 等. 东乡普通野生稻全生育期抗旱性鉴定[J]. 作物学报, 2007, 33(3): 425-432.

[18] 王贺正, 马 均, 李旭毅, 等. 水稻种质芽期抗旱性和抗旱性鉴定指标的筛选研究[J]. 西南农业学报, 2004, 17(5): 55-60.

[19] 敬礼恒, 陈光辉, 刘利成, 等. 水稻种子萌发期的抗旱性鉴定指标研究[J]. 杂交水稻, 2014, 29(3): 68-72.

[20] 高吉寅, 胡荣海, 路 漳, 等. 水稻等品种苗期抗旱生理指标的探讨[J]. 中国农业科学, 1984, (4): 43-47.

[21] 安永平, 强爱玲, 张媛媛, 等. 渗透胁迫下水稻种子萌发特性及抗旱性鉴定指标研究[J]. 植物遗传资源学报, 2006, 7(4): 47-52.

[22] 胡标林, 李名迪, 万 勇, 等. 我国水稻抗旱性鉴定方法与指标研究进展[J]. 江西农业学报, 2005, 17(2): 57-61.

[23] 李 艳, 马 均, 王贺正, 等. 水稻品种苗期抗旱性鉴定指标筛选及其综合评价[J]. 西南农业学报, 2005, 18(3): 27-32.

[24] 寇姝燕, 邓剑川, 杨 旭, 等. 我国水稻抗旱性主要指标及抗旱性鉴定方法研究进展[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(17): 9244-9246.

[25] 任野胜, 肖培村, 黄 湘, 等. 几个香稻保持系主要农艺性状和品质性状研究[J]. 中国稻米, 2005, (1): 16-18.

[26] 胡标林, 余守武, 万 勇, 等. 东乡普通野生稻全生育期抗旱性鉴定[J]. 作物学报, 2007, 33(3): 425-432.

[27] 张灿军, 姚子卿, 王育红, 等. 早稻抗旱性鉴定方法与指标研究—I 鉴定方法与评价指标[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(3): 33-36.

[28] 曹 兴, 万 瑜, 胡双全, 等. 干旱条件下吐鲁番盆地相对湿度指数变化特征分析[J]. 沙漠与绿洲气象, 2013, 79(6): 42-49.

[29] 张安宁, 王飞名, 余新桥, 等. 基于土壤水分梯度鉴定法的栽培稻抗旱标识品种筛选[J]. 作物学报, 2008, 34(11): 2026-2032.

[30] 钱晓晴, 沈其荣, 柏彦超, 等. 旱作条件下不同水稻品种响应特征[J]. 作物学报, 2004, 30(6): 555-562.

[31] 程建峰, 何冬发, 刘宜柏, 等. 杂交稻新组合产量及其抗旱性的鉴定与评价[J]. 安徽农学通报, 2007, 13(1): 66-69.

[32] 李 艳, 马 均, 王贺正. 水稻品种苗期抗旱性鉴定指标筛选及其综合评价[J]. 西南农业学报, 2005, 18(3): 250-255.

[33] 周国雁, 伍少云, 隆文杰, 等. 云南省不同小麦资源种子萌发期抗旱性相关性状差异及与抗旱指数、抗旱系数的相关性[J]. 华南农业大学学报, 2015, 36(2): 13-18.

[34] 栗雨勤, 张文英, 王有增, 等. 作物抗旱性鉴定指标研究及进展[J]. 河北农业科学, 2004, 8(1): 58-61.

[35] 敬礼恒, 刘利成, 梅 坤, 等. 水稻抗旱性能鉴定方法及评价指标研究进展[J]. 中国农学通报, 2013, 29(12): 8-12.

(上接第 117 页)

[6] Zhang H M, Zhang L S, Liu L, et al. Changes of dehydrin profiles induced by drought in winter wheat at different developmental stages[J]. *Biologia Plantarum*, 2013, 57(4): 797-800.

[7] 张宏一, 朱志华. 植物干旱诱导蛋白研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5(3): 268-270.

[8] 李富生, 何丽莲. 植物对非生物胁迫的生理响应及甘蔗抗旱抗寒性研究进展[J]. 甘蔗, 2004, 11(1): 31-37.

[9] 张 凯, 冯 起, 王润元, 等. CO₂ 浓度升高对春小麦灌浆特性及产量的影响[J]. 中国农学通报, 2014, 30(3): 189-195.

[10] Herrero A, Zamora R. Plant responses to extreme climatic events: a field test of resilience capacity at the southern range edge[J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): 1-12.

[11] Levitt J. High-temperature stress in responses of plants to environmental stresses, chilling, freezing and high temperature stresses[J]. Academic Press, 1980, 1: 347-445.

[12] Shinozaki K, Yamaguchi - Shinozaki K. Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross - talk between two stress signaling pathways[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2000, 3(3): 217-223.

[13] Chakrabortee S, Boschetti C, et al. Hydrophilic protein associated with desiccation tolerance exhibits broad protein stabilization function[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(46): 18073-18078.

[14] Bohnert H J, Nelson D E, et al. Adaptations to environmental stresses[J]. *Plant Cell*, 1995, 7(7): 1099-1111.

[15] 张正斌. 植物对环境胁迫整体抗逆性研究若干问题[J]. 西北农业学报, 2000, 9(3): 112-116.

[16] 徐慧妮, 王秀峰. 植物生长发育逆境胁迫及其研究方法[J]. 园艺学进展, 2006, (7): 887-892.

[17] Kurusu T, Kuchitsu K, Tada Y. Plant signaling networks involving Ca²⁺ and Rboh/Nox - mediated ROS production under salinity stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6(7): 427.

[18] Durian G, Rahikainen M, Alegre S. Protein phosphatase 2A in the regulatory network underlying biotic stress resistance in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 6(7): 1-17.

[19] 陈 雷, 李 磊, 李金花, 等. 植物 LEA 蛋白及其功能[J]. 中国农学通报, 2009, 25(24): 143-146.

[20] 林秀琴, 袁 坤, 王真辉, 等. 植物响应逆境胁迫的比较蛋白质组学研究进展[J]. 杭州农业科技, 2002, 2: 15-18.