

甘蓝型油菜苗期抗旱性鉴定及抗旱生理指标的评价

左凯峰,郭娜,张冰冰,秦梦凡,马宁,刘翔,李青青,黄镇,徐爱遐
(西北农林科技大学农学院,陕西 杨凌 7121000)

摘要:以 120 份西北地区甘蓝型油菜种质为试验材料,人工气候室盆栽,油菜五叶期时采用 PEG-6000 模拟干旱处理,通过抗旱指数和生理指标测定,对 120 份材料进行抗旱鉴定,探讨甘蓝型油菜抗旱指数与 8 个抗旱生理指标之间的相关关系及甘蓝型油菜抗旱性鉴定指标的选择。结果表明:120 份种质中高抗旱材料 6 份、中抗 10 份、低抗 23 份、低感 42 份和高感 39 份;不同油菜种质干旱处理后可溶性糖、脯氨酸、可溶性蛋白等生理指标发生明显变化,增加率分别为 94.7%、432.8%和 95.7%;抗旱指数与可溶性蛋白含量(0.521^{**})、可溶性糖含量(0.506^{**})、脯氨酸含量(0.495^{**})和叶片保水力(0.426^{**})呈极显著正相关,与丙二醛含量(-0.372^{**})呈极显著负相关;对抗旱指数直接影响最大的是可溶性蛋白,直接通径系数为 0.384,间接影响最大的是 SPAD 值,间接综合效应为 0.196。通过主成分分析,可将相关指标综合为 3 大类:渗透调节因子、水分保持因子和膜脂损伤因子。

关键字:甘蓝型油菜;苗期;抗旱鉴定;抗旱生理指标
中图分类号:S565.4 **文献标志码:**A

Identification of drought resistance and physiological evaluation of drought resistance of *Brassica napus* L. at seedling stage

ZUO Kaifeng, GUO Na, ZHANG Bingbing, QIN Mengfan, MA Ning,
LIU Xiang, LI Qingqing, HUANG Zhen, XU Aixia
(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 7121000, China)

Abstract: One hundred and twenty species of *Brassica napus* L. germplasms in northwestern China were used as experimental materials in a pot experiment in artificial climate chamber with PEG-6000 simulated drought treatment at five-leaf stage of rapeseed, phenotypic identification, and physiological index determination. The data was analyzed by correlation analysis and principal component analysis and the drought resistance of 120 materials was evaluated. The correlation between drought resistance index of *Brassica napus* L. and 8 drought resistance physiological indexes were discussed, and the main influencing factors of drought resistance of *Brassica napus* L. were determined. The results showed that there were 6 high drought-resistant materials among 120 germplasms, 10 in medium resistance, 23 in low resistance, 42 in low-sensitivity, and 39 in high-sensitivity. Soluble sugar, proline and soluble protein in different rapeseed germplasms after drought treatment showed significant changes with the increase rates of 94.7%, 432.8%, and 95.7%, respectively; There were significant correlations between the drought resistance index and soluble protein content (0.521^{**}), soluble sugar content (0.506^{**}), and proline content (0.495^{**}). There was a significant positive correlation with leaf water retention (0.426^{**}) and a significant negative correlation with malondialdehyde content (-0.372^{**}). The most direct impact of drought resistance index was on soluble protein with a direct diameter coefficient of 0.384. The most influential was the SPAD value, and the indirect combined effect was 0.196. Through principal component analysis, the relevant indicators was integrated into three categories: osmotic adjustment factor, water retention factor, and membrane lipid damage factor.

收稿日期:2019-04-24 修回日期:2019-06-03
基金项目:“十三五”国家重点研发计划(2016YFD0101300);长江下游及黄淮油菜高产优质适宜机械化新品种培育(2018YFD0100600);陕西省科技统筹创新工程计划(2016KTCQ02-03)
作者简介:左凯峰(1994-),男,河北保定人,硕士研究生,研究方向为油菜遗传改良与种质创新。E-mail:zuokaifeng2017@163.com
通信作者:徐爱遐(1964-),研究员,博士生导师,主要从事油菜遗传及分子育种研究。E-mail:xuaixia@nwsuaf.edu.cn

Keywords: *Brassica napus* L.; drought resistance index; physiological index

甘蓝型油菜是我国的主栽油菜类型,如何提高菜籽油的产量和品质是油菜育种的主要目标,干旱是影响油菜产量的重要非生物胁迫^[1]。我国甘蓝型油菜的主产区经常受秋冬旱和春旱而影响油菜的产量和品质。因此,选育抗旱性强的甘蓝型油菜品种成为一个重要的育种目标。

国内外学者对小麦、玉米、大豆、水稻等粮食作物的耐旱性进行了大量的研究^[2-8]。作物对干旱的响应主要有耐旱和避旱两种机制^[9],避旱即通过调节生育期避开环境干旱的时期,近年来研究最多的是耐旱机制。耐旱性是许多独立的形态和生理性状相互作用的结果,因此,对作物耐旱性的评价指标也有很多,如叶片含水量、地上部干重、离体叶片保水力、丙二醛含量、相对电渗漏以及各种渗透调节物质等。Mao 等^[10]研究表明叶片中脯氨酸含量可作为甘蓝型油菜渗透调节能力的指标;张弢^[11]采用 Hoagland 营养液水培法,以不同浓度 PEG-6000 处理油菜幼苗,研究表明随着 PEG 处理浓度的增加,油菜幼苗叶片中可溶性糖、脯氨酸和丙二醛含量总体呈上升趋势,叶绿素和可溶性蛋白含量先增后降,脯氨酸及丙二醛含量等是与油菜抗旱性相关的生理指标。

油菜抗旱性是一个复杂数量性状,除与品种自身特性有关外,还受到多个生理过程的调控,但目前针对甘蓝型油菜苗期生理指标抗旱性综合评价的研究还鲜见报道。本研究选择在西北地区种植的 120 个甘蓝型油菜种质为试验材料,采用 PEG 溶液模拟干旱法,筛选抗旱材料,为甘蓝型油菜抗旱育种提供材料支持,同时对各抗旱生理指标进行评价,得出与甘蓝型油菜抗旱密切相关的生理指标,为甘蓝型油菜抗旱性快速鉴定提供新途径。中国油菜主产区的秋冬旱常发生在油菜苗期,且在苗期进行抗旱性鉴定具有所需时间短、鉴定容量大、试验重复性强、对环境影响小等优点^[12],所以本试验选择在苗期进行。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试油菜种质为西北农林科技大学农学院油菜育种课题组培育和收集的 120 份甘蓝型油菜骨干种质。

1.2 试验方法

试验于 2018 年 7—8 月在西北农林科技大学农学院人工气候室进行,人工气候室设置程序为 16 h/

8 h 昼夜交替,昼/夜温度设为:23℃/19℃,设定室内湿度为 60%。首先将供试 120 份甘蓝型油菜种质种植于 50 孔穴盘中,土壤采用天丰园艺生产的 V9 育苗基质,每个品种 20 株,待油菜幼苗长至 5 叶期,将幼苗的根用清水轻轻洗净,转移至 Hoagland 营养液中培养,设为 2 个重复,每个重复 10 株,浮板株距为 8 cm,在营养液中培养 6 d 后(每 3 d 更换一次营养液),其中一个处理加入 PEG-6000 使其最终浓度为 6%,另一处理作为对照。处理 48 h 后对各品种的处理以及对照取样,并观察处理组受到干旱胁迫情况,并分等级记录。

1.3 抗旱性鉴定及指标测定

1.3.1 油菜样品采集 对各个种质的第三片叶片进行取样,3 株混样为一个重复,共 3 个重复,将取下的叶片用锡箔纸包好立即放入-80℃冰箱。

1.3.2 PEG 胁迫下抗旱指数计算 依据肖庆生^[13]的抗干旱指数的计算方法对各个品种的抗旱情况分级并计算抗旱指数,旱害等级分为 5 级,各级标准如下(表 1)。

表 1 旱害调查分级标准^[13]

Table 1 Classification criteria for drought surveys

级别 Grade	旱害症状 Drought symptom
0	植株正常,没有叶片萎蔫 Plants are normal with no leaf wilting
1	仅有 20% 以下的下部叶片发生了萎蔫 Only 20% of the lower leaves have withered
2	有 20%~50% 的叶片发生萎蔫萎缩,但是心叶正常 20%~50% of the leaves wither and atrophy, but the heart leaves are normal
3	全部的叶片大部分萎蔫干枯,但是心叶仍然存活,植株尚能恢复生长 Most of the leaves were withered and dried-up, but the heart leaves were still alive and the plants were able to resume growth
4	全部的叶片萎蔫干枯,心叶开始萎蔫,趋向死亡 All the leaves withered and dried-up, and the heart leaves began to wither and tend to die

抗干旱指数(DRI,%)=1-{[100%×(1×S1+2×S2+3×S3+4×S4)]/(调查的总植株数×4)};其中,S1、S2、S3、S4 分别代表 1~4 级干旱的油菜植株数。参考肖庆生^[13]的分类标准并结合本试验情况,抗旱等级计算标准:高感(HS):0%≤抗旱指数≤15.0%;低感(LS):15.0%<抗旱指数≤30.0%;低抗(LR):30.0%<抗旱指数≤40.0%;中抗(MR):40.0%<抗旱指数≤50.0%;高抗(HR):50.0%<抗旱指数≤85.0%。

1.3.3 生理指标的测定 依据植物生理学实验指导^[14-15]测定各个品种的 SPAD 值、叶片含水量、地上部干重以及叶片保水力;测定处理以及对照组的可溶性蛋白含量、丙二醛含量、可溶性糖含量、脯氨酸含量等生理指标。叶片保水力采用称重法^[14],可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 法^[14],丙二醛含量测定采用硫代巴比妥酸法^[15],蒽酮法测定可溶性糖含量^[14],茚三酮比色法测定脯氨酸含量^[15];计算得到该材料受到干旱胁迫 48 h 后相对于对照组各生理指标的变化量。

1.4 数据统计分析

利用 WPS 软件整理数据、分析汇总数据。使用 Spss 20.0 软件对试验数据进行统计绘图、方差分析、各指标间相关性分析和主成分分析。

2 结果与分析

2.1 PEG 胁迫下 120 份甘蓝型油菜苗期抗旱性鉴定

据肖庆生^[13]的方法统计、计算得到抗旱指数,120 份甘蓝型油菜种质中,抗旱指数最大为 85%,最小为 0%,平均抗旱指数为 26.3%。120 份甘蓝型油菜的抗旱情况见表 2,图 1。其中高抗材料 6 份,占供试材料的 5.0%;中抗材料 10 份,占供试材料的 8.3%;低抗材料 23 份,占供试材料的 19.17%;低感材料 42 份,占供试材料的 35.0%;高感材料 39 份,占供试材料的 32.5%。

2.2 PEG 胁迫下不同油菜种质抗旱生理指标的变化

PEG 模拟干旱处理下,不同甘蓝型油菜种质的生理变化不同(图 2),其中 SPAD 值相对于对照的变化量最大为 16.1,最小为-17.3,相对于对照平均降低 1.2%,说明受到干旱胁迫后油菜叶片的叶绿素含量降低;油菜幼苗叶片含水量主要集中在 81%~

85%,其中最大为 88%,最小为 74%。各个品种(系)离体叶片保水力差异较为明显,其中最大的可达最大含水量的 90%,而最小的仅有 37%左右。干旱胁迫后叶片中可溶性蛋白含量相对于对照的变化量最大为 6 500 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 左右,最小为-2 500 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,相对于对照平均增加了 97.5%。绝大多数材料在受到干旱胁迫后丙二醛含量增加,平均增加量为 11.74 $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$,相对于对照平均增加了 107.6%,说明受到干旱胁迫之后油菜叶片丙二醛含量显著升高。可溶性糖变化量最大为 16 000 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,最小为-7 000 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,相对于对照平均增加了 94.7%。脯氨酸含量相对于对照变化量在 100 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 左右,但品种间差异较大,最大增量可达 1 400 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,最小的在-10 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 左右,相对于对照平均增加了 432.8%,说明受到干旱胁迫后油菜体内脯氨酸含量对干旱反应最为灵敏。不同的甘蓝型油菜种质在受到干旱胁迫下,各生理指标存在着明显差异,为甘蓝型油菜抗旱材料的筛选利用以及抗旱基因的挖掘创造了条件。

2.3 抗旱指数与各生理指标间的相关性分析

抗旱指数与 8 个抗旱生理指标之间的相关性分析结果表明(表 3),在干旱胁迫下,不同甘蓝型油菜种质的抗旱指数与可溶性蛋白含量、可溶性糖含量、脯氨酸含量呈极显著正相关,相关系数分别是 0.521 **,0.506 **和 0.495 **;与丙二醛含量呈极显著负相关,相关系数为-0.372 **;抗旱指数与离体叶片保水力有极显著的正相关关系,相关系数为

表 2 120 份甘蓝型油菜种质抗旱性分级	
Table 2 Drought resistance classification of 120 <i>Brassica napus</i> L. varieties	
抗旱等级 Drought resistance	材料编号 Material code
高抗 High resistance	2205、640、650、1948、1105、1836
中抗 Medium resistance	518、1963、755、961、979、2006、2160、2356、2390、2417
低抗 Low resistance	839、845、918、1163、1940、1999、2033、2125、2134、2345、2362、2405、597、825、954、1172、1895、2147、2245、2288、2383、2430、2435
低感 Low sensitive	531、831、1695、1951、2115、2172、2341、2403、2412、523、579、591、682、699、733、921、949、1033、1128、1921、2015、2023、2038、2153、、2252、2256、2369、2415、2421、827、865、873、900、906、909、1149、1154、2029、2182、2183、2241
高感 High sensitive	493、545、911、927、939、953、965、1112、1843、1866、2203、2232、2236、2324、2371、2374、505、534、689、781、876、886、986、1028、1048、2298、3699、220、899、1092、1126、1136、1810、2316、1057、1814、1876、2331、2442

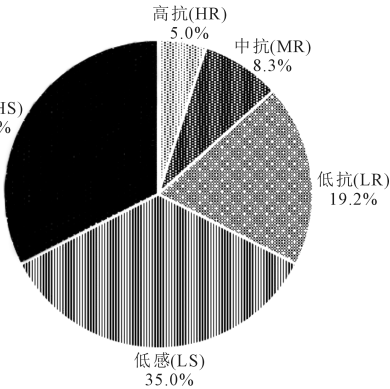


图 1 120 份甘蓝型油菜种质抗旱性等级分布
Fig.1 Drought-resistance distribution of 120 *Brassica napus* L. varieties (lines)

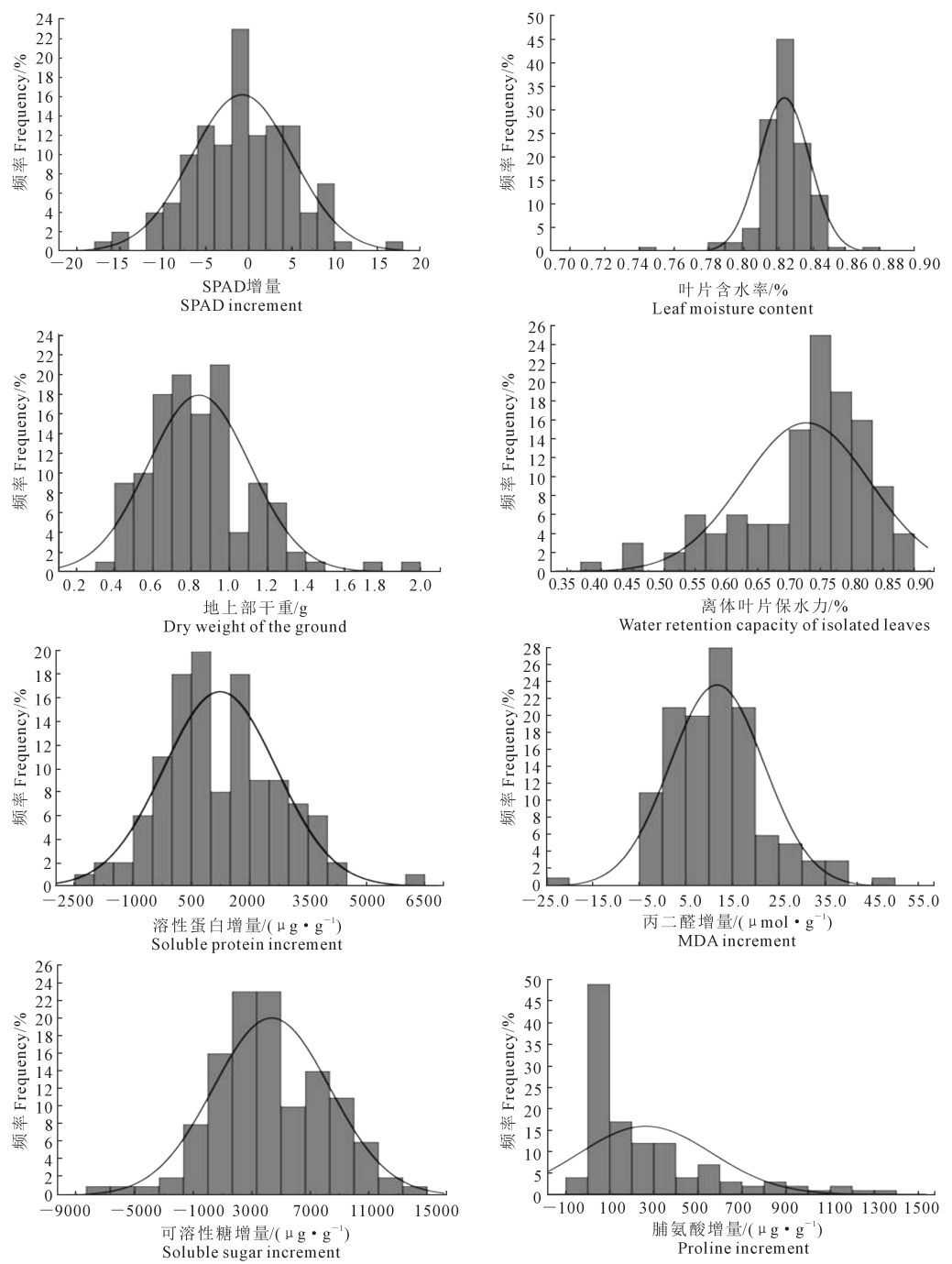


图 2 干旱处理下 120 份甘蓝型油菜种质生理指标的变化

Fig.2 Changes of physiological indexes of 120 *Brassica napus* L. varieties (lines) under drought treatment

0.426 **, 与 SPAD 值(0.172)、叶片含水量(0.118)和地上部干重(0.12)呈正相关,但不显著。此外,可溶性糖与脯氨酸(0.240 **)、可溶性蛋白与可溶性糖(0.252 **)、叶片保水力与叶片含水率(0.364 **)也有极显著相关关系。

2.4 抗旱生理指标主成分分析

为了更充分揭示不同甘蓝型油菜种质各抗旱生理指标的变异特征值,对上述 8 个生理指标进行了主成分分析(表 4)。可以看出,主成分 1、2、3 对

抗旱指数的贡献率分别为 32.996%、19.174% 和 11.58%,累计贡献率为 63.75%,说明这 3 个主成分覆盖了大部分原始数据的信息。

主成分 1 中载荷最高的因子为可溶性蛋白含量,其次为可溶性糖,且特征向量均为正值,抗旱指数特征向量也为正值。说明该主成分为渗透调节控制因子,且可溶性蛋白和可溶性糖的增加有利于甘蓝型油菜抗旱性提高。

表 3 各生理指标间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients among physiological indexes

指标 Index	Y	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8
Y	1								
X1	0.172	1							
X2	0.118	-0.005	1						
X3	0.12	0.038	0.08	1					
X4	0.426 **	-0.024	0.364 **	0.370 *	1				
X5	0.521 **	0.298 **	-0.125	-0.145	0.007	1			
X6	-0.372 **	-0.016	-0.049	-0.036	-0.12	-0.02	1		
X7	0.506 **	0.229 *	-0.095	-0.081	-0.052	0.252 **	0.017	1	
X8	0.495 **	0.075	-0.01	0.046	-0.017	0.17	0.041	0.240 **	1

注: * 为在 0.05 水平上显著相关, ** 为在 0.01 水平上极显著相关。Y 为抗旱指数,X1 为叶绿素相对数量,X2 为叶片含水量,X3 为地上部干重,X4 为叶片保水力,X5 为可溶性蛋白,X6 为丙二醛,X7 为可溶性糖,X8 为脯氨酸。

Note: * indicates the significant level of 0.05; ** indicates the significant level of 0.01. Y-DRI,X1-spad,X2-leaf water content,X3-above ground dry weight,X4-blade water rection,X5-soluble protein,X6-MDA content,X7-soluble sugar,X8-proline.

主成分 2 中抗旱指数特征向量为正,载荷最高的因子是离体叶片保水力,其次是叶片含水量,且特征向量也为正值。说明此因子为水分保持因子,叶片的保水力越强、含水量越高甘蓝型油菜的抗旱性越强。

主成分 3 中载荷最高的因子为丙二醛含量,且该因子特征向量为正值,但抗旱指数的特征向量值为负。说明此因子为反映细胞膜损伤因子,丙二醛含量越高,甘蓝型油菜的抗旱性越差。

2.5 各生理指标对抗旱指数间的通径分析

为分析 120 份甘蓝型油菜种质的 8 个抗旱生理指标对抗旱指数的影响,首先确定抗旱指数与 8 个生理指标间是否存在线性回归关系。线性回归方差分析表明, $F=80.71$,达到极显著水平,说明抗旱指数与 8 个生理指标间存在极显著线性关系,可以进行通径分析(表 5)。120 份甘蓝型油菜种质 8 个生理指标对抗旱指数的直接贡献大小依次为可溶性蛋白(0.384)>叶片保水力(0.377)>可溶性糖(0.366)>丙二醛(1-0.3471)>叶片含水量(0.047)>SPAD 值(1-0.0411)>地上部干重(0.035)>脯氨酸(10.0011)。对抗旱指数直接贡献较大且为正效应的是可溶性蛋白、叶片保水力和可溶性糖。同时可溶性蛋白、叶片保水力和可溶性糖与抗旱指数呈极显著正相关,说明提高这 3 个生理指标有利于抗旱性的提高。

在 8 个生理指标分别通过其他指标对抗旱指数的间接综合效应中,除丙二醛为负效应(-0.049)外,其余 7 个生理指标通过其他指标间接作用综合效应为正,且由大到小依次为 SPAD 值(0.196)>脯氨酸(0.132)>可溶性蛋白(0.079)>叶片含水量(0.074)>地上部干重(0.068)>叶片保水力(0.057)>可溶性糖(0.055)。

表 4 抗旱指标主成分分析

Table 4 Primary component analysis for drought resistance indexes

指标 Index	主成分 1 PC1	主成分 2 PC2	主成分 3 PC3
X1	0.396	-0.232	0.139
X2	0.088	0.607	0.055
X3	0.119	0.589	0.401
X4	0.348	0.769	0.075
X5	0.626	-0.356	-0.112
X6	-0.29	-0.271	0.821
X7	0.61	-0.352	0.133
X8	0.551	-0.132	0.368
Y	0.941	0.141	-0.116
特征值 Eigenvalues	2.326	1.726	1.042
贡献率/% Contribution rate	32.996	19.174	11.58
累计贡献率/% Cumulative contribution rate	32.996	52.17	63.75

3 讨 论

作物抗旱性的研究方法主要有人为控制土壤含水量和模拟干旱,其中以模拟干旱应用最多,用 PEG-6000 高渗透溶液模拟干旱的方法操作简单,而且 PEG 溶液不会被植物体吸收,对植物无毒害、试验重复性好、周期短等特点,适用于大批量材料的抗旱性快速鉴定^[16]。

油菜的抗旱性是一个复杂的数量性状,抗旱性鉴定的关键是选择合适的形态和生理指标。前人对小麦的抗旱性研究表明,小麦生理指标与抗旱性的相关性大于农艺性状指标^[17];本研究通过对 120 份甘蓝型油菜品种(系)干旱处理下(以正常为对照)生理指标进行测定,结果表明各生理指标与抗旱指数的相关性较显著,与前人的研究结果相似。干旱胁迫下植物细胞内富集大量活性氧,引发膜脂

表 5 8 个生理指标对抗旱指数的通径系数

Table 5 Path coefficient of 8 physiological indicators against drought index

因子 Factor	相关系数 Correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Inter-turn diameter coefficient								间接综合效应 Indirect comprehensive effect
			X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	
X1	0.172	-0.041	-	0.000	0.001	-0.009	0.114	0.006	0.084	0.000	0.196
X2	0.118	0.047	0.000	-	0.003	0.137	-0.048	0.017	-0.035	0.000	0.074
X3	0.120	0.035	-0.002	0.004	-	0.139	-0.056	0.013	-0.030	0.000	0.068
X4	0.426 **	0.377	0.001	0.017	0.013	-	0.003	0.042	-0.019	0.000	0.057
X5	0.521 **	0.384	-0.012	-0.006	-0.005	0.003	-	0.007	0.092	0.000	0.079
X6	-0.372 **	-0.347	0.001	-0.002	-0.001	-0.045	-0.008	-	0.006	0.000	-0.049
X7	0.506 **	0.366	-0.009	-0.004	-0.003	-0.020	0.097	-0.006	-	0.000	0.055
X8	0.495 **	0.001	-0.003	0.000	0.002	-0.006	0.065	-0.014	0.088	-	0.132

过氧化自由基链式反应,破坏膜的正常功能,并且产生和积累过氧化产物 MDA^[18-19]。本研究表明,PEG-6000 模拟干旱胁迫后油菜幼苗体内 MDA 含量呈现增加趋势,且增加量与幼苗的抗旱性呈极显著负相关。渗透调节能力与作物的抗旱性有着直接的关系,渗透调节能力强的材料叶片和根系的保水能力也相对较强,可保持相对正常的呼吸作用,使叶片有相对高的水势,能在干旱胁迫条件下保持正常的光合作用,可以在生殖生长阶段吸收更多的水分,并且干旱条件下维持根系的生长^[20-21]。Abbasian 等^[22]研究表明渗透调节可以用作甘蓝型油菜抗旱品种选育时抗旱性鉴定指标。本研究通过测定模拟干旱处理材料可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质,发现这些作物体内的渗透调节物质在受到干旱胁迫后在绝大多数材料中均呈升高趋势,且升高程度与各油菜品种(系)的抗旱指数呈极显著的相关关系,这与前人的研究结果具有相同之处。

本研究在 PEG-6000 模拟干旱条件下,鉴定甘蓝型油菜的抗旱性,筛选出抗旱和敏旱的种质材料;并采用相关分析、主成分分析和通径分析等方法,探讨甘蓝型油菜的抗旱性与油菜 8 个抗旱相关的指标之间的关系,结果表明,与甘蓝型油菜抗旱相关的指标主要有可溶性蛋白、可溶性糖、丙二醛和离体叶片保水力等,这些性状可作为甘蓝型油菜抗旱性苗期鉴定的指标。

参 考 文 献:

[1] 杨玉恒.甘蓝型油菜耐旱性鉴定和耐旱相关性状 QTL 分析[D].重庆:西南大学,2011.

[2] 郭晋杰,陈景堂.玉米自交系苗期耐旱性鉴定[J].安徽农业科学,2017, 45(35):32-34+38.

[3] 李大红,郑文娜,蒋炳伸,等.过表达苜蓿 MsDREB1 基因大豆耐旱性分析[J].植物生理学报,2017,53(08):1479-1488.

[4] 崔桂宾,雷楠,王勇锋,等.黄淮流域部分小麦种质材料抗旱和品质特性的评价及筛选[J].麦类作物学报,2017,37(11):1409-1418.

[5] 杜红阳,刘骨挺,杨清华,等.小麦胚中不同形态多胺含量的变化及其与耐旱性的关系[J].作物学报,2016,42(08):1224-1232.

[6] Akihiko K, Chandra B R, Manikanda B N, et al. Phenotypic and genotypic analysis of drought-resistance traits for development of rice cultivars adapted to rainfed environments[J]. Field Crops Res, 2008, 109: 1-23.

[7] Varshney R K, Langridge P, Graner A. Application of genomics to molecular breeding of wheat and barley[J]. AdvGenet, 2007, 58: 21-55.

[8] Ren H B, Gao Z H, Chen L, et al. Dynamic analysis of ABA accumulation in relation to the rate of ABA catabolism in maize tissues under water deficit[J]. J. Exp. Bot., 2007, 58:211-219.

[9] 刘吉利,赵长星,吴娜,等.苗期干旱及复水对花生光合特性及水分利用效率的影响[J].中国农业科学, 2011, 44(03):469-476.

[10] Mao H, Wang H, Liu S, et al. A trans posable element in a NAC gene is associated with drought tolerance in maize seedlings [J]. Nature Communications, 2015,(6):8326.

[11] 张琰.PEG6000 模拟干旱胁迫对油菜幼苗生理生化指标的影响[J].安徽农业科学,2012,40(20):10363-10364+10379.

[12] 李真,梅淑芳,梅忠,等.甘蓝型油菜 DH 群体苗期抗旱性的评价[J].作物学报,2012,38(11):2108-2114.

[13] 肖庆生. 甘蓝型油菜抗旱相关基因的表达分析[D].北京:中国农业科学院,2011.

[14] 曹翠玲,麻鹏达.植物生理学教学实验指导[M].杨凌:西北农林科技大学出版社,2016.

[15] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社出版社,2000.

[16] 杨春杰,张学昆,邹崇顺,等.PEG-6000 模拟干旱胁迫对不同甘蓝型油菜品种萌发和幼苗生长的影响[J].中国油料作物学报,2007, 29(04):425-430.

[17] 李国领,齐学礼,张志强,罗鹏,辛均安,李延峰,史利霞.不同小麦品种的生理和产量特性对灌浆期干旱胁迫的响应[J].河南农业科学,2018,47(04):8-14.

[18] 郑清岭,杨忠仁,张凤兰,等.沙芥属植物活性氧清除系统对干旱胁迫的响应[J].西北植物学报,2018,38(09):1674-1682.

[19] 王志昊,叶冬梅,何炎红,等.5 种沙生植物丙二醛、脯氨酸和 2 种氧化酶比较[J].分子植物育种,2018,16(11):3727-3731.

[20] 王道杰,桂月靖,杨翠玲,等.油菜抗旱性及鉴定方法与指标 II.油菜芽期抗旱性鉴定指标的研究[J].西北农业学报,2012,21(03): 84-91.

[21] 郭春芳,孙云.干旱胁迫下植物的渗透调节及脯氨酸代谢研究进展[J].福建教育学院学报,2015,16(1):114-118.

[22] Abbasian A, Rad A H S. Investigation the response of rapeseed cultivars to moisture regimes in different growth stages [J]. Journal of Central European Agriculture, 2011, 12(2):353-366.