

# 干旱胁迫对春小麦旗叶生理特征及其根系抗旱基因表达特征的影响

方静<sup>1,3</sup>, 史功赋<sup>1,3</sup>, 魏淑丽<sup>1,2,3</sup>, 程玉臣<sup>2,3</sup>, 张向前<sup>2,3</sup>,  
王建国<sup>2,3</sup>, 安玉<sup>1,3</sup>, 赵小庆<sup>1,2,3</sup>, 路战远<sup>1,2,3</sup>

(1. 内蒙古大学生命科学学院, 内蒙古呼和浩特 010020; 2. 内蒙古自治区农牧业科学院, 内蒙古呼和浩特 010031;  
3. 内蒙古自治区退化农田生态修复与污染治理重点实验室, 内蒙古呼和浩特 010031)

**摘要:** 研究干旱胁迫对春小麦品种旗叶生理特征及其根系抗旱基因表达的影响, 对春小麦抗逆栽培和新品种选育具有重要意义。在大兴安岭西麓旱作区, 以抗旱组及水敏感组春小麦品种为供试材料, 进行干旱(旱棚防雨)和对照(调控补水)2种水分控制处理, 分析干旱胁迫下不同春小麦品种旗叶光合指标、生理指标及根系抗旱基因表达差异。结果表明, 干旱与对照处理间春小麦旗叶光合特性、生理特征及根系抗旱基因表达等指标均存在显著差异( $P < 0.05$ ); 干旱胁迫下春小麦旗叶 *SPAD*、净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )显著降低, 且抗旱组下降幅度显著低于水敏感组; 而生理指标过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、脯氨酸(Pro)均显著升高, 丙二醛(MDA)显著降低; 其中抗旱组中 Pro 含量为  $90.36 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ , 显著高于水敏感组 ( $70.36 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ), MDA 含量 ( $19.82 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ) 显著低于水敏感组 ( $22.05 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ )。 *TaXTH-7A*、*TaWlip19*、*TaWdreb2*、*TaBADHb* 基因在抗旱组中均为高表达, 在水敏感组中均为低表达。相关分析结果表明, *SPAD*、 $T_r$ 、 $P_n$ 、 $G_s$  与干重呈显著正相关, 而胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )、SOD、MDA 呈显著负相关。总之, 干旱胁迫下抗旱组春小麦可以通过主动上调根系抗氧化酶类基因、渗透调节等相关基因表达来提高其旗叶 POD、SOD 等抗氧化酶活性并增加 Pro 等水溶性物质在胞质中的含量, 降低细胞内活性氧浓度, 减少其对细胞的毒害作用, 利于春小麦维持相对较高的光合速率, 从而增强了其对于干旱危害的抵御能力。

**关键词:** 春小麦; 干旱胁迫; 光合特性; 生理指标; 基因表达

中图分类号: S512.1<sup>+</sup>2 文献标志码: A

## Effects of drought stress on physiological characteristics of flag leaves and expression characteristics of drought-resistant genes in roots of spring wheat

FANG Jing<sup>1,3</sup>, SHI Gongfu<sup>1,3</sup>, WEI Shuli<sup>1,2,3</sup>, CHENG Yuchen<sup>2,3</sup>, ZHANG Xiangqian<sup>2,3</sup>,  
WANG Jianguo<sup>2,3</sup>, AN Yu<sup>1,3</sup>, ZHAO Xiaoqing<sup>1,2,3</sup>, LU Zhanyuan<sup>1,2,3</sup>

(1. School of Life Science, Inner Mongolia University, Hohhot, Inner Mongolia 010020, China;  
2. Inner Mongolia Academy of Agricultural & Animal Husbandry Sciences, Hohhot, Inner Mongolia 010031, China;  
3. Inner Mongolia Key Laboratory of Degradation Farmland Ecological Restoration and  
Pollution Control, Hohhot, Inner Mongolia 010031, China)

**Abstract:** The study on the effects of drought stress on the physiological characteristics of flag leaves and the expression of drought-resistant genes in roots of spring wheat varieties is of great significance for stress-resistant cultivation and new variety breeding of spring wheat. In this study, spring wheat varieties in the drought-resistant group and the water-sensitive group were used as test materials in the dry farming area at the western foot of Daxinganling. Two kinds of water control treatments were carried out: drought (rainproof in the dry shed) and control (regulation

收稿日期: 2021-08-01

修回日期: 2022-02-24

基金项目: 内蒙古自治区科技计划重大专项项目(2020ZD005, 2019ZD009, zdzx2018017); 国家自然科学基金项目(31860356); “草原英才”工程领军人才项目; “草原英才”个人培养项目

作者简介: 方静(1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为作物抗逆生理与分子调控网络。E-mail: fangjing721@163.com

通信作者: 赵小庆(1981-), 男, 副研究员, 博士, 主要从事作物抗逆生理与多组学整合数据分析调控网络。E-mail: zhaoxq204@163.com

路战远(1964-), 男, 研究员, 博士, 博士生导师, 主要从事抗逆栽培与保护性农业。E-mail: lzhy2811@163.com

and replenishment of water). The differences of flag leaf photosynthetic indexes, physiological indexes, and root drought resistance gene expression of different varieties of spring wheat under drought stress were systematically analyzed. The results showed that there were significant differences in flag leaf photosynthetic characteristics, physiological characteristics, and root drought resistance gene expression between drought and control treatments ( $P < 0.05$ ). Under drought stress, the relative chlorophyll content, net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), and stomatal conductance ( $G_s$ ) of spring wheat flag leaves decreased significantly, and the decline range of drought-resistant group was significantly lower than that of the water sensitive group. The physiological indexes POD, SOD, and Pro increased significantly, while MDA decreased significantly. Of which, the content of Pro in the drought resistance group was  $90.36 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ , significantly higher than that in the water-sensitive group ( $70.36 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ), but the MDA content ( $19.82 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ) was significantly lower than that in the water-sensitive group ( $22.05 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ). *TaXTH-7A*, *TaWlip19*, *TaWdreb2* and *TaBADHb* gene were highly expressed in drought-resistant group, and lowly expressed in water-sensitive group. The results of correlation analysis showed that relative chlorophyll content,  $T_r$ ,  $P_n$ , and  $G_s$  were significantly positively correlated with dry weight while intercellular carbon dioxide concentration ( $C_i$ ), SOD, and MDA were significantly negatively correlated with it. In brief, under drought stress, drought resistance group spring wheat adjusted up the expression of root antioxidant enzyme genes and osmotic regulation gene automatically to raise the flag leaf POD and SOD activity of antioxidant enzymes, increase the content of Pro and other water-soluble substances in the cytoplasm, reduce the concentration of intracellular reactive oxygen species, decrease its toxic effect on cells, and help spring wheat maintain a relatively high photosynthetic rate. Thus, the resistance to drought stress was enhanced.

**Keywords:** spring wheat; drought stress; photosynthetic characteristics; physiological indicators; gene expression

干旱是影响作物生长发育最主要的自然灾害<sup>[1]</sup>,其导致作物减产已经超过了其他因素造成的减产总和<sup>[2-5]</sup>。小麦(*Triticum aestivum* L.)是三大主粮之一,我国小麦的种植面积及产量仅次于玉米、水稻<sup>[6-7]</sup>。呼伦贝尔市是内蒙古自治区重要的商品粮输出基地<sup>[8]</sup>,春小麦是该地区主要种植作物之一,分布范围较广,种植历史较长。其中,在呼伦贝尔市陈巴尔虎旗、新巴尔虎左旗、牙克石市等大兴安岭西麓旱作区春小麦种植面积最大,约占全市春小麦种植面积的82%<sup>[8]</sup>。因此,对干旱胁迫下春小麦生理特征及其根系基因表达情况的变化特征进行研究,以期为进一步量化春小麦受旱程度和旱区作物抗旱性研究提供理论依据和技术路径。

光合作用对作物生长发育和生产力起到决定性作用<sup>[9-10]</sup>。干旱胁迫会导致春小麦旗叶光合及生理生化指标发生改变。张士昌等<sup>[11]</sup>研究发现,干旱胁迫下抗旱小麦品种产量高于水敏感品种,且抗旱小麦品种旗叶光合速率、蒸腾速率和气孔导度下降幅度均低于水敏感品种。郭程瑾等<sup>[12]</sup>研究不同小麦品种的光合特性发现,干旱胁迫对抗旱性强的品种光合影响要比抗旱性弱的品种低。也有研究表明,土壤含水量是气孔开启程度的决定因素,土壤水分受限限制时小麦叶片气孔导度降低<sup>[13]</sup>。植株受到干旱胁迫时其生理特征也会发生显著变化。前

人研究发现植物受到干旱胁迫时,其细胞内清除活性氧的酶促体系(SOD、POD等)、细胞渗透调节物质(Pro)含量均有升高趋势,能够清除植物机体内活性氧有害物质并减轻叶片组织失水,进而提高作物的抗旱性能<sup>[11,14]</sup>。

植物生长发育和对逆境的诱导反应涉及到复杂的基因表达调控网络<sup>[15]</sup>。研究干旱胁迫下基因表达变化规律是揭示干旱胁迫分子机理的重要手段<sup>[15-16]</sup>。不同基因型春小麦耐旱程度存在着极大的差异性<sup>[17-19]</sup>,且不同春小麦品种对干旱胁迫响应机制和调控途径也存在较大差异。根系作为植物的水分吸收器官,其基因表达变化可直观反映出作物抗旱性的强弱<sup>[18-19]</sup>。周琪等<sup>[20]</sup>研究表明,干旱处理下小麦抽穗期根、茎、叶和穗中木葡聚糖内转糖苷酶基因(*TaXTH-7A*)均有表达,并在根中优势表达。李素等<sup>[21]</sup>通过在小麦两叶一心期连续进行4 d PEG胁迫处理条件下,进一步筛选小麦抗旱基因,*TaBADHb*基因呈上调趋势,且该基因与小麦抗旱性密切相关。秦鹏等<sup>[22]</sup>研究指出,在干旱处理下敏感型小麦叶片*TaWdreb2*、*TaWlip19*基因表达显著低于抗旱型小麦,说明小麦受到干旱胁迫后不同品种的基因表达存在差异,这与小麦品种自身抗旱能力和抗旱调控途径具有一定的相关性。

综上所述,目前对干旱胁迫的研究主要集中在

植株光合特征和生理生化指标动态变化规律上,或分子水平基因表达的单因素研究上,而关于干旱胁迫条件下春小麦开花期光合特性、生理生化指标以及根系抗旱基因表达的系统性研究报道较少,尤其是对于多指标间协同效应的研究更少。本研究以抗旱组 3 个耐早春小麦品种(定西 40 号、龙麦 36 号、龙麦 33 号)和水敏感组 3 个水敏感春小麦品种(农麦 2 号、巴麦 12 号、巴丰 5 号)为研究对象,在大兴安岭西麓旱作区内蒙古自治区农牧业科学院特泥河土壤管理与生态修复科学观测试验站,设置早棚防雨和调控补水 2 个水分控制处理,系统分析各春小麦品种的旗叶生理特征及根系抗旱基因表达差异,明确水敏感组和抗旱组春小麦的各指标差异性,为揭示耐早春小麦对于干旱胁迫的适应机制及抗旱栽培提供了理论依据和实践基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

根据国家现代产业技术体系春小麦抗旱品种的推荐,结合查询前人研究结果和课题组内部的春小麦抗旱性试验验证,筛选出龙麦 36 号(LM36)、龙麦 33 号(LM33)、定西 40 号(DX40) 3 个耐早春小麦品种和农麦 2 号(NM2)、巴麦 12 号(BM12)、巴丰 5 号(BF5) 3 个水敏感品种作为供试材料。

### 1.2 试验地概况

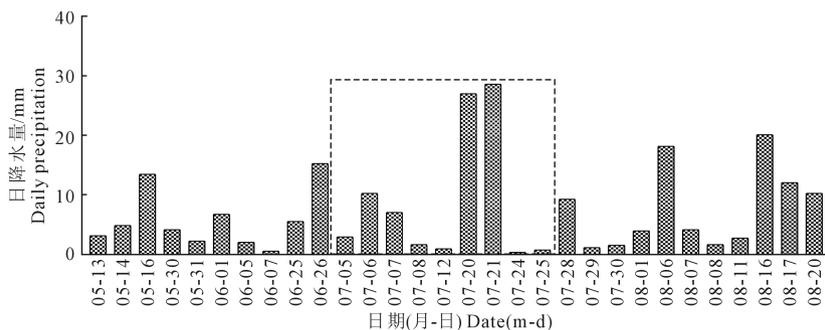
试验于 2019 年在内蒙古自治区农牧业科学院特泥河土壤管理与生态修复科学观测试验站(120°48'E,49°55'N,海拔 650 m)开展。试验区地处中温带半干旱大陆性草原气候区,无霜期 90~105 d,年平均日照时数 2 589 h,地表土质为黑钙土,属于典

型内蒙古农牧交错带大兴安岭西麓黑土地代表。土壤养分:碱解氮 110~120 mg·kg<sup>-1</sup>、速效钾 144 mg·kg<sup>-1</sup>、速效磷 20 mg·kg<sup>-1</sup>,pH 6.8。2000—2019 年平均降水量为 334.86 mm,2019 年特泥河年降水量 330.2 mm,2019 年春小麦全生育期降雨量为 223.9 mm(图 1)。在春小麦全生育期,7 月降雨量最大为 92.0 mm,占全年降水量的 27.86%。

### 1.3 试验设计

试验采用裂区设置,其中,主处理为水分处理,包括干旱(HC)处理和对照(CK)处理;副处理为春小麦品种,主要包括抗旱组(DRG)3 个品种(DX40、LM36、LM33),水敏感组(WSG)3 个品种(NM2、BM12、BF5)共 6 个品种处理,共 12 个处理,每个处理重复 3 次,共 36 个小区,每个小区面积为 9 m<sup>2</sup>,区组间距为 0.5 m,设置 1 m 宽保护行。

基于前期试验结果,春小麦水敏感品种比耐旱品种的开花期提前 15 d 左右。因此,为保证 6 个春小麦品种的水分处理在同一生育期内,2019 年抗旱春小麦品种 DX40、LM36、LM33 的播种日期为 5 月 5 日,水敏感组春小麦品种 NM2、BM12、BF5 的播种日期为 5 月 20 日。播种量均为 300 kg·hm<sup>-2</sup>,行距为 0.15 m。播种时所有肥料一次性施入,其中尿素施入量为 60 kg·hm<sup>-2</sup>、磷酸二铵施入量为 180 kg·hm<sup>-2</sup>、硫酸钾施入量为 30 kg·hm<sup>-2</sup>,后期不追肥,除水分处理外,其他管理方式同大田。干旱处理在早棚内进行,将土壤质量含水量控制在 8%~12%;对照组根据春小麦生长发育所需水量,通过雨水自养与漫灌相结合的方式将土壤质量含水量控制在 25%~30%之间。干旱处理时间为 22 d,于春小麦拔节期(7 月 4 日)开始到春小麦开花后期(7 月 25 日)



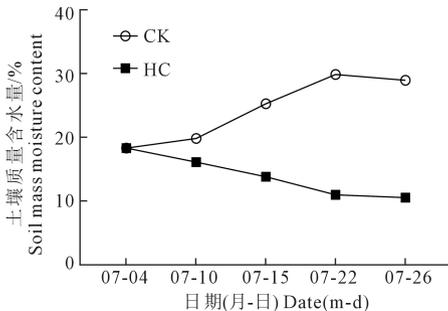
注:图中虚线框为早棚防雨-调控补水的水分控制处理时间,为 7 月 5 日至 7 月 25 日。

Note: The dashed line in the figure shows that the water control treatment time of rainproof and water supplement in dry shed was from July 5 to July 25.

图 1 2019 年春小麦全生育期日降水量分布

Fig.1 Distribution of daily precipitation during spring wheat growth period in 2019

结束。在水分控制处理的 22 d 内,试验共进行 5 次土壤质量含水量监测,监测具体时间为 2019 年 7 月 4 日、7 月 10 日、7 月 15 日、7 月 22 日、7 月 26 日。通过监测干旱处理最终土壤质量含水量为 10.83%,对照处理最终土壤质量含水量为 29.12%,均在试验预设范围内(图 2)。



注:不同处理土壤质量含水量变化情况,对照处理(CK)共灌水两次(7月11日、7月16日),灌水量为:每个处理3次重复共 $2\text{ m}^3$ 。

Note: Changes of soil mass water content under different treatments, irrigation treatment (CK) irrigation twice (July 11, July 16), irrigation amount: each treatment was repeated for 3 times, totaling  $2\text{ m}^3$ .

图 2 2019 年春小麦旱棚及水分监测

Fig.2 Daily precipitation distribution map of the whole growth period of spring wheat in 2019

## 1.4 测定指标及方法

1.4.1 春小麦开花期旗叶光合特性指标测定 在春小麦开花后期(全田 90%以上麦穗中上部小花的内外颖张开,花药散粉且部分籽粒出现灌浆)选择无风无云的晴天进行测定,每小区选取长势均匀的 3 株春小麦测定旗叶光合特性及 SPAD,重复 3 次。

光合特性:采用便捷式光合仪(LI-6800, LI-COR 公司,美国),在 9:00—11:30 将红蓝光源设定为  $1\ 200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,测定春小麦旗叶净光合速率( $P_n$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_r$ )。

SPAD:采用叶绿素测定仪(TYS-A,浙江拓普仪器有限公司)将春小麦旗叶(该叶片与测定光合特性叶片相同)放入叶室内并将叶室完全覆盖,将上下叶室夹紧后读数,每个叶片重复读数 3 次,取平均值作为该植株叶片的 SPAD。

1.4.2 春小麦开花期旗叶生理指标测定 在每个小区内选取长势均匀且具有代表性的春小麦 9 株,用无菌剪刀将春小麦旗叶剪下,无菌水冲洗干净叶片表面的附着物,用吸水纸吸干叶片表面残留的无菌水,锡箔纸包裹样品,做好标记,液氮速冻后置于  $-80^\circ\text{C}$  超低温冰箱保存备用。过氧化物酶(POD)活

性、超氧化物歧化酶(SOD)活性、丙二醛(MDA)含量、脯氨酸(Pro)含量均参照高俊凤<sup>[23]</sup>的方法测定。

1.4.3 春小麦地上部干重指标测定 春小麦开花后期,在每个小区内选取长势均匀且具有代表性的春小麦 5 株,取其地上部称重,重复 3 次。将称完鲜重的春小麦放于烘箱内  $105^\circ\text{C}$  杀青 0.5 h 后,  $80^\circ\text{C}$  烘干至恒重,称重。

1.4.4 春小麦开花期根系样品采集及保存 在每个小区内选取长势相同且具有代表性的春小麦 9 株,选取新鲜幼嫩生长旺盛的根,用无菌水快速清洗根表面的附着物,用吸水纸吸干根系表面残留的无菌水,用无菌剪刀剪成 1 cm 的小段。将 3 次重复的春小麦样品等量混合均匀后,放置于 3 个 5 mL 灭菌的离心管中,做好标记液氮速冻后置于  $-80^\circ\text{C}$  超低温冰箱保存备用,样品用于总 RNA 的提取。

1.4.5 引物的设计与合成 参考 GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) 中的 XTH-7A、Wlip19、Wdreb2、BADHb、Actin(实时荧光定量内参基因)基因 cDNA 序列(GenBank 登录号分别为:MK395550、AB193552.1、AB193608.1、AY050316.1、AK458303.1),利用 Primer5.0 软件设计引物,用于普通 PCR 和实时荧光定量 PCR(RT-qPCR)<sup>[24]</sup>。引物由北京盛元科萌基因生物科技有限公司合成,引物序列信息见表 1。

1.4.6 总 RNA 提取质量检测及反转录 参照 Easy Pure Plant RNA Kit 试剂盒(目录号 ER301,北京全式金生物技术有限公司)。用 1% 的琼脂糖凝胶以及超微量核酸定量仪(NanoDrop 2000,美国)检测提取 RNA 的浓度及质量。记录浓度( $\text{ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ )及 A260/A280 比值。参照 TransScript All-in-One First-Strand cDNA Syn One-Step gDNA Removal thesis SuperMix for qPCR (One-Step gDNA Removal) 试剂盒(目录号 AT341,北京全式金生物技术有限公司)。20  $\mu\text{L}$  反应体系为 Total RNA/ mRNA 800 ng, 5 $\times$ TransScript<sup>®</sup> All-in-One SuperMix for qPCR 4  $\mu\text{L}$ , gDNA remover 1  $\mu\text{L}$ , RNase-free Water Variable。设置 PCR 反应程序为:( $42^\circ\text{C}$  15 min) $\times$ 1;(  $85^\circ\text{C}$  5 s) $\times$ 1;(  $4^\circ\text{C}$   $\infty$ )。将反转录得到的 cDNA(质量浓度为  $1\ \mu\text{g} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ )放置于  $-80^\circ\text{C}$  冰箱保存。

1.4.7 目的基因的 PCR 扩增 25  $\mu\text{L}$  的 PCR 体系为 cDNA( $1\ \mu\text{g} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 2  $\mu\text{L}$ , 2 $\times$ EasyTaq<sup>®</sup> PCR SuperMix 12.5  $\mu\text{L}$ , 上、下游引物( $10\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )各 1  $\mu\text{L}$ , Nuclease-free Water 8.5  $\mu\text{L}$ 。PCR 反应条件为:( $94^\circ\text{C}$  5 min) $\times$ 1;(  $94^\circ\text{C}$  30 s;  $58^\circ\text{C}$  30 s;  $72^\circ\text{C}$  30 s) $\times$ 35;(  $72^\circ\text{C}$  10 min) $\times$ 1;(  $4^\circ\text{C}$   $\infty$ )。

1.4.8 实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 参照 TransStart Tip Green qPCR SuperMix 试剂盒 (目录号 AQ601, 北京金全生物技术有限公司)。荧光定量 PCR 反应体系为 cDNA ( $1 \mu\text{g} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ )  $1 \mu\text{L}$ ,  $2 \times \text{PerfectStart}^{\text{TM}}$  Green qPCR SuperMix  $10 \mu\text{L}$ , 上、下游引物 ( $10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 各  $0.8 \mu\text{L}$ , Nuclease-free Water  $7.4 \mu\text{L}$ 。利用荧光定量 PCR 仪 (Light Cycler 4800 II) 进行 qRT-PCR 扩增, 反应条件:  $95^\circ\text{C}$  预变性  $30 \text{ s}$ ;  $95^\circ\text{C}$  变性  $5 \text{ s}$ ;  $60^\circ\text{C}$  退火  $30 \text{ s}$ ;  $40$  个循环。每个样品设置 3 个生物学重复, 3 个技术重复。

### 1.5 统计分析

春小麦根系抗旱基因表达水平采用  $2^{-\Delta\Delta Ct}$  的计算方法<sup>[19]</sup>,  $\Delta Ct = Ct_{\text{target gene}} - Ct_{\text{actin}}$ 。

采用 Excel 2010 和 IBM SPSS Statistics 22 软件进行春小麦旗叶光合特性、生理指标和根系抗旱基因表达试验数据计算及统计分析, 采用单因素方差分析 (ANOVA), 新复极差法 (Duncan) 的多重比较方法进行差异显著性检验 ( $\alpha = 0.05$ )。当  $P < 0.05$  时具有显著性差异;  $P < 0.01$  时具有极显著差异;  $P > 0.05$  时则无显著性差异。对春小麦旗叶各指标进行 Spearman 相关性分析。利用 GraphPad Prism 8 作图。

表 1 引物序列信息

Table 1 Primer sequence information

| 目的基因<br>Target<br>gene | 引物序列(5'-3')<br>Primer sequence<br>(5'-3')                      | 产物大小<br>Product<br>size/bp | 退火温度<br>Annealing<br>temperature/ $^\circ\text{C}$ |
|------------------------|--|----------------------------|--|
| <i>XTH-7A</i>          | F: ATCCCACCAACGACTTCCAC<br>R: CTGGTCTCTGGGAATGCCA              | 131                        | 57   |
| <i>Wlip19</i>          | F: CAGCCTCGTTTCTCCACTTT<br>R: GACATGGTCGGTCGGGTTTC             | 100                        | 60   |
| <i>Wdreb2</i>          | F: AGATGTTGCTTCTTCCTTGCC<br>R: GATGTGCTCCTTGAATGCTTC           | 162                        | 60   |
| <i>BADHb</i>           | F: GTGGACTCTATTTGGGTGCTTTTGG<br>R: GCACCTTCACTTTTAGCATTCGCCTAC | 231                        | 60   |
| <i>Actin</i>           | F: CTTGTATGCCAGCGGTCCGAACA<br>R: CTCATAATCAAGGCCACGTA          | 241                        | 60   |

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对耐旱春小麦旗叶光合特性的影响

与对照相比, 干旱处理显著降低了春小麦旗叶净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ )、SPAD ( $P < 0.05$ ) (图 3); 而胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 则呈相反结果, 干旱处理下春小麦旗叶  $C_i$  显著增加 ( $P <$

$0.05$ )。其中抗旱组春小麦旗叶  $P_n$  降低  $15.74\%$ ;  $G_s$  下降  $40.74\%$ ;  $T_r$  下降  $34.32\%$ ; 相对叶绿素含量 (SPAD) 降低  $7.58\%$ ;  $C_i$  提高  $7.77\%$ , 而水敏感组  $P_n$  降低  $35.15\%$ ;  $G_s$  下降  $48.98\%$ ;  $T_r$  下降  $39.29\%$ ; SPAD 降低  $13.56\%$ ;  $C_i$  提高  $9.09\%$  (图 3A~E)。表明干旱处理会降低春小麦旗叶  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、SPAD, 增加  $C_i$ , 而抗旱组  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、SPAD 下降幅度和  $C_i$  的上升幅度明显小于水敏感组。

干旱处理下春小麦抗旱组与水敏感组相比, 具有较高的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  和 SPAD。从光合特性的角度来看, 抗旱组春小麦叶片持绿性较好、衰老较慢, 叶片水、气循环与物质交换条件良好, 利于其干物质的积累。因此, 抗旱组春小麦表现出较强的抗旱性, 更能适应干旱环境。

### 2.2 干旱胁迫对耐旱春小麦旗叶生理指标的影响

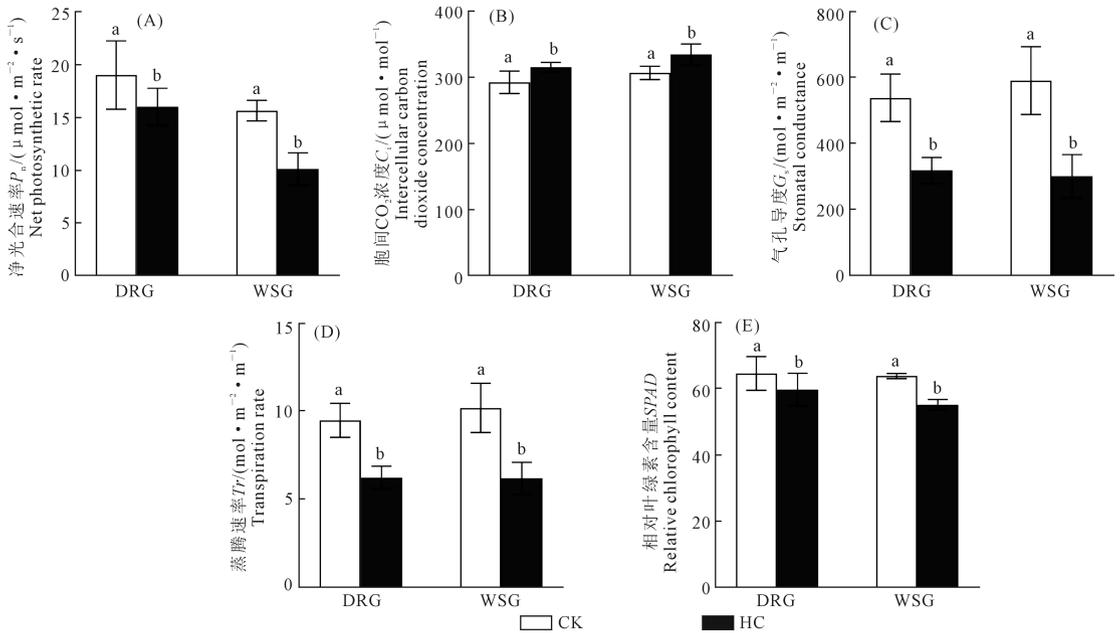
与对照相比, 干旱处理下春小麦旗叶过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性、丙二醛 (MDA)、脯氨酸 (Pro) 含量显著增加 ( $P < 0.05$ ) (图 4); 抗旱组分别提高了  $14.18\%$ 、 $2.00\%$ 、 $29.78\%$ , 而水敏感组分别提高了  $17.06\%$ 、 $7.38\%$ 、 $73.80\%$ ; 其中抗旱组春小麦旗叶 Pro 含量为  $90.36 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ , 水敏感组为  $70.36 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ; 水敏感组春小麦旗叶 MDA 含量比抗旱组提高  $11.24\%$  (图 4A~D)。表明抗旱组生理指标总体变化幅度小于水敏感组, 且抗旱组 Pro 含量明显高于水敏感组, MDA 含量明显低于水敏感组。

综合比较, 抗旱组春小麦旗叶 Pro 含量比水敏感组高, 而 POD、SOD 活性、MDA 含量比水敏感组低。从植株生理指标的角度来看, 抗旱组较水敏感组春小麦旗叶细胞膜脂损伤程度低、叶片组织失水少、抗氧化能力强, 所以抗旱组春小麦能较好地维持春小麦的正常生理功能, 抵抗干旱危害的能力较强。

### 2.3 干旱胁迫对耐旱春小麦根系抗旱基因表达特征的影响

干旱胁迫下, 作物光合生理及植株生理指标均会发生显著变化。而不同春小麦品种其基因型不同。基于文献资料<sup>[19-21]</sup>发现, 在小麦受到干旱胁迫时 *TaXTH-7A*、*TaBADHb*、*TaWdreb2*、*TaWlip19* 等基因会发生显著变化。

本研究中抗旱组春小麦根系基因 *TaXTH-7A*、*TaWlip19*、*TaWdreb2*、*TaBADHb* 相对表达量表现为干旱处理显著高于对照处理, 水敏感组根系基因 *TaXTH-7A*、*TaWlip19*、*TaWdreb2*、*TaBADHb* 相对表达

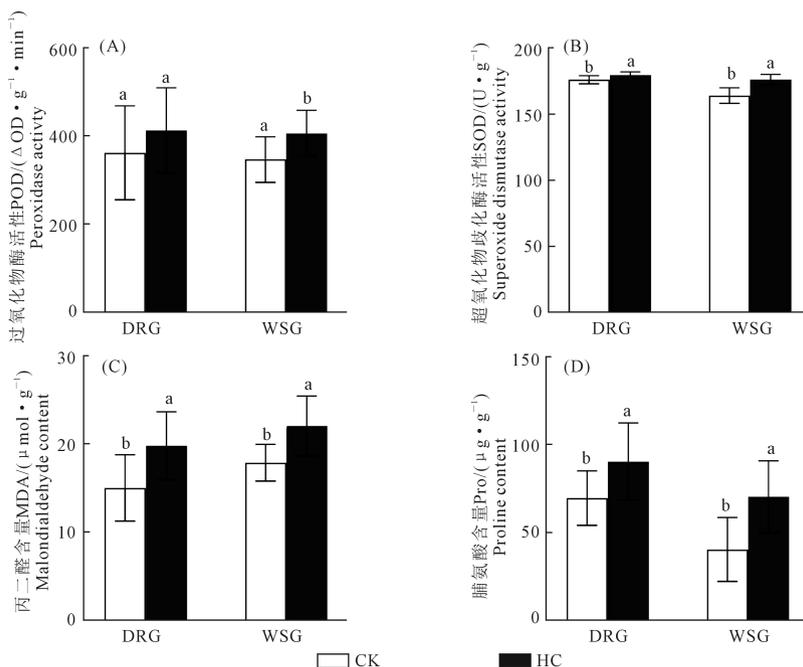


注: (A) 净光合速率; (B) 胞间  $\text{CO}_2$  浓度; (C) 气孔导度; (D) 蒸腾速率; (E) SPAD; DRG: 抗旱组 (DX40、LM36、LM33 三个品种的均值); WSG: 水敏感组 (NM2、BM12、BF5 三个品种的均值)。图上不同小写字母表示同一组别春小麦在不同处理间  $P < 0.05$  水平下显著, 下同。

Note: (A) Net photosynthetic rate; (B) Intercellular carbon dioxide concentration; (C) Stomatal conductance; (D) Transpiration rate; (E) Relative chlorophyll content; DRG: Drought-resistant group (mean value of DX40, LM36 and LM33 varieties); WSG: Water sensitive group (mean value of NM2, BM12 and BF5 varieties). The different lowercase letters above indicate that the same group of spring wheat is significant at the level of  $P < 0.05$  among different treatments, the same below.

图3 干旱处理对抗旱组、水敏感组春小麦旗叶光合特性的影响

Fig.3 Effects of drought treatment on photosynthetic characteristics of flag leaves of spring wheat in drought resistant and water sensitive groups

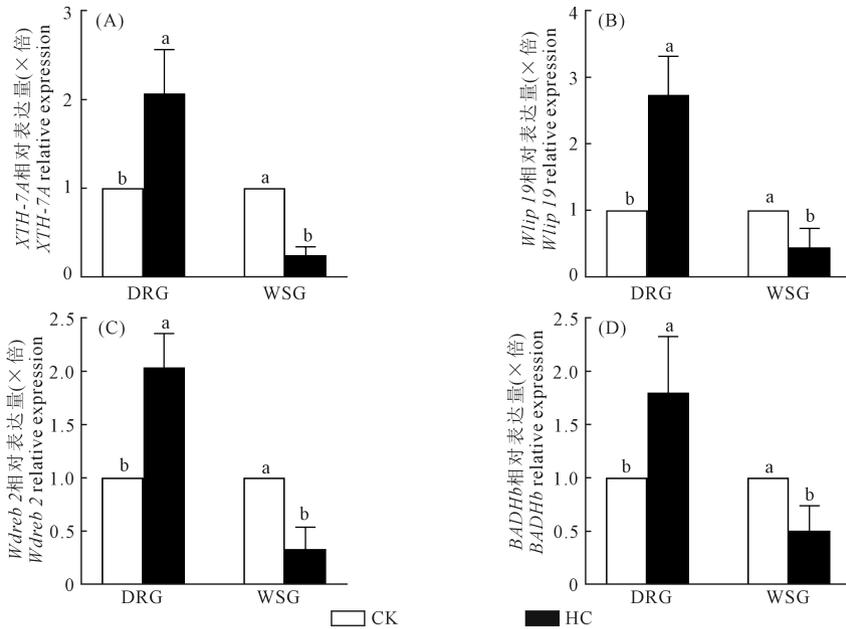


注: (A) 过氧化物酶活性; (B) 超氧化物歧化酶活性; (C) 丙二醛含量; (D) 脯氨酸含量; DRG: 抗旱组 (DX40、LM36、LM33 三个品种的均值); WSG: 水敏感组 (NM2、BM12、BF5 三个品种的均值)。

Note: (A) peroxidase activity; (B) superoxide dismutase activity; (C) malondialdehyde content; (D) proline content; DRG: Drought-resistant group (mean value of DX40, LM36 and LM33 varieties); WSG: Water sensitive group (mean value of NM2, BM12 and BF5 varieties).

图4 干旱处理对抗旱组、水敏感组春小麦旗叶生理指标的影响

Fig.4 Effects of drought treatment on physiological indexes of flag leaf of spring wheat in drought resistant and water sensitive groups



注: (A) TaXTH-7A 相对表达量; (B) TaWlip19 相对表达量; (C) TaWdreb2 相对表达量; (D) TaBADHb 相对表达量; DRG: 抗旱组 (DX40、LM36、LM33 三个品种的均值); WSG: 水敏感组 (NM2、BM12、BF5 三个品种的均值)。

Note: (A) TaXTH-7A relative expression; (B) TaWlip19 relative expression; (C) TaWdreb2 relative expression; (D) TaBADHb relative expression; DRG: Drought-resistant group (mean value of DX40, LM36 and LM33 varieties); WSG: Water sensitive group (mean value of NM2, BM12 and BF5 varieties).

图 5 干旱处理对抗旱组、水敏感组春小麦根系抗旱基因表达的影响

Fig.5 Effects of drought treatment on expression of drought resistance genes in roots of spring wheat in drought resistant and water sensitive groups

量则为干旱处理显著低于对照处理 ( $P < 0.05$ ) (图 5A~D)。干旱处理下抗旱组春小麦根系基因 *TaXTH-7A*、*TaWlip19*、*TaWdreb2*、*TaBADHb* 相对表达量分别比对照显著提高 1.067 倍、1.737 倍、1.036 倍、0.799 倍。而水敏感组春小麦根系基因 *TaXTH-7A*、*TaWlip19*、*TaWdreb2*、*TaBADHb* 相对表达量分别比对照显著降低了 0.735 倍、0.554 倍、0.667 倍、0.496 倍 (图 5A~D)。

综上, 干旱处理下 *TaXTH-7A*、*TaWlip19*、*TaWdreb2*、*TaBADHb* 基因在抗旱组春小麦根系中相对表达量均显著上调, 而在水敏感组中 4 个基因表达均显著下调, 从抗旱基因表达水平上反映出抗旱组春小麦可通过上调抗旱基因表达应对干旱危害。

#### 2.4 干旱胁迫对耐早春小麦地上部干重的影响

与对照相比, 干旱处理下春小麦干重均显著降低 ( $P < 0.05$ ), 抗旱组春小麦干重降低了 27.77%, 而水敏感组降低了 32.39%, 表明干旱处理会显著降低春小麦干重, 抗旱组春小麦可以保持相对较好的生长状况, 积累更多的干物质 (图 6)。

#### 2.5 春小麦生物量与春小麦旗叶生理特征的相关分析

为了明确春小麦生物量与春小麦旗叶生理特征之间的相关关系, 本试验以春小麦地上部干重作为其生物量的代表与上述各指标进行了 Spearman

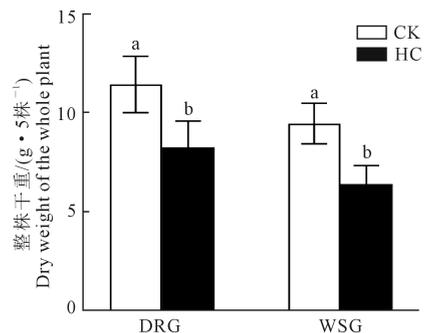


图 6 干旱处理对抗旱组、水敏感组春小麦干重的影响

Fig.6 Effects of drought treatment on dry weight of spring wheat in drought-resistant and water-sensitive groups

相关性分析, 结果见表 2。

春小麦地上部干重与光合指标呈显著正相关的有 4 个: 相对叶绿素含量 ( $X_1$ )、蒸腾速率 ( $X_2$ )、净光合速率 ( $X_3$ )、气孔导度 ( $X_4$ ); 相关系数分别为 0.549、0.604、0.585、0.605。春小麦地上部干重与胞间  $CO_2$  浓度 ( $X_5$ ) 呈显著负相关, 相关系数为 -0.585。

春小麦地上部干重与生理指标呈显著负相关的有 2 个: 超氧化物歧化酶 ( $X_7$ )、丙二醛 ( $X_8$ ), 相关系数分别为 -0.356、-0.440。

表2 春小麦地上部干重与春小麦旗叶生理特征相关系数

Table 2 Correlation coefficient between spring wheat shoot dry weight and physiological characteristics of spring wheat flag leaf

| 指标 Index | Y         |
|----------|-----------|
| $X_1$    | 0.549 **  |
| $X_2$    | 0.604 **  |
| $X_3$    | 0.585 **  |
| $X_4$    | 0.605 **  |
| $X_5$    | -0.585 ** |
| $X_6$    | -0.155    |
| $X_7$    | -0.356 *  |
| $X_8$    | -0.440 ** |
| $X_9$    | -0.078    |

注: \*\*表示在 0.01 水平上极显著相关, \*表示在 0.05 水平上显著相关。Y: 干重;  $X_1$ : 相对叶绿素含量;  $X_2$ : 蒸腾速率;  $X_3$ : 净光合速率;  $X_4$ : 气孔导度;  $X_5$ : 胞间  $\text{CO}_2$  浓度;  $X_6$ : 过氧化物酶;  $X_7$ : 超氧化物歧化酶;  $X_8$ : 丙二醛;  $X_9$ : 脯氨酸。

Note: \*\* indicates a very significant correlation at the level of 0.01, and \* indicates a significant correlation at the level of 0.05. Y: Dry weight;  $X_1$ : Relative chlorophyll content;  $X_2$ : Transpiration rate;  $X_3$ : Net photosynthetic rate;  $X_4$ : Stomatal conductance;  $X_5$ : Intercellular carbon dioxide concentration;  $X_6$ : Peroxidase;  $X_7$ : Superoxide dismutase;  $X_8$ : Malondialdehyde;  $X_9$ : Proline.

### 3 讨论

#### 3.1 耐旱春小麦通过调节叶片水、气循环条件适应干旱逆境

光合作用是植物重要的生理过程之一,也是植物生长发育和产量形成的基础,还是外部生态因子和内部生理因子共同作用的复杂过程<sup>[25]</sup>。本试验在光合特性方面的研究表明,干旱处理下抗旱组和水敏感组春小麦旗叶  $SPAD$ 、 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  显著降低,抗旱组分别降低了 7.58%、15.74%、34.32%、40.74%,而水敏感组分别降低了 13.56%、35.15%、39.29%、48.98%;  $C_i$  显著升高,抗旱组提高 7.77%,水敏感组提高 9.09%,抗旱组各光合指标变化幅度小于水敏感组。本研究结果在前人的研究中也得到了印证<sup>[26-28]</sup>,并得出相同结论,即干旱胁迫会导致春小麦旗叶持绿性差,叶片衰老加快,不利于叶片细胞物质交换,光合作用强度减少,影响春小麦生长发育。

一定条件下,气孔导度 ( $G_s$ ) 和胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 呈正相关关系<sup>[12]</sup>,在干旱和对照两种水分处理下抗旱组春小麦旗叶  $SPAD$ 、 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  下降幅度均小于水敏感组,干旱胁迫对抗旱性强的品种光合作用影响要比水敏感品种低且抗旱性强的品种可以保持相对较高的  $G_s$ ,为  $P_n$  和  $T_r$  提供有利条件,而较高的  $P_n$  和  $T_r$  可以促进作物积累较多的干物质,促使抗旱强的作物保持较高的产量<sup>[29]</sup>。 $C_i$  的上升幅度小于水敏感组,抗旱组  $C_i$  上升幅度较小也说明了  $P_n$  下降是由于非气孔因素导致的,这与张士昌、张东等<sup>[11,28]</sup>的研究结果相同。本研究还发现相对叶

绿素含量、蒸腾速率、净光合速率、气孔导度与干重呈显著正相关。说明以上指标与干物质积累程度密切相关,可通过测定春小麦旗叶光合参数:  $SPAD$ 、 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  等的变化趋势,评估干旱对春小麦生育后期干物质积累的危害程度,进而量化干旱对作物造成的影响。

#### 3.2 耐旱春小麦通过增强抗氧化酶活性和水溶性物质含量缓解干旱损伤

作物在正常生长发育阶段会产生活性氧自由基 (ROS),尽管 ROS 有可能引起有害的氧化,但它也是一种参与控制植物生长发育的信号分子<sup>[30]</sup>,在干旱胁迫下,光抑制和光呼吸会导致大量的 ROS 积累,对作物的细胞膜系统造成伤害,但作物本身会启动相应的机制来激活细胞防御系统进而抵抗逆境危害<sup>[31]</sup>。本试验通过对春小麦旗叶生理指标的研究发现:干旱胁迫下抗旱组、水敏感组春小麦旗叶 POD、SOD、MDA、Pro 均显著升高。在干旱处理下水敏感组春小麦旗叶 POD、SOD、Pro 上升幅度均显著高于抗旱组。这说明在干旱条件下,植物细胞内清除活性氧的酶促体系 (SOD、POD 等) 的含量有升高的趋势,能够帮助清除植物机体内的活性氧有害物质以提高植物的抗旱性<sup>[32-33]</sup>;孙军伟等<sup>[34]</sup>研究表明,在小麦灌浆期遭受干旱胁迫时 Pro 含量急剧上升,在一定程度上减轻叶片组织失水,较好地保持了植株的正常生理功能<sup>[11,35]</sup>,而抗旱性强的品种 Pro 含量显著高于抗旱性弱的品种,渗透物质的增加可以使抗旱性强的品种保持相对较好的水分平衡。干旱处理下,抗旱性强的品种其 MDA 含量上升较小,生物膜损伤程度较小<sup>[36-38]</sup>。这与本研究结果一致。

#### 3.3 耐旱春小麦通过上调抗旱基因表达抵御干旱危害

小麦基因的复杂多样性可能促使小麦在干旱的环境下生长<sup>[16]</sup>,这与小麦基因的表达差异有关。在基因表达方面,我们基于前人的研究结果,在抗旱功能基因和抗旱调节基因方面分别选取了 2 对典型的抗旱相关基因 ( $XTH-7A$ 、 $Wlip19$ 、 $Wdreb2$ 、 $BADHb$ ) 作为对基因表达分析的代表。杨成民等<sup>[39]</sup>研究表明, $XTH-7A$ 、 $BADHb$  基因在植物抗逆过程中编辑产生功能蛋白,直接对植物细胞起到保护作用。周琪等<sup>[20]</sup>研究发现,在干旱胁迫下  $TaXTH-7A$  有利于作物提高渗透调节能力和更好地存活。李素等<sup>[21]</sup>研究表明, $TaBADHb$  基因表达呈上调趋势且该基因与小麦抗旱性密切相关。刘欣等<sup>[40]</sup>研究表明, $Wdreb2$ 、 $Wlip19$  基因在植物抗逆过程中传导信号及参与抗旱相关基因表达的调控。秦鹏等<sup>[22]</sup>研究指出,敏感型小麦叶片在干旱胁迫下的  $TaWdreb2$ 、 $TaWlip19$  基因表达显著低于抗旱性小麦,

说明基因在不同品种小麦受到干旱胁迫后存在表达差异,这与小麦品种的抗旱能力具有一定相关性。在干旱处理下 *XTH-7A*、*Wlip19*、*Wdreb2*、*BADHb* 基因在抗旱组中均为高表达,在水敏感组中均为低表达,抗旱组 4 种基因相对表达量比对照分别显著提高了 1.067 倍、1.737 倍、1.036 倍、0.799 倍,与前人研究结果一致。

另一个有趣的发现是,除 *XTH-7A* 基因外,前人主要在小麦叶片上对 *Wlip19*、*Wdreb2*、*BADHb* 进行基因表达差异的研究,而本试验发现在根系中也可得到与前人相似的结果。由于植物不同的组织细胞生活的环境不同,基因表达具有选择性,因此经过转录产生的 *mRNA* 不完全相同。因此,本试验结果也可为以后的研究提供参考。

## 4 结 论

干旱胁迫下春小麦通过关闭或部分关闭气孔降低气孔导度,减少水分蒸发。光抑制和光呼吸会产生大量 ROS 积累,对作物细胞膜系统造成伤害。抗旱组春小麦积极上调根系抗氧化酶类基因、渗透调节等相关基因表达来提高其旗叶 POD、SOD 等抗氧化酶活性和增加 Pro 等水溶性物质在胞质中的含量,降低细胞内活性氧浓度,减少其对细胞的毒害作用,从而缓解了干旱对春小麦生长的抑制作用。耐早春小麦通过减小根系基因表达与旗叶的光合特性及生理指标的变化幅度,以此增强其干旱适应性。抗旱组春小麦提高抗旱性能并促使其较水敏感组春小麦更能抵御干旱胁迫的危害。因此,抗旱组春小麦的抗旱性较好。

## 参 考 文 献:

- [1] VAROQUAUX N, COLE B, GAO C, et al. Transcriptomic analysis of field-droughted sorghum from seedling to maturity reveals biotic and metabolic responses[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(52): 27124-27132.
- [2] XU L, NAYLOR D, DONG Z B, et al. Drought delays development of the sorghum root microbiome and enriches for monoderm bacteria[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(18): E4284-E4293.
- [3] 黄蕾,潘志华,邵长秀,等.北方旱作农区农业气候资源时空变化特征[J].干旱地区农业研究,2014,32(3):238-243, 262.
- [4] HUANG L, PAN Z H, SHAO C X, et al. Spatiotemporal changing characteristics of agricultural climate resources in northern dry crops farming area[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2014, 32(3): 238-243, 262.
- [5] 胡萌萌,张继宗,张立峰,等.水分胁迫及复水对马铃薯生长发育及产量的影响[J].干旱地区农业研究,2021,39(2):95-101, 121.
- [6] HU M M, ZHANG J Z, ZHANG L F, et al. Effects of water stress and rewating on potato growth and yield[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(2): 95-101, 121.
- [7] 张瑞美,彭世彰,徐俊增,等.作物水分亏缺诊断研究进展[J].干旱地

- [8] 区农业研究,2006,24(2):205-210.
- [9] ZHANG R M, PENG S Z, XU J Z, et al. Research advance in diagnosis of crop water deficit[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2006, 24(2): 205-210.
- [6] 李伟.中国小麦生产的时空演变特征及其影响因素分析[J].中国农业资源与区划,2019,40(10):49-57.
- [7] LI W. Spatiotemporal evolution characteristics and influencing factors of wheat production in China[J]. Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning, 2019, 40(10): 49-57.
- [7] 高敬文,苏瑶,沈阿林.渍害胁迫下小麦生长的响应机理及调控措施研究进展[J].应用生态学报,2020,31(12):4321-4330.
- [8] GAO J W, SU Y, SHEN A L. Research progress of the response mechanism of wheat growth to waterlogging stress and the related regulating managements[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(12): 4321-4330.
- [8] 廉博,王丽君,魏晓军,等.呼伦贝尔市春小麦"二改三减两覆盖"节水提质增效技术集成与应用[J].园艺与种苗,2021,41(4):68-70, 94.
- [9] LIAN B, WANG L J, WEI X J, et al. Technology integration and application of "Two Changes Three Reductions Two Cover" to Saving cost and improving quality and efficiency for Hulun Buir spring wheat[J]. Horticulture & Seed, 2021, 41(4): 68-70, 94.
- [9] SHARP R E, POROYKO V, HEJLEK L G, et al. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407): 2343-2351.
- [10] LIU X Y, CHEN Z, JAHAN M S, et al. RNA-Seq analysis reveals the growth and photosynthetic responses of rapeseed (*Brassica napus* L.) under red and blue LEDs with supplemental yellow, green, or white light[J]. Horticulture Research, 2020, 7(1): e206.
- [11] 张士昌,郭进考,底瑞耀,等.不同水分条件下不同抗旱基因型小麦的产量及旗叶光合特性比较[J].河北农业科学,2009,13(8):4-6.
- [12] ZHANG S C, GUO J K, DI R Y, et al. Comparison of yield and photosynthetic characteristics of flag leaf of different drought resistance wheat varieties under different water conditions[J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2009, 13(8): 4-6.
- [12] 郭程瑾,肖凯,李雁鸣,等.不同生态型小麦品种旗叶光合性能的研究[J].麦类作物学报,2002,22(3):42-46.
- [13] GUO C J, XIAO K, LI Y M, et al. Study on photosynthetic performance of flag leaves in wheat varieties with different ecotypes[J]. Journal of Triticeae Crops, 2002, 22(3): 42-46.
- [13] 牛亚毅,李玉强,王旭洋,等.沙地玉米水分利用效率日变化特征[J].中国沙漠,2019,39(1):142-148.
- [14] NIU Y Y, LI Y Q, WANG X Y, et al. Characteristics of diurnal variation of water use efficiency of maize in sandy land[J]. Journal of Desert Research, 2019, 39(1): 142-148.
- [14] 李国领,齐学礼,张志强,等.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(4):8-14.
- [15] LI G L, QI X L, ZHANG Z Q, et al. Response of physiological and yield characters of different wheat cultivars to drought stress at grain filling stage[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2018, 47(4): 8-14.
- [15] ZHU J K. Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2000, 124(3): 941-948.
- [16] 刘露露,陈雷,张春艳,等.两个小麦 LEA 基因的特征及其对非生物胁迫的响应[J].中国农业科学,2014,47(19):3736-3745.
- [17] LIU L L, CHEN L, ZHANG C Y, et al. Characterization of two LEA genes and their response to abiotic stresses in wheat[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(19): 3736-3745.
- [17] 田梦雨,李丹丹,戴廷波,等.水分胁迫下不同基因型小麦苗期的形态生理差异[J].应用生态学报,2010,21(1):41-47.
- [18] TIAN M Y, LI D D, DAI T B, et al. Morphological and physiological

- differences of wheat genotypes at seedling stage under water stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(1): 41-47.
- [18] YOUSFI N, SLAMA I, GHNAYA T, et al. Effects of water deficit stress on growth, water relations and osmolyte accumulation in *Medicago truncatula* and *M. laciniata* populations[J]. Comptes Rendus Biologies, 2010, 333(3): 205-213.
- [19] 马富举,李丹丹,蔡剑,等.干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响[J].应用生态学报,2012,23(3):724-730.  
MA F J, LI D D, CAI J, et al. Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(3): 724-730.
- [20] 周琪,冯燕茹,李嵩,等.小麦 TaXTH-7A 基因的克隆及抗旱性鉴定[J].农业生物技术学报,2019,27(9):1521-1532.  
ZHOU Q, FENG Y R, LI S, et al. Cloning and drought resistance identification of TaXTH-7A gene in wheat (*Triticum aestivum*)[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2019, 27(9): 1521-1532.
- [21] 李素,姜鸿明,宫德村,等.48份冬小麦主要田间农艺性状的主成分分析及抗旱性综合评价[J].山东农业科学,2014,46(7):25-30.  
LI S, JIANG H M, GONG D C, et al. Principal component analysis of primary agronomic characters and comprehensive evaluation on drought resistance of 48 winter wheat cultivars[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2014, 46(7): 25-30.
- [22] 秦鹏,刘秉焱,韩翠英,等.水分胁迫下不同抗旱性小麦品种叶片转录因子表达差异研究[J].西北植物学报,2016,36(11):2267-2272.  
QIN P, LIU B Y, HAN C Y, et al. Comparative expression of two function-known transcription genes in different drought tolerance wheat cultivars under water deficit stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2016, 36(11): 2267-2272.
- [23] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.  
ZOU Q. Experimental guidance for plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [24] 苏少锋,赵一萍,李蓓,等.不同发育时期蒙古马睾丸组织中 GH 和 IGF-I及其受体的表达[J].中国农业大学学报,2019,24(1):52-60.  
SU S F, ZHAO Y P, LI B, et al. Expression profiles of GH, IGF-I and their corresponding receptors in testicular tissue of Mongolian horses at different developmental stages[J]. Journal of China Agricultural University, 2019, 24(1): 52-60.
- [25] 张凯,张勃,王润元,等.CO<sub>2</sub>浓度升高对半干旱区春小麦光合作用及水分生理生态特性的影响[J].生态环境学报,2021,30(2):223-232.  
ZHANG K, ZHANG B, WANG R Y, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on the characteristics of photosynthesis and water physiological-ecological of spring wheat in semi-arid area in China[J]. Ecology and Environment Sciences, 2021, 30(2): 223-232.
- [26] 韩梅,孙绿,李玉刚,等.干旱胁迫对不同品种小麦旗叶光合特性及产量的影响[J].中国农学通报,2019,35(26):6-12.  
HAN M, SUN L, LI Y G, et al. Drought stress: effects on photosynthetic characteristics of flag leaf and yield of wheat varieties[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(26): 6-12.
- [27] 许卫霞,于振文.水磷耦合对小麦耗水特性和子粒产量的影响[J].植物营养与肥料学报,2008,14(5):821-828.  
XU W X, YU Z W. Effects of irrigation and phosphorus fertilizer application on water consumption characteristics and grain yield of winter wheat[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14(5): 821-828.
- [28] 张东,刘艳,张晗,等.甘草叶片形态结构和光合作用对干旱胁迫的响应[J].植物研究,2021,41(3):449-457.  
ZHANG D, LIU Y, ZHANG H, et al. Response of photosynthesis and leaf morphological characteristics to drought stress in *Glycyrrhiza uralensis*[J]. Bulletin of Botanical Research, 2021, 41(3): 449-457.
- [29] 朱荣,虎芳芳,李亚婷,等.花后干旱对春小麦光合特性及产量的影响[J].广东农业科学,2015,42(17):1-5.  
ZHU R, HU F F, LI Y T, et al. Effects of drought after flowering on photosynthetic characteristics and yield of spring wheat[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2015, 42(17): 1-5.
- [30] WANG S C, LIANG D, LI C, et al. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 51: 81-89.
- [31] WUDICK M M, LUU D T, MAUREL C. A look inside: localization patterns and functions of intracellular plant aquaporins[J]. New Phytologist, 2009, 184(2): 289-302.
- [32] 李国领,齐学礼,张志强,等.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(4):8-14.  
LI G L, QI X L, ZHANG Z Q, et al. Response of physiological and yield characters of different wheat cultivars to drought stress at grain filling stage[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2018, 47(4): 8-14.
- [33] 李红叶,翟秀珍,张少聪,等.外源褪黑素对干旱胁迫小麦发芽及幼苗生理特性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2021,49(6):75-84.  
LI H Y, ZHAI X Z, ZHANG S C, et al. Effect of exogenous melatonin on seed germination and leaf physiological characteristic of wheat seedling under drought stress[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2021, 49(6): 75-84.
- [34] 孙军伟,杨子光,孟丽梅,等.小麦灌浆期抗旱性鉴定指标研究[J].安徽农业科学,2019,47(15):21-23.  
SUN J W, YANG Z G, MENG L M, et al. Screening identification indexes of drought resistance at grain-filling stage in wheat[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2019, 47(15): 21-23.
- [35] 马仲炼,周航飞,冉春艳,等.甜菜碱和水杨酸对干旱胁迫下辣椒开花结果期生理特性的影响[J].三峡生态环境监测,2019,4(2):57-63.  
MA Z L, ZHOU H F, RAN C Y, et al. Effects of exogenous glycine betaine and salicylic acid on physiological characters of hot pepper (*Capiscum annum L.*) under drought stress during blossom and fruit period[J]. Ecology and Environmental Monitoring of Three Gorges, 2019, 4(2): 57-63.
- [36] 叶德练,齐瑞娟,张明才,等.节水灌溉对冬小麦田土壤微生物特性、土壤酶活性和养分的调控研究[J].华北农学报,2016,31(1):224-231.  
YE D L, QI R J, ZHANG M C, et al. Study of saving-irrigation regulated the soil microbial characteristics, soil enzyme activities and soil nutrient in the winter wheat field[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2016, 31(1): 224-231.
- [37] 张永杰,徐文修,任毅,等.干旱胁迫对春小麦不同品种(系)苗期生理生化指标的影响[J].中国农学通报,2018,34(12):7-12.  
ZHANG Y J, XU W X, REN Y, et al. Drought stress: effects on physiological and biochemical indexes of different spring wheat varieties (lines)[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2018, 34(12): 7-12.
- [38] XU Z S, NI Z Y, LIU L, et al. Characterization of the TaAIDFa gene encoding a CRT/DRE-binding factor responsive to drought, high-salt, and cold stress in wheat[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2008, 280(6): 497-508.
- [39] 杨成民,王宏芝,孙振元,等.利用基因枪共转化法获得转 bar 与 P5CS 基因黑麦草[J].草地学报,2005,13(1):34-38.  
YANG C M, WANG H Z, SUN Z Y, et al. Co-transformation of bar and P5CS gene using bombardment on *Lolium perenne L.*[J]. Acta Agrestia Sinica, 2005, 13(1): 34-38.
- [40] 刘欣,李云.转录因子与植物抗逆性研究进展[J].中国农学通报,2006,22(4):61-65.  
LIU X, LI Y. Transcription factors Related to plant Stress-Tolerance[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(4): 61-65.