

甘蓝型油菜抗旱性鉴定研究进展

蔡东芳,张书芬,何俊平,朱家成,王建平,文雁成,曹金华,赵磊,王东国
(河南省农业科学院经济作物研究所/农业部黄淮海油料作物重点实验室/
河南省油料作物遗传改良重点实验室,郑州 450002)

摘要:甘蓝型油菜抗旱育种的最终目的是培育干旱条件下节水、高产的新品种。笔者通过形态及生长发育指标、生理生化指标(光合作用、渗透调节、抗氧化酶活性、内源激素、水分利用率等)、产量和品质指标、综合评价指标等对油菜抗旱性鉴定研究进行了回顾式分析,认为水分胁迫对油菜不同时期形态及生长发育具有重要影响。通过回顾式研究,对甘蓝型油菜抗旱性鉴定研究的现存问题进行分析,并对相关指标与技术展开讨论,以期对油菜抗旱性研究和生产提供参考。同时甘蓝型油菜抗旱性分子机制的阐明必然将油菜抗旱育种研究带入一个崭新的阶段。

关键词:甘蓝型油菜;干旱胁迫;抗旱鉴定;抗旱育种

中图分类号:S565.4,S332.4

文献标志码:A

论文编号:casb16090004

Drought Resistance Identification in *Brassica napus*

Cai Dongfang, Zhang Shufen, He Junping, Zhu Jiacheng, Wang Jianping,

Wen Yancheng, Cao Jinhua, Zhao Lei, Wang Dongguo

(Industrial Crops Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences/
Key Laboratory of Oil Crops in Huanghuaihai Plains, Ministry of Agriculture/
Key Laboratory of Oil Crop Genetic Improvement in Henan Province, Zhengzhou 450002)

Abstract: The goal of drought-resistant breeding of rapeseed (*Brassica napus* L.) is to cultivate water-saving and high-yield new varieties under drought conditions. In this research, drought-resistance identification of rapeseed was studied through morphological and growth indicators, physiological and biochemical indexes (including photosynthesis, osmotic adjustment, antioxidant enzyme activity, endogenous hormones, water use efficiency, etc.), yield and quality indexes, and comprehensive evaluation indexes, etc. It was found that water stress had an important influence on the morphology and growth of rapeseed at different stages. The existing problems in drought resistance identification of rapeseed were analyzed by retrospective study, while the relevant indexes and techniques were discussed to provide references for research and production of rapeseed drought resistance. It is concluded that the molecular mechanism of rapeseed drought resistance would bring drought resistance breeding to a new stage.

Key words: *Brassica napus*; drought stress; drought resistance identification; drought resistance breeding

0 引言

干旱是人类面临的生态环境中最为严重的自然灾

害。干旱严重影响农作物的正常生长发育和产量,也限制了作物的种植区域。油菜作为国内需水量较大的

基金项目:河南省基础与前沿技术研究计划项目“油菜干旱胁迫下的DNA甲基化分析”(162300410152);国家自然科学基金面上项目“油菜种质资源抗旱性鉴定技术体系构建及耐旱分子机理解析”(31271763);河南省重大科技专项“芝麻油菜新品种选育与机械化生产技术研究”(151100111200);国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-13);国家重点研发计划项目“油菜杂种优势利用技术与强优势杂种创制”(2016YFD0101300)。

第一作者简介:蔡东芳,女,1985年出生,重庆梁平人,助理研究员,博士,研究方向:油菜遗传育种。通信地址:450002 河南省郑州市花园路116号河南省农业科学院, Tel:0371-65723101, E-mail:caidongfang16@126.com。

通讯作者:张书芬,女,1965年出生,河南唐河人,研究员,博士,主要从事油菜遗传育种和栽培技术研究。通信地址:450002 河南省郑州市花园路116号河南省农业科学院, Tel:0371-65729554, E-mail:shufenzhang2010@163.com。

收稿日期:2016-09-01, **修回日期:**2016-12-01。

作物,耐旱性较差。干旱对油菜产量的影响取决于干旱发生的时期以及干旱持续的时间。干旱所带来的气温升高也会影响油菜的产量和品质,导致冬油菜出现早花和早薹现象,降低油菜抵抗外界不良环境条件的能力^[1-2]。解决油菜干旱问题最经济、有效的手段就是培育油菜抗旱新品种。抗旱品种具有较强的干旱耐受能力,可以减轻干旱造成的产量损失。筛选和培育油菜抗旱新品种,首先需要准确鉴定品种的抗旱性,筛选抗旱性的评价指标。

植物遭受干旱等非生物逆境胁迫时,为尽可能地存活生长并减少产量损失,会产生一系列形态结构、生理生化等适应性变化^[3-4]。抵御干旱胁迫最初的反应及存活机制即通过叶片卷曲、气孔关闭等来减少蒸腾速率和冠层温度,从而提高水分利用率^[5-6]。随着干旱胁迫程度的增加,一些渗透调节因子如脯氨酸、可溶性糖、甜菜碱等在植物细胞中积累维持细胞膨压。大量抗氧化酶如超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等活性也发生显著变化来抵御干旱胁迫^[7]。因此,作物抗旱性状是复杂的综合性状,同时受到作物类型、干旱时间及程度的影响,给作物抗旱鉴定工作带来了巨大的困难和挑战。笔者简要概述了近年来干旱胁迫对油菜各项生长发育形态指标、生理生化指标(包括光合作用、渗透调节、抗氧化酶活性、内源激素和水分利用率)及产量和品质相关性状等各方面影响的研究进展,旨在为深入开展油菜抗旱性研究、培育油菜抗旱新品种提供理论参考。

1 油菜抗旱性鉴定研究

1.1 形态及生长发育指标

植物在干旱胁迫下的一系列生理生化反应最终都会体现在外部形态及生长发育上,这些指标能够比较直观地反映植物适应干旱胁迫的能力。前人已做过大量关于水分胁迫对油菜不同时期形态及生长发育指标的影响,以期筛选出直观可靠的评价指标。研究发现,在PEG模拟油菜芽期干旱胁迫条件下,相对活力指数、芽苗总长、总鲜重、总干重,种子发芽时间,发芽率等均可以作为油菜芽期抗旱性鉴定的评价指标^[8-10]。其中茎粗是衡量植株生长健壮的重要指标。油菜在干旱胁迫条件下,茎粗随着干旱处理时间的延长而急剧下降,与抗旱性呈正相关^[11-13]。

植物通过根系直接感应土壤含水量的变化,因此,根系在植物干旱胁迫下扮演着十分重要的角色。根系性状如根长、根鲜重、根干重、根表体积、侧根体积和干重等都被证实可以作为油菜抗旱性鉴定指标^[14-15]。李真等^[14]认为干旱对根系生长影响最为明显,根干重可

作为油菜苗期抗旱性的评价指标。朱宗河等^[11]通过对花前和花后干旱胁迫下多项形态及农艺性状考查分析发现,根系性状是甘蓝型油菜不同基因型间耐旱性的重要体现。

植物叶片在干旱胁迫下的形态及生理反应,对减少水分散失、提高水分利用率起非常重要的作用。叶片相关性状如叶片相对含水量、叶面积和叶绿素含量等,随着干旱胁迫时间的延长和胁迫程度的增大,其值下降幅度变大,均可用于筛选油菜抗旱种质^[11,12,16-18]。除此之外,气孔是植物与外界环境进行气体和水分交换的通道,气孔密度及开度与植物抗旱性紧密相关^[19]。研究发现,气孔导度、气孔阻力和气孔限制值等被证实都可作为油菜抗旱性鉴定的评价指标^[13,16-17]。

1.2 生理生化指标

1.2.1 光合作用 植物遭受干旱逆境胁迫下,光合作用等一系列生理生化活动都会受到一定程度的影响。大量研究表明,在干旱胁迫下,作物的光合强度下降,而抗旱性较强的材料能维持相对较高的光合速率或净光合生产率^[20-21]。干旱胁迫可造成油菜净光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度、蒸腾速率等下降,下降幅度与胁迫时间呈正相关,且抗旱性弱的材料下降幅度大^[13,22]。白鹏等^[13]发现,气孔导度和蒸腾速率抗旱系数下降幅度与材料的抗旱性呈正相关,抗旱性强的材料气孔导度和蒸腾速率抗旱系数的下降幅度大于抗旱性弱的材料,表明这2个指标可以用来反映油菜品种的抗旱性。

干旱胁迫下,作物的气孔调节会导致蒸腾强度的改变,继而影响叶片温度和冠层温度。Eslam等^[16]研究发现油菜花期在干旱胁迫下,叶片温度均显著高于对照,且不同材料之间增加幅度不一样,因为认为叶温可以用来筛选油菜抗旱材料。同时王道杰等^[23]也指出,油菜品种在无处理和水分胁迫处理条件下,抗旱性强的品种叶面温度均高于抗旱性弱的品种,水分胁迫下两者温度相差更明显。近年来,冠层温度也被证实与作物抗旱性相关,可以作为作物抗旱性的评价指标。Fanaei等^[24]研究发现干旱会造成叶温升高,冠层温度与大气温度的差值降低,相关分析发现在干旱胁迫下这2个指标与籽粒产量呈显著负相关,因此认为可以用这2个指标来筛选油菜干旱胁迫下的高产种质。Ardestani等^[17]通过比较2个不同抗旱性材料的各项生理指标发现,随着干旱胁迫程度的增加,冠层温度与冠层温度和大气温度的差值呈上升趋势,且抗旱的材料表现出较低的冠层温度值。

1.2.2 渗透调节 渗透调节是植物抵御干旱逆境的一种重要的生理机制。在干旱胁迫条件下,植物可以通过

提高体内渗透调节物质含量来降低细胞渗透势,维持体内的水分平衡,保证细胞各种生理过程正常进行。普遍认为,植物通过渗透调节作用适应干旱逆境,抗旱性强的材料渗透调节能力较强^[25-26]。Ma等^[27]研究发现油菜在水分缺失的环境下,不同发育时期的渗透调节能力不同,其中开花期的渗透调节能力在减轻干旱对油菜产量的影响上起最主要的保护作用。目前,脯氨酸、丙二醛、可溶性糖和可溶性蛋白含量是油菜干旱胁迫下研究最多的渗透调节物质。随着干旱胁迫时间的延长,脯氨酸、丙二醛、可溶性糖和可溶性蛋白含量相对值总体表现出上升趋势,其中丙二醛含量相对值与抗旱性呈负相关,其他3个指标与抗旱性呈正相关,且抗旱性较强的材料,渗透调节物质积累量越多,表明这4个指标均可以作为油菜抗旱性鉴定的评价指标^[9,13,18,23]。

1.2.3 抗氧化酶活性 在正常环境下,植物体内的活性氧处于平衡状态,细胞不会受到活性氧的伤害。但在干旱等逆境胁迫条件下,植株细胞内活性氧大量累积,导致细胞内的大分子物质及其他组分受损,阻碍植物的正常代谢和生长,甚至死亡。植物体内的抗氧化酶防御系统可以清除活性氧的累积,保护植物免遭伤害^[28-29]。前人的研究发现,植物遭受干旱胁迫条件下,不同的抗氧化酶活性变化趋势也不同,且没有得出一致性的结论^[30-32]。Abedi等^[33]研究发现干旱胁迫导致SOD和POD酶活性增强,CAT酶活性降低,抗旱性强的材料在正常灌溉和胁迫条件下均保持最高的酶活性,早敏感材料均保持最低的酶活性。而白鹏等^[13]认为随着干旱胁迫时间的增加,SOD、POD和CAT活性相对值的变化趋势均是先上升后下降,上升幅度与抗旱性呈正相关,下降幅度与之成负相关。谢小玉等^[18]认为在干旱胁迫下,抗旱性强的材料SOD相对值保持在较低水平,其他材料呈现出先升高后下降的趋势;而抗旱性强的材料POD活性相对值随干旱胁迫时间延长先升高后下降,增加幅度与抗旱性成正比,其他材料POD活性相对值随干旱胁迫时间的延长和强度的增大而增大,但增加幅度较小。并且,Xia等^[34]对油菜在干旱胁迫下抗氧化酶活性和抗氧化酶相关基因的表达同时进行了分析,发现油菜品种‘Y6’与白芥的体细胞杂种后代‘W146’SOD、POD酶活性和抗氧化酶编码基因(如Cu/ZnSOD、MnSOD和APX等)的表达均高于油菜品种‘Y6’,认为‘W146’主要通过高效的抗氧化系统来减少干旱造成的氧化损伤。可以看出,油菜在干旱胁迫下各种氧化酶活性与抗旱性存在一定的关联,其具体的生理和遗传机制还有待进一步研究证实。

1.2.4 内源激素 植物在干旱胁迫的适应机制中,内源

激素的调节起到了不可替代的作用。研究表明,植物通过调节如吲哚乙酸IAA和脱落酸ABA等内源激素的浓度变化来调控一系列生理生化过程达到适应干旱的效果。其中,ABA在植物应对干旱逆境条件下发挥重要作用。在干旱胁迫下,植物内源激素ABA水平随之升高,以调控植物的某些生理过程,进而提高植物的抗旱性^[35]。干旱胁迫等非生物逆境下,ABA信号转导途径已经研究得比较清楚,主要通过依赖ABA和不依赖ABA 2种信号转导途径构成的复杂遗传网络来完成^[36-37]。最新研究发现,干旱诱导植物体内ABA浓度的升高,被ABA受体PYL9感受到,最终激活衰老相关基因的表达,从而导致“源”组织老叶衰老,同时增强了植物“库”组织的渗透调节能力,最终促使植物对水分、养分进行库源的再分配,从而提高作物抗旱性^[38]。Qaderi等^[39]发现在干旱胁迫下,油菜苗期叶片的ABA含量显著升高。Wan等^[40]认为ABA介导的气孔响应过程具有剂量依赖性,可以通过增加内源ABA浓度或增强保卫细胞对激素的响应来实现。其中蛋白法尼基转移酶的 α 和 β 亚基,作为ABA介导气孔响应的负调节因子,通过基因工程的手段得到的油菜转基因植株,其抗旱性和产量保护作用已被田间实验所证实。因此认为可以通过ABA介导气孔反应的遗传操作实现甘蓝型油菜抗旱品种的培育。

1.2.5 水分利用率 水分利用效率(WUE)是指作物在缺水条件下的耐旱性和对有限水分的高效利用能力^[41]。提高作物的WUE是作物在缺水条件下实现抗旱节水和高产的重要机制,育种家们已将改良作物的WUE作为未来农业生产上抗旱节水的研究重点。目前,普遍认为提高作物WUE主要有3条途径:(1)在干旱胁迫条件下,作物利用根系从土壤中吸收和保存更多的水分供给地上部;(2)在干旱逆境条件下,作物通过一系列生化适应过程,尽可能地获得更多的光合产物和生物学产量;(3)作物将尽可能多的光合产物转运到籽粒产量中,获得高的收获指数和WUE。Ge等^[42]发现重度干旱胁迫导致玉米在营养生长和生殖生长期水分利用率都呈明显下降趋势;而中度干旱胁迫导致玉米在生长前期和中期水分利用率表现出一直升高,在生长后期又表现出急剧下降的趋势。Pieters等^[43]发现在干旱胁迫下2个水稻品种的WUE值都呈现升高的趋势,但随着胁迫时间的延长,抗旱品种表现为一直升高的趋势,而干旱敏感材料表现为缓慢升高达到临界值,最后2个品种的WUE值都下降到处理前水平。白鹏等^[13]发现,抗旱性弱的油菜材料在干旱处理条件下,水分利用率的抗旱系数分别呈现出上升一下降与一直

下降的趋势,抗旱性强的材料则均为上升趋势,且 *WUE* 相对值与材料抗旱性呈正相关。

1.3 产量和品质

作物抗旱育种的最终目的是培育干旱条件下节水、高产的新品种。作物对干旱的适应性和抵抗能力最终要体现在产量上,产量指标是鉴定植物抗旱性的最可靠的指标。相关分析发现油菜在干旱胁迫下,分枝数、单株角果数、角果粒数、角果长、千粒重与单株产量呈极显著正相关,这些指标随着干旱时间的延长,其值均呈下降趋势,都可以用来反映油菜品种的抗旱性^[11-12]。油菜对干旱胁迫最敏感的时期主要在花期和角果形成期,此时期遭遇干旱会造成油菜产量显著下降^[26,44]。Ghobadi 等^[44]认为花期干旱会造成最大产量损失达 30.3%,角果期达 20.7%。研究发现油菜在干旱胁迫下产量的减少,主要取决于每株角果数受干旱程度的影响,角果粒数和千粒重对产量减少的贡献不大^[16,26]。Norouzi 等^[26]认为油菜在开花期遭遇干旱胁迫造成的产量损失与单株角果数的减少的相关性达到 33%,与每角粒数减少的相关性只有 6%。干旱不仅影响油菜的生长发育和产量,对油菜品质也会有不同程度的影响。普遍认为干旱会导致油菜含油量下降,蛋白质和硫甙含量升高^[1,44]。Aslam 等^[45]研究发现干旱会造成亚油酸、亚麻酸含量升高;油酸、饱和脂肪酸含量下降。

1.4 综合评价指标

作物耐旱性非常复杂,是作物在干旱逆境胁迫下各种形态、生理和代谢反应的综合性状,同时容易受外界环境的相互作用。不同基因型间、同一基因型不同发育时期,同一发育时期不同处理程度,抵御干旱胁迫的内在机制均不同。因此,单一指标很难全面准确地评价材料的耐旱性,近年来人们也开始采用综合评价方法来鉴定品种的耐旱性,使鉴定结果更接近品种实际的耐旱性。综合评价方法主要有抗旱总级别值法、隶属函数法、灰色关联度分析法、聚类分析及主成分分析等,已在其他作物如小麦^[46]、水稻^[47]、大豆^[48]、棉花^[49]、胡麻^[50]等作物上得到大量应用。朱宗河等^[11]利用主成分分析、隶属函数分析和聚类分析对甘蓝型油菜花前和花后耐旱性进行分类和综合评价,筛选出 2 个在花前和花后均表现出高度耐旱的油菜种质。谢小玉等^[18]采用综合抗旱系数、抗旱指数、聚类分析、灰色关联度分析相结合的方法,对 10 个甘蓝型油菜苗期抗旱性进行评价,发现叶片相对含水量、丙二醛、叶面积可作为油菜抗旱种质筛选的评价指标。

2 存在的问题及展望

目前,油菜抗旱性鉴定研究已取得一定的进展,同

时也存在一些问题,主要体现在以下几个方面。(1)目前油菜抗旱性鉴定多在温室或干旱棚里进行,而油菜生产在大田环境下,因此需要在大田自然干旱条件下进行抗旱性鉴定及验证;(2)作物抗旱性最终要体现在产量上,而前人的鉴定工作大多没有涉及产量指标,因此需要将产量及产量构成因素作为以后抗旱性鉴定的最终评价指标;(3)虽然前人的研究已经鉴定出一些抗旱评价指标,但这些评价指标并没有统一的评价标准。特别是一些形态和生理生化指标,由于材料处理时期和处理程度的不同,可能得出不一样的结论,很难全面且准确地评价其抗旱性。有必要借助一些分子手段(如同工酶、分子标记、抗旱相关基因的表达等)来评价品种的抗旱性,最终形成一套公认的、快速的、有效的油菜抗旱评价体系。例如 Abedi 等^[33]利用 PAGE 技术检测到 8 种 SOD 同工酶和 5 种 POD 同工酶,其中 Mn-SOD 和 POD-4、POD-5 同工酶的表达在干旱胁迫下显著增强,因此认为同工酶也可以鉴定油菜品种的抗旱性。而这些新型指标尚未在甘蓝型油菜的耐旱性方面作深入研究,还有待进一步研究证实。

因此,在今后油菜抗旱研究中,需要结合不同材料、不同处理时期、不同处理程度,进行系统深入地抗旱性鉴定和研究。最重要的是将室内鉴定和大田试验相结合,获得科学可靠的结果,以确保科学地制定应对干旱的对策措施,确保油菜高产稳产。同时随着全球自然环境不断恶化,极端天气频繁发生,干旱的同时也往往伴随着其他不利环境条件的发生。因此,也需要加强干旱与其他非生物胁迫共同作用对油菜生长发育的影响研究。作物的抗旱机理非常复杂,是作物在干旱逆境胁迫下生长发育、形态结构与生理生化等相互作用的结果。近年来,人们也尝试在分子水平上对油菜抗旱机理进行探讨和解析,以期明确油菜响应干旱逆境的主要代谢途径和信号调控机理。例如 He 等^[51]通过全基因组结构域分析方法,鉴定到 287 个 *WRKY* 基因包含有 343 个 *WRKY* 结构域,其中有 3 个 *BnaWRKY* 基因同时在低温、盐和干旱胁迫下表达量均发生显著变化,认为这 3 个基因在非生物逆境胁迫中扮演着多功能的作用,可以用来培育多抗的油菜新品种。因此,油菜抗旱分子机理的阐明必然将油菜抗旱育种研究带入一个崭新的阶段。

参考文献

- [1] Champolivier L, Merrien A. Effects of water stress applied at different growth stages to *Brassica napus* L. var. *oleifera* on yield, yield components and seed quality[J]. European Journal of

- Agronomy,1996,5(3):153-160.
- [2] Sinaki J M, Heravan E M, Rad A H S, et al. The effects of water deficit during growth stages of canola (*Brassica napus* L.) [J]. American- Eurasian Journal of Agriculture Environment Science, 2007,2(4):417-422.
- [3] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development,2009,29(1):185-212.
- [4] Fang Y, Xiong L Z. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants[J]. Cellular and Molecular Life Sciences,2015,72(4):673-689.
- [5] Collins N C, Tardieu F, Tuberosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: where do we stand[J]. Plant Physiol,2008,147(2):469-486.
- [6] Reddy A R, Chaitanya K V, Vivekanandan M. Drought induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants[J]. Journal of Plant Physiology,2004,161(11):1189-1202.
- [7] Seki M, Umezawa T, Urano K, et al. Regulatory metabolic networks in drought stress responses[J]. Current Opinion in Plant Biology,2007,10(3):296-302.
- [8] 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(4):425-430.
- [9] 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(3):84-91.
- [10] Willenborg C, Gulden R, Johnson E, et al. Canola: germination characteristics of polymer-coated canola (*Brassica napus* L.) seeds subjected to moisture stress at different temperatures[J]. Agronomy Journal,2004,96:786-791.
- [11] 朱宗河,郑文寅,张学昆.甘蓝型油菜耐旱相关性状的主成分分析及综合评价[J].中国农业科学,2011,44(9):1775-1787.
- [12] 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.
- [13] 白鹏,冉春艳,谢小玉.干旱胁迫对油菜蕾薹期生理特性及农艺性状的影响[J].中国农业科学,2014,47(18):3566-3576.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Eslam B P. Evaluation of physiological indices, yield and its components as screening techniques for water deficit tolerance in oilseed rape cultivars[J]. Journal of Agricultural Science and Technology,2009,11(4):413-422.
- [17] Ardestani H G, Rad A H S. Impact of regulated deficit irrigation on the physiological characteristics of two rapeseed varieties as affected by different potassium rates[J]. African Journal of Biotechnology,2012,11(24):6510-6519.
- [18] 谢小玉,张霞,张兵.油菜苗期抗旱性评价及抗旱相关指标变化分析[J].中国农业科学,2013,46(3):476-485.
- [19] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. Nature,2003,424:901-908.
- [20] 杜伟莉,高杰,胡富亮,等.玉米叶片光合作用和渗透调节对干旱胁迫的响应[J].作物学报,2013,39(3):530-536.
- [21] 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.
- [22] 蒙祖庆,宋丰萍,刘振兴,等.干旱及复水对油菜苗期光合及叶绿素荧光特性的影响[J].中国油料作物学报,2012,34(1):40-47.
- [23] 王道杰,桂月靖,杨翠玲,等.油菜抗旱性及鉴定方法与指标 III. 油菜苗期抗旱性及鉴定指标筛选[J].西北农业学报,2012,21(5):108-113.
- [24] Fanaei H R, Galavi M, Kafi M, et al. Amelioration of water stress by potassium fertilizer in two oilseed species[J]. International Journal of Plant Production,2009,3(2):41-54.
- [25] 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.
- [26] Norouzi M, Toorchi M, Salekdeh G H, et al. Effect of water deficit on growth, grain yield and osmotic adjustment in rapeseed[J]. Journal of Food, Agriculture & Environment,2008,6(2):132-138.
- [27] Ma Q F, Sharoniknam R N, Turner D W. Responses of osmotic adjustment and seed yield of *Brassica napus* and *B. juncea* to soil water deficit at different growth stages[J]. Australia Journal of Agricultural Research,2006,57(2):221-226.
- [28] 薛鑫,张芊,吴金霞.植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用[J].生物技术通报,2013(10):6-11.
- [29] Huseynova I M, Nasrullayeva M Y, Rustamova S M, et al. Differential responses of antioxidative system to soil water shortage in barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes[J].Advances in Biological Chemistry,2014,4(6):351-359.
- [30] Ashraf M. Inducing drought tolerance in plants: recent advances[J]. Biotechnology Advances,2010,28(1):169-183.
- [31] Faize M, Burgos L, Faize L, et al. Involvement of cytosolic ascorbate peroxidase and Cu/Zn- superoxide dismutase for improved tolerance against drought stress[J]. Journal of Experimental Botany,2011,62(8):2599-2613.
- [32] Amini R. Drought stress tolerance of barley (*Hordeum vulgare* L.) affected by priming with PEG[J]. International Journal of Farming and Allied Sciences,2013,2(20):803-808.
- [33] Abedi T, Pakniyat H. Antioxidant enzyme changes in response to drought stress in ten cultivars of oilseed rape (*Brassica napus* L.)[J]. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding,2010,46(1):27-34.
- [34] Xia L, Yang L, Sun N, et al. Physiological and antioxidant enzyme gene expression analysis reveals the improved tolerance to drought stress of the somatic hybrid offspring of *Brassica napus* and *Sinapis alba* at vegetative stage[J]. Acta Physiologiae Plantarum,2016,38(4):1-10.
- [35] 师晨娟,刘勇,荆涛.植物激素抗逆性研究进展[J].世界林业研究,2006,19(5):21-26.
- [36] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi- Shinozaki K. ABA- dependent and ABA- independent signaling in response to osmotic stress in plants[J]. Current Opinion in Plant Biology,2014,21(21C):133-139.
- [37] Kim T H. Mechanism of ABA signal transduction: Agricultural highlights for improving drought tolerance[J]. Journal of Plant Biology,2014,57(1):1-8.

- [38] Zhao Y, Chan Z, Gao J, et al. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2016, 113(7):1949-1954.
- [39] Qaderi M M, Kurepin L V, Reid D M. Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate change: temperature, carbon dioxide and drought[J]. Physiologia Plantarum, 2006, 128(4):710-721.
- [40] Wan J, Rebecca G, Ying J, et al. Development of Drought-Tolerant Canola (*Brassica napus* L.) through Genetic Modulation of ABA-mediated Stomatal Responses[J]. Crop Science, 2009, 49(5):1539-1554.
- [41] 张正斌, 徐萍, 董宝娣, 等. 水分利用效率——未来农业研究的关键问题[J]. 世界科技研究与发展, 2005, 27(1):52-61.
- [42] Ge T, Sui F, Bai L, et al. Effects of water stress on growth, biomass partitioning, and water-use efficiency in summer maize (*Zea mays* L.) throughout the growth cycle[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34(3):1043-1053.
- [43] Pieters A J, Núñez M. Photosynthesis, water use efficiency, and $\delta^{13}\text{C}$ in two rice genotypes with contrasting response to water deficit[J]. Photosynthetica, 2008, 46(4):574-580.
- [44] Ghobadi M, Bakhshandeh M, Fathi G, et al. Short and long periods of water stress during different growth stages Of canola (*Brassica napus* L.): effect on yield, yield components, seed oil and protein contents[J]. Journal of Agronomy, 2006, 5(2):336-341.
- [45] Aslam M N, Nelson M N, Kailis S G, et al. Canola oil increases in polyunsaturated fatty acids and decreases in oleic acid in drought-stressed Mediterranean-type environments[J]. Plant Breeding, 2009, 128(4):348-355.
- [46] 白志英, 李存东, 孙红春, 等. 小麦代换系抗旱生理指标的主成分分析及综合评价[J]. 中国农业科学, 2008, 41(12):4264-4272.
- [47] 胡标林, 扬平, 万勇, 等. 东乡野生稻BILs群体苗期抗旱性综合评价及其遗传分析[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(2):249-256.
- [48] 王燕平, 任海祥, 孙晓环, 等. 不同基因型大豆花荚期抗旱性综合评价[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(1):37-44.
- [49] 刘光辉, 陈全家, 吴鹏昊, 等. 棉花花铃期抗旱性综合评价及指标筛选[J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(1):53-62.
- [50] 罗俊杰, 欧巧明, 叶春雷, 等. 重要胡麻栽培品种的抗旱性综合评价及指标筛选[J]. 作物学报, 2014, 40(7):1259-1273.
- [51] He Y, Mao S, Gao Y, et al. Genome- Wide Identification and Expression Analysis of WRKY Transcription Factors under Multiple Stresses in *Brassica napus*[J]. PLoS One, 2016, 11(6): e0157558.