

高粱抗旱研究综述

张国琴¹, 葛玉彬¹, 张正英¹, 贺春贵²

(1. 甘肃省农业科学院作物研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 从抗旱性鉴定、抗旱机理和抗旱分子水平3个方面, 综述了高粱抗旱种质筛选、干旱胁迫下高粱形态和生理响应和抗旱分子水平研究, 并对高粱抗旱育种进行了展望。

关键词: 高粱; 抗旱性; 种质筛选; 抗旱机理; 分子水平

中图分类号: S514 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-1463(2018)06-0067-06

doi: 10.3969/j.issn.1001-1463.2018.06.019

A Review of Drought Resistance of Sorghum

ZHANG Guoqin¹, GE Yubin¹, ZHANG Zhengying¹, HE Chungui²

(1. Institute of Crop, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China; 2. Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: In terms of drought resistance identification, mechanism of drought resistance and drought resistant molecular level of sorghum, summarizes the drought resistant germplasm screening of sorghum, sorghum morphological and physiological responses under drought stress and drought resistance molecular level study, and the drought resistance breeding of sorghum was prospected.

Key words: Sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]; Drought resistance; Germplasm screening; Drought resistance mechanism; Molecular level

高粱(*Sorghum bicolor* (L.) Moench)是世界上第五大禾谷类作物, 具有生物产量高、抗旱、耐涝、耐盐碱等特性。甜高粱作为高粱的变种, 茎秆中含糖量较高, 其成分主要是蔗糖、果糖和葡萄糖, 是饲草、酿酒、工业淀粉以及生物能源的重要原材料, 在我国西北地区农业产业结构调整, 草食畜牧业发展及生态改良与保护方面具有重要作用。干旱是影响高粱生产持续稳定发展的主要限制因子之一, 因此, 改良和提高高粱品种的抗旱性和节水性已成为关注的重要课题。高粱的栽培区域主要在“三北”地区, 有效提高高粱抗旱性, 对节约水资源和发展干旱、半干旱地区农业生产具有重大意义^[1-2]。我们总结了与高粱抗旱有关的文献, 旨在为高粱抗旱性的进一步研究提供参考。

1 高粱抗旱性鉴定

1.1 高粱抗旱性鉴定方法

农作物抗旱性鉴定方法通常分为种子萌发期、苗期和全生育期鉴定。种子萌发期抗旱性鉴定通常采用人工气候箱^[3]、恒温室培养^[4], 进行水培^[5]及土培^[6]等模拟实验。高粱萌发期抗旱性鉴定指标以萌发抗旱指数为主, 种子萌发期的发芽势、发芽指数等可作为抗旱性鉴定的相关指标。苗期抗旱性鉴定即利用模拟干旱^[7]、旱后复水^[8]以及反复干旱法^[9]等进行抗旱性鉴定, 以确定高粱抗旱生理生化指标、渗透调节和抗氧化耐旱途径。研究发现, 高粱苗期叶片长势和根系长势可作为抗旱性鉴定指标^[10], 同时高粱幼苗中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性也可作为抗旱性鉴定指标^[4], 干旱胁迫

收稿日期: 2018-03-29

基金项目: 甘肃省农业科学院地科技合作项目“饲用高粱新品种引进选育与推广”(2017GAAS9); 甘肃省重大科技专项计划项目“饲用甜高粱种质创新及栽培技术研究与示范”(1502NKDA005-1-1); 甘肃省农业科学院科技支撑计划项目“饲草高粱新品种选育与示范”(2017GAAS44); 甘肃省农业科学院中青年基金项目“高粱A3细胞质资源创制与高丹草亲本系选育”(2015GAAS33); 兰州市科技计划项目“甜高粱新品种引育及高产栽培技术研究与示范推广”(2014-2-19)。

作者简介: 张国琴(1987—), 女, 甘肃靖远人, 研究实习员, 硕士, 主要从事高粱遗传育种研究工作。联系电话: (0) 18794780268。Email: zhanggq0828@126.com。

通信作者: 贺春贵(1961—), 男, 甘肃庆阳人, 教授, 博士生导师, 主要从事农业及牧草虫害治理的教学与科研、农业产业化研究工作。Email: hechungui008@qq.com。

迫下这 3 种酶的活性均有不同程度的增强。全生育期抗旱鉴定是在人工控制水分及其他环境条件的干旱棚、抗旱池、生长箱或人工气候箱内人工模拟干旱, 研究不同生育期内水分胁迫对作物生长及产量的影响, 或以田间自然土壤水分状况为对照, 比较指标的变化来评价作物的抗旱性。高粱全生育期抗旱性鉴定可以采用抗旱系数和抗旱指数作为主要指标, 兰巨生等^[11]提出的抗旱指数法(抗旱指数 = 抗旱系数 × 旱地产量 / 所有品种旱地平均产量), 是对 Chionoy 提出的抗旱系数进行的改进, 在作物抗旱鉴定研究中取得了良好的效果。

1.2 高粱种质资源抗旱性鉴定现状

1.2.1 环境胁迫与抗旱性

作为育种的基础材料, 作物种质资源的抗旱性研究对于育种工作有着非常重要的意义^[12]。Rosenow 等^[13]在干旱条件下对高粱种质资源进行田间调查, 筛选出对干旱有明显响应的时期为开花前和籽粒灌浆期, 从中鉴定出一些种质资源在这两个时期都表现出抗旱性, 但在相同的基因型中并没有发现在这两个时期都表现出高水平的抗旱性。Rad 等^[14]利用抗旱指数对伊朗国家植物基因库中的高粱种质资源进行筛选, 筛选出 3 个耐旱性高粱种质资源 Gorgan 1、Qaenat 和 KC90016。吕鑫等^[15]利用主要农艺性状的抗旱系数和抗旱指数对 25 个饲用甜高粱恢复系进行全生育期抗旱性鉴定, 筛选出高粱品种 53423 抗旱性强, ZZ 苏丹草抗旱性差。王瑞等^[16]对国内外稳定遗传的 61 份高粱品种分为 A、B 两组进行全生育期抗旱性鉴定, 从中筛选出抗旱性强的材料 14 份, 在国内外材料中均未发现 1 级抗旱性材料, 且从 2、3 级抗旱性材料来看, 国外抗旱材料比国内材料所占的百分比高, 比较分析结果为 BE35 / 糖和 A2 早 B / Tx623-5B 比 B35 具有更好的抗旱丰产性能。

来自苏丹的高粱具有耐旱性、好的营养品质和抗虫抗病的特性, 是全世界用来改良种质资源的主要来源^[17]。Assar 等^[18]对苏丹的 40 个高粱基因型在干旱条件下进行了系统的研究, 依据相对产量从中鉴定出高粱品种 Arfa Gadamak、Wad Ahmed、El-Najada、Korcola 和 ICSR 92003 等具有较好的抗旱性, 这些品种可以作为抗旱育种的亲本。Mutavaa 等^[19]以来自不同地区的五大类高粱种质资源为材料, 在干旱条件下, 以生理指标和产量性状(叶绿素含量、叶片温度、单位面积籽粒数、单个籽粒重、收获指数)作为鉴定指标, 结果

表明, 在干旱胁迫下美国高粱优良系具有更高的穗粒数和粒重, 而 guinea 和 bicolor 最低; 美国高粱优良系和 caudatum 基因型的收获指数和产量都达到最高, 并且在干旱条件下, 在所有的高粱种类中, caudatum 产量更稳定。

1.2.2 光敏性与抗旱性

Md 等^[20]以来源于亚洲和非洲的 36 个光周期敏感型高粱品种为材料, 研究了光周期敏感型高粱开花前的抗旱性, 结果显示, 在干旱条件下来自非洲的高光敏型品种开花前抗旱性比亚洲品种强, 大多数亚洲高光敏型品种对开花前的干旱胁迫表现出中等抗性。Patrick^[21]等利用干燥剂(KI, NaClO₃、KClO₃)模拟法对开花后高粱抗旱性进行研究, 以产量和籽粒质量作为指标, 结果发现, 干燥剂处理对高粱品种产量和籽粒质量的影响都有显著差异。开花后经干燥剂处理的抗旱品种 P898012 产量和籽粒质最高, 而开花后非抗旱品种 P898012P89001 和 TX7078 产量和籽粒质最低。

1.2.3 开花后持绿性与抗旱性

高粱开花后的持绿性是一个重要的耐旱特性, 目前鉴定持绿性状的方法是在田间干旱环境下, 于特定的生长发育时期去鉴定。众所周知, 依据田间进行抗性鉴定是很难完成的, 通常需要将品种在稳定的干旱条件下, 多年多地进行重复种植才能获得对持绿性状有价值的鉴定。Burke 等^[22]研究了一种快速鉴定开花后持绿性种质资源的方法, 在水分充足条件下, 对高粱开花期叶片进行进行高温和室温处理, 利用叶绿素荧光法检测组织伤害程度, 结果发现在温度处理后叶片组织细胞间具有更高的蔗糖浓度, 显示出更高的叶绿素荧光率。Rajarajan 等^[23]对 100 多份高粱品种持绿性与抗旱性进行研究, 结果显示, 干旱条件下, 叶片相对含水量、叶绿素相对含量和持绿性是选择抗旱品种重要指标。并且依据持绿性状生理表现进行聚类分析, 耐旱基因型和非耐旱基因型簇是分开的。

2 高粱抗旱机理

2.1 形态特征

当植物体受到干旱胁迫时, 其形态特征及体内的生理生化物质会产生一系列反应和变化。高粱在遇到干旱胁迫时会通过一定的形态特征抵御干旱^[24]。干旱条件下, 高粱通过有效叶片卷曲、直立、改变开张角度来减少叶片蒸腾面积, 通过增加蜡质层厚度减少水分散失, 通过改变气孔特性提高蓄水性和渗透调节降低渗透势, 而保存水

分、抵御干旱^[25]。邵艳军等^[26]研究表明, 干旱胁迫下高粱叶片有较高的水势和水分质量分数。水分的高效吸收对作物耐旱性具有决定性作用, 高粱根系发达且水势低使其具有较强的吸水能力。Blum 等^[27]研究表明, 高粱具有扎根深、分布广和分枝多的根系特征。在有限水分条件下, 吸水的多少由根系深度决定, 深层吸水差是由于根长不够所致。Robertson 等^[28]观察到, 高粱根系每天以 3.4 cm 的稳定速率下伸, 直到开花后约 10 d。张喜英等^[29]的实验表明, 干旱情况下, 高粱每层根长、密度均大于充分供水, 根系根长生长增加, 有利于根系吸收贮存于深层土壤的水分, 减轻干旱胁迫。研究发现持绿性高粱品种 B35 和非持绿性高粱品种三尺三在干旱胁迫下, B35 有较大的根冠比、总根长和根表面积。

2.2 生理生化

王艺陶^[30]研究表明, 干旱胁迫下抗旱型品种对光能的捕获和转化能力较强, 具有较高的光合生产潜力。高抗旱品种吉杂 305 的离体叶片失水速率在各时期的升幅均小于其他品种, 并且相对含水量的降幅均显著小于高度干旱敏感品种高粱吉杂 127。干旱胁迫下植物主要通过积累脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等各种无机物和有机物来提高细胞液浓度, 降低渗透势, 以提高细胞的保水能力, 适应干旱胁迫。汤章城等^[31]认为, 抗旱品种叶片中游离脯氨酸含量在总游离氨基酸中的比例大于不抗旱品种, 脯氨酸的积累与高粱抗旱性呈正相关。邵艳军等^[26]研究表明, 高粱的渗透调节物质主要是可溶性糖和可溶性蛋白。贺志理等^[32-33]研究证明, 干旱引起的渗透胁迫诱导了根系高亲和系统的活性和合成, 刺激了钾离子的积累。

干旱胁迫会使细胞内活性氧自由基增加, 导致细胞遭受氧化危害, 作物需动员整个防御系统抵抗干旱胁迫诱导的氧化伤害, 而保护性酶系统中 POD、SOD 和 CAT 的活性高低就成为控制伤害程度的决定因素, 能较好地反映植物对逆境的适应能力。王艺陶等^[30]研究认为干旱胁迫下 4 个高粱品种的 POD、SOD 和 CAT 活性较对照均显著升高, 高抗旱品种吉杂 305 的升高幅度较大, 说明吉杂 305 对自由基的清除能力较强, 对于干旱胁迫是适应力较强。邵艳军^[26]研究表明, 高粱抗氧化酶主要是 CAT。Nxele 等^[34]认为甜高粱在干旱和盐碱胁迫下过氧化氢含量在细胞中得到积累, 导致叶片叶绿素含量显著的降低, 而总脯氨酸含量

却是显著增加, 加剧了细胞角质层过氧化作用, 从而使细胞死亡和生物产量减少。高粱在干旱胁迫初期 SOD、POD、CAT 活性升高, 但随着干旱胁迫时间的延长和强度的增加, SOD、POD 及 CAT 活性则不同程度的下降, 说明适度干旱胁迫能增强植物对干旱的适应性^[35-36]。

3 高粱抗旱性的分子水平研究

3.1 高粱抗旱性 QTL 定位

抗旱性是由多基因控制的复杂生物学性状。近年来, 国内外学者对高粱抗旱性 QTL 定位及其抗旱的分子机制进行了一系列的研究。持绿性作为高粱开花后抗旱性的一个主要性状, 研究者采用不同遗传背景的重组近交系(RIL)和近等基因系(NIL)群体, 并结合分子遗传学手段研究持绿数量性状位点(QTL)。Tao 等^[37]用 QL39 × QL41 组合的 RIL 群体, 5 个地点 3 个生长季鉴定出 3 个持绿 QTL 区域, 位于不同连锁群上, 在连锁群 B 上的区段 3 个试验中表达一致。Kebede 等^[38]用 SC56 × TX7000 组合的 RIL 群体, SC56 为持绿亲本, 在 5 个环境中发现了 9 个 QTL 与持绿性有关, 位于 7 个连锁群上, 大多数 QTL 解释表型变异为 10% ~ 15%。Hausmann 等^[39]用 IS9830 × E36-1 和 N13 × E36-1 两个组合的 RIL 群体, 用复合区间作图法找到持绿 QTL 5 ~ 8 个, 解释表型变异 31% ~ 42%。赵辉等^[40]以甜高粱 LTR108 为父本, 籽粒高粱 654 为母本杂交获得重组自交系群体 244 个株系, 对比分析了 2 种水分环境下的株高表型, 发现无论是 CK 组还是 T 组, 其主效 QTLs 均以位于 Chrom-1、Chrom-6、Chrom-7 的遗传力非常高。在 Chrom-7 的 105CM-120CM 的区域上, CK 组和 T 组都定位到影响株高的 QTLs, 但只有在 CK 组检测到影响鲜重和干重的 QTLs, 在 T 组没有出现对应的峰值, 这说明水分胁迫影响了此区域基因的表达, 进而对鲜重、干重性状造成了不良影响, 可见此区域存在影响高粱抗旱性的 QTLs。

3.2 高粱抗旱性相关基因及机制

尽管有关高粱抗旱性的主效 QTL 到目前为止还没有通过图位克隆技术获得相应的候选基因, 但随着高粱基因组序列的完成, 为高粱抗旱及抗逆相关基因的克隆提供了有效保证。国内外许多学者相继开展了高粱抗旱性相关性状关键基因克隆及相关机制研究工作。韩小东等^[41]分离了克隆了高粱 ERECTA 基因, 并对其序列结构分析

以及苗期对干旱胁迫响应的表达模式分析,结果显示, *Sb ER1*和 *Sb ER2* 基因均在高粱茎和叶中表达,而且其表达水平均随着干旱胁迫程度的加深而逐渐提高,所以 *Sb ER1* 和 *Sb ER2* 两个基因可以作为优良候选基因应用于基因工程。刘洋等^[42]克隆了高粱 (*Sorghum bicolor*)*Sb SKIP* 基因,并转入烟草进行抗旱功能分析。结果表明, *Sb SKIP* 基因表达提高了烟草植株的干旱耐受能力,从而为进一步研究 *Sb SKIP* 基因功能提供依据,同时该基因的克隆和功能分析为创制转基因抗旱材料提供了基础资料。通过克隆高粱 *HKT* (high affinity potassium transporter) 基因家族 3 个成员 *Sb HKT1*; 4、*Sb HKT1*;5 和 *Sb HKT2*;1, 并转入拟南芥进行功能分析,结果表明高粱 *HKT* 基因不仅在作物耐盐方面具有重要作用,同时在植物抗旱中也具有一定的功能。

硅作为地壳的主要组成元素,近来有大量研究表明,在小麦、玉米、水稻中硅可以有效提高其抗旱性^[43-47]。在干旱胁迫下用硅处理过的高粱比未处理的蒸腾效率显著降低,同时叶片的蓄水量也比未处理的高。有研究表明,在盐胁迫下,硅可调节多胺和氨基环丙烷的表达水平^[45],并且干旱和盐胁迫下可引起许多植物多胺和乙烯积累水平的改变。Yin 等^[46]验证,在干旱胁迫下多胺(PAs)和乙烯积累水平的改变与硅介导的抗旱性有关,从而认为硅提高高粱的抗旱性是由于通过调节多胺类物质和氨基环丙烷表达水平的平衡;多胺类物质增加和氨基环丙烷减少表达延缓叶片衰老,参与调节根的可塑性,增加根冠比,有助于增加根系对分水的吸收,进而揭示了硅元素调节高粱抗旱性的机制。

小 RNA 是由 20~24 个核苷酸序列组成的非编码 RNA,其中具有代表性的是 microRNA(miRNA)。miRNA 涉及到植物发育的各个方面,其中包括叶片模式、分生组织功能和根模式等。近年来有研究表明,在许多植物中 miRNA 参与干旱和非生物胁迫下的调控。Hamza^[47]等以苏丹地区 11 个具有遗传多样性的高粱栽培品种为材料,研究在干旱胁迫下,根据已知在非生物胁迫下解除对作物产生伤害调控的 8 个 miRNA (*sbi-miR160*, *sbi-miR166*, *sbi-miR16*, *sbi-miR168*, *sbimiR393*, *sbi-miR 396*, *sbi-miR397-5p* and *sbi-miR398*) 在高粱中的表达水平及模式^[48],进而帮助选择高粱抗旱性品种,用以高粱品种改良。表明 8 个 miRNA

在这些高粱品系中呈动态表达模式,这种动态表达模式可能是 miRNA 在这些高粱品系中耐旱机制的普遍表现,从而说明高粱 miRNA 具有提高高粱和其它禾谷类作物抗旱性的潜能。

水孔蛋白(aquaporin .AQP)是近年发现的一类专一运输水分的质膜或液泡膜上 26-30KD 的膜上内在蛋白,与离子通道、甘油通道等功能通道蛋白同属 MIP(major intrinsic protein)蛋白家族。邵艳军等^[26]在高粱苗期首次进行了水孔蛋白和抗旱关系的功能研究,以不同抗旱性高粱品种晋中 405 (抗旱性较弱)和晋杂 12(抗旱性强),通过 PEG 胁迫处理,以未处理材料作为对照。抗旱性强的品种晋杂 12 在 PEG 胁迫下 PIP1 在叶片伸长区表达较多,增长倍数较大;抗旱性差的品种晋中 405 在 PEG 胁迫蛋白表达增多,但不明显。表明质膜 PIP1 参与了高粱叶片的伸长和生长过程,在水分的快速运输和通透以及细胞的迅速增长伸长中起到了一定作用,并在干旱胁迫条件下的作用加强,使高粱植株有较好的抵御干旱能力,在一定程度上揭示了高粱的抗旱机理。

4 问题与展望

目前,研究者已对多份高粱品种进行抗旱性鉴定,但这些鉴定均以单纯评价抗旱性为主,筛选的材料性状差、产量低,育种家很少选用^[49]。高粱抗旱性鉴定和评价方法各有利弊,萌发期抗旱性鉴定除了干旱条件外,还跟种子的发芽力有很大的关系。苗期鉴定抗旱性具有时间短、容量大、重复性强和简便易行等优点^[50],农业生产上以产量作为抗旱性的主要评价依据,但苗期鉴定的结果在提高作物产量方面并没有相关说明。目前研究者一般采用在田间条件下进行全生育期抗旱性鉴定,但是其鉴定结果受到降水环境影响较大,年际间鉴定条件难以一致,结果变化较大^[16]。Mutavaa 等^[19]一直致力于研究依据产量及特定的生理特性作为高粱抗旱种质资源筛选指标,以提高选择效率。因此,在以后高粱抗旱种质资源筛选中应采取苗期鉴定与全生育期抗旱性鉴定相结合,在以产量性状作为最终指标以外,应结合特定生理指标,以提高高粱抗旱性品种选择效率,为育种提供优良抗旱材料。在干旱条件下,对于开花后高粱持绿性种质筛选,可以采用温度处理法和干燥剂模拟法进行快速鉴定。

作物受到非生物胁迫时,其形态特征及生理特性产生一系列反应,以抵御伤害。高粱通过其

有效叶片卷叶、直立、改变开张角度来减少叶片蒸腾面积及增加角质层厚度减少水分散失,通过气孔特性、提高根系蓄水性和通过渗透调节降低渗透势而保存水分抵御干旱^[25-27]。汤章城等^[31]认为抗旱品种叶片中游离脯氨酸含量在总游离氨基酸中的比例大于不抗旱品种。Nxelle 等^[34]研究了高粱在干旱和盐碱胁迫下,活性氧在细胞中积累,过氧化氢含量显著增加,加剧角质层过氧化作用,从而使细胞死亡和生物产量减少等。但目前并没有将其引申到相关机制研究,高粱机体是如何调控其形态特征和生理特性没有过多的研究。

抗旱性是一种数量遗传性状,受多基因调控。抗旱性 QTL 定位仍是高粱 QTLs 定位研究的热点,尤其是对高粱开花前后持绿性 QTLs 研究颇多,研究者利用各自不同的群体,对控制抗旱性主效及微效 QTLs 进行定位,为分子标记辅助选择奠定技术基础,但对于抗旱性 QTLs 的精细定位及抗旱基因的图位克隆研究报道较少。随着分子生物学技术发展,将在蛋白水平和 RNA 水平揭示高粱的抗旱机制,并有矿质元素硅通过调节多胺类物质和氨基环丙烷表达水平的平衡来提高高粱的抗旱性^[50-51],但对于其调控机制及通路过程中的关键基因研究颇少,因此可以对其机制途径中的抗旱相关功能基因进行研究,为进一步加强高粱抗旱机制研究做铺垫。

参考文献:

- [1] 山 仑, 徐炳成. 论高粱的抗旱性及在旱区农业中的地位[J]. 中国农业科学, 2009, 42(7): 2342-2348.
- [2] 朴英华, 何文安. 高粱抗旱性研究进展[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(36): 17910-17913.
- [3] 王艺陶, 周宇飞, 李丰先, 等. 基于主成分和 SOM 聚类分析的高粱品种萌发期抗旱性鉴定与分类[J]. 作物学报, 2014, 40(1): 110-121.
- [4] 杨 帆, 魏晓岑, 张士超, 等. 不同甜高粱品种萌发期抗盐和抗旱性比较[J]. 植物生理学报, 2015, 51(10): 1604-1610.
- [5] 郭晓丽, 时丽冉, 王广才, 等. 干旱胁迫对不同高粱品种生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(2): 91-93.
- [6] 张 飞, 王艳秋, 朱 凯, 等. 聚乙二醇引发种子对高粱芽苗耐水分亏缺的生理调节[J]. 中国农业大学学报, 2015, 20(5): 39-47.
- [7] 冯晓东, 王 悦, 王晓洁, 等. 聚乙二醇模拟干旱对甜高粱幼苗生长及抗旱性的影响[J]. 延安大学学报(自然科学版), 2015, 34(1): 33-36.
- [8] 李俊付. 水分胁迫下甜高粱抗氧化能力研究[D]. 开封: 河南大学, 2014.
- [9] 李舒凡. 高粱苗期抗旱性鉴定方法与指标的再探讨[J]. 作物品种资源, 1999(3): 44-45.
- [10] 路贵和, 安海润. 作物抗旱性鉴定方法与指标研究进展[J]. 山西农业科学, 1999, 27(4): 39-43.
- [11] 兰巨生, 胡福顺, 张景瑞. 作物抗旱指数的概念和统计方法[J]. 华北农学报, 1990, 5(2): 20-25.
- [12] 张嘉楠, 昌小平, 郝晨阳, 等. 北方冬麦区小麦抗旱种质资源遗传多样分析[J]. 植物遗传资源学报, 2010, 11(3): 253-259.
- [13] D T ROSENOW, J E QUISENBERRY, C W WENDT, et al. Drought tolerant sorghum and cotton germplasm [J]. Agricultural Water Management, 1983, 7: 207-222.
- [14] NAROUI RAD, M R ABBASI, MOHAMMAD REZA FANAIEI, et al. Evaluation of drought stress tolerance with use of stress tolerance indexes in sorghum collected germplasms national plant gene bank of Iran [J]. Pajouhesh & Sazandegi, 2009, 16: 23-26.
- [15] 吕 鑫, 张福耀, 平俊爱, 等. 25 个饲草高粱恢复系主要农艺性状及其抗旱性的相关分析[J]. 中国农学通报, 2013, 29(29): 6-13.
- [16] 王 瑞, 张福耀, 王花云, 等. 高粱抗旱种质筛选及遗传多样性的 SSR 分析[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(4): 871-876.
- [17] ROSENOW D, DAHLBERG J. Collection, conversion, and utilization of sorghum. In: Sorghum: origin, history, technology, and production[J]. John Wiley & Sons, 2000, 13: 309-328.
- [18] ASSAR A H A, UPTMOOR R, ABDELMULA A A, et al. Assessment of sorghum genetic resources for genetic diversity and drought tolerance using molecular markers and agro-morpho-logical traits [J]. Univ. Khartoum J. Agriculture Science, 2009, 17: 22-23.
- [19] R N MUTAVAA, P V V PRASADA, M R TUINSTRAB, et al. Characterization of sorghum genotypes for traits related to drought tolerance[J]. Field Crops Research, 2011, 123: 10-18.
- [20] U MD, NASHIR, S SAKHI, et al. evaluation of photoperiod sensitive sorghum germplasm for pre-flowering drought tolerance[J]. Unesco-apeidInternational Symposiumon Agriculture, 2012, 26: 13-16.
- [21] PATRICK O ONGOM, JEFFREY J VOLNEC, GEBISA E J, et al. Selection for drought tolerance in sorghum using desiccants to simulate post-anthesis drought stress [J]. Field Crops Research, 2016, 198: 312-321.
- [22] BURKE J J, FRANKS C D, BUROW G, et al. Selection system for the stay-green drought tolerance trait in sorghum germplasm[J]. Agronomy Journal, 2010, 102

- (4): 1118-1122.
- [23] K RAJARAJAN, K GANESAMURTHY. Genetic diversity of sorghum [*Sorghum bicolor* (L.)] germplasm for drought tolerance [J]. Range Management & Agro-forestry, 2014, 35(2): 256-26.
- [24] KRAMER P, TURNER N. Drought stress, and the origin of adaptations[J]. Adaptation of plants to Water and High Temperature Stress, 1980(1): 7-20.
- [25] ACEVEDO E, FERERES E. Resistance to abiotic stresses[J]. Plant Breeding Springer, 1993, 406-421.
- [26] 邵艳军. 高粱、玉米苗期抗旱生理与分子机制的比较研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2005.
- [27] BLUM A, ARKIN G F. Sorghum root growth and water-use as affected by water supply and growth duration [J]. Field Crop Research, 1984, 9, 131-142.
- [28] ROBERTSON M, FUKAI S, LUDLOW M, et al. Water extraction by grain sorghum in a subhumid environment II Extraction in relation to root growth[J]. Field Crops Research, 1993, 33(1): 99-112.
- [29] 张喜英, 裴冬. 几种作物的生理指标对土壤水分变动的阈值反应[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 280-283.
- [30] 王艺陶. 高粱抗旱机制及评价指标的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013.
- [31] 汤章城, 王育启, 吴亚华, 等. 不同抗旱品种高粱苗中脯氨酸累积的差异[J]. 植物生理学报, 1986, 12(2): 154-162.
- [32] 贺志理, 李锦树. 渗透胁迫对高粱根中累积的刺激作用[J]. 植物生理学, 1993, 19(4): 379-386.
- [33] 乙引, 汤章城. 胁迫对高粱根吸收的影响[J]. 植物生理学报, 1996, 22(2): 191-196.
- [34] X NXELE, A KLEIN, B K NDIMBA. Drought and salinity stress alters ROS accumulation, water retention, and osmolyte content in sorghum plants [J]. South African Journal of Botany, 2016, 108: 261-266.
- [35] 崔江慧, 李霄. 常金华模拟干旱胁迫对高粱幼苗生理特性的影响[J]. 中国农学通报, 2011, 27(9): 160-165.
- [36] 吕金印, 郭涛. 水分胁迫对不同品种甜高粱幼苗保护酶活性等生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(4): 89-93.
- [37] TAO Y Z, HENZELL R G, JORDAN D R, et al. Identification of genomic regions associated with stay-green in sorghum by testing RILs in multiple environments [J]. Theoretical Applied Genetic, 2000, 100: 1225-1232.
- [38] KEBEDE H, SUBUDHI P K, ROSENOW D T. Quantitative trait loci influencing drought tolerance in grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench)[J]. Theoretical Applied Genetic 2001, 103: 266-276.
- [39] HAUSSMANN B I G, MAHALAKSHMI V, REDDY B V S, et al. QTL mapping of stay green in two sorghum recombinant inbred populations[J]. Theoretical Applied Genetic, 2002, 106: 133-142.
- [40] 赵辉. 高粱的抗旱性比较及抗旱相关性状的 QTL 定位[D]. 金华: 浙江师范大学, 2014.
- [41] 韩小东. 高粱 ERECTA 家族基因的克隆及其干旱胁迫相对表达水平的分析[D]. 南昌: 江西农业大学, 2015.
- [42] 刘洋. 高粱 SbSKIP 基因的克隆及其在烟草中的抗旱功能分析[J]. 农业生物技术学报, 2016, 24(10): 1500-1511.
- [43] GONG H, ZHU X, CHEN K, et al. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought [J]. Plant Sciences. 2005, 169: 313-321.
- [44] GAO X P, ZOU C Q, WANG L J, et al. Silicon decreases transpiration rate and conductance from stomata of maize plants[J]. Journal of Plant Nutrient., 2006, 29, 1637-1647.
- [45] YIN L N, WANG S W, TAKAYA M, et al. Function of polyamine in silicon-induced salt tolerance in *Sorghum bicolor* [J]. Plant Cell Physiological, 2011, 52: 271-274.
- [46] LINA YIN, SHIWEN WANG, PENG LIU, et al. Silicon-mediated changes in polyamine and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid are involved in silicon-induced drought resistance in *Sorghum bicolor* L. [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 80: 268-277.
- [47] NADA BABIKER HAMZA, NEHA SHARMA, ANITA TRIPATHI, et al. MicroRNA expression profiles in response to drought stress in *Sorghum bicolor* [J]. Gene Expression Patterns, 2016, 20: 88-89.
- [48] DU J, WU Y, FANG X, et al. Prediction of sorghum miRNA and their targets with computational methods [J]. Chinese Science Bulletin, 2010, 55(13), 1263-1270.
- [49] 袁志伟, 孙小妹. 作物抗旱性鉴定指标及评价方法研究进展[J]. 甘肃农业科技, 2012(11): 37-38.
- [50] 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.
- [51] 司强, 王立军, 杜彦斌. 甘肃中部半干旱区玉米杂交种抗旱性研究[J]. 甘肃农业科技, 2008(5): 14-16.

(本文责编: 杨杰)