

西藏青稞抗旱研究进展

徐齐君^{1,2}, 原红军^{1,2}, 曾兴权^{1,2}, 王玉林^{1,2}, 扎桑^{1,2},
于明寨^{1,2}, 顿珠加布^{1,2}, 尼玛扎西^{1,2}

(1. 省部共建青稞和牦牛种质资源与遗传改良国家重点实验室, 西藏 拉萨 850002; 2. 西藏自治区农牧科学院农业研究所, 西藏 拉萨 850002)

摘要: 干旱胁迫是作物生产的主要非生物逆境之一, 严重阻碍了作物的生产和可持续发展。青藏高原气候非常恶劣, 西藏青稞种植区约有 3/4 为旱地, 该地区年降水分配不均, 干旱胁迫严重影响高原青稞正常的生长发育。开展青稞抗旱育种研究, 可以有效地确保稳产目标的实现, 为粮食安全和农牧民生活水平的逐步提高提供保证。近年来, 关于干旱胁迫的分子调节及青稞抗旱相关的研究取得了长足的进展。本文结合植物抗旱胁迫响应和青稞抗旱研究, 综述了青稞耐旱性遗传学和基因组学的最新进展, 并将其作为重新审视青稞耐旱性分析方法的基础。

关键词: 青稞; 抗旱

中图分类号: S435.123 **文献标识码:** A

Research Progress on Drought Resistance of Tibetan Highland Barley

XU Qi-jun^{1,2}, YUAN Hong-jun^{1,2}, ZENG Xing-quan^{1,2}, WANG Yu-lin^{1,2},
Zhasang^{1,2}, YU Ming-zhai^{1,2}, Dunzhujiabu^{1,2}, Nimazhaxi^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Barley and Yak Germplasm Resources and Genetic Improvement, Tibet Lhasa 850002, China; 2. Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Tibet Lhasa 850002, China)

Abstract: Drought stress is one of the major abiotic stresses in crop production, which seriously hinders crop production and sustainable development. The climate in the Qinghai - Tibet Plateau is very bad. About three-quarters of Tibetan highland barley planting areas are dry lands. The annual rainfall distribution in this area is uneven. Drought stress seriously affects the normal growth and development of highland barley. The research on drought-resistant breeding of highland barley can effectively ensure the realization of the goal of stable production and provide guarantee for food security and the gradual improvement of the living standards of farmers and herdsmen. In recent years, the research on molecular regulation of drought stress and drought resistance of highland barley has made great progress. In this paper, the latest advances in genetics and genomics of drought tolerance of highland barley are reviewed in the light of the response of plants to drought stress and drought resistance of highland barley, which will serve as a basis for re-examining drought tolerance analysis methods of highland barley.

Key words: Highland barley; Drought resistance

1 植物对干旱胁迫的响应

干旱胁迫是严重制约植物栽培和作物生产的全球性问题, 是限制农业生产最主要的非生物因素之一^[1]。干旱压力会引发植物脱水、氧化、渗透和温度胁迫, 最终导致蛋白质、DNA 和膜系统的损害, 光合效率的降低及诱导程序性细胞凋亡^[2]。干旱胁迫严重抑制了植物的品质、产量和栽培范围, 直接造成了农作物减产, 并使生态环境日益恶化^[3]。

植物在进化过程中已经开发出不同的抗旱防御策略^[3]。植物通过诱导体内的生理改变及生长相关的适应过程响应干旱胁迫的, 包括渗透物积累, 降低光合作用, 气孔关闭和应激反应基因的诱导。常见的干旱响应机制包括几个特征: ①在严重水分胁迫条件之前完成植物生命周期来进行干旱逃逸; ②减少蒸腾作用来开发根系或保存水, 如关闭气孔来避免干旱; ③渗透调节和增加细胞壁弹性来维持组织膨胀耐旱性; ④在严重水分胁迫条件下改变代谢途径。⑤通过脱落成叶片来提高抗旱能力; ⑥在长期干旱胁迫下的遗传突变和修饰。所有这些过程可能同时涉及植物对干旱胁迫的反应^[4-5]。

许多基因、代谢物在干旱胁迫反应中起着相当

收稿日期: 2018 - 12 - 10

基金项目: 西藏财政专项 (XZNKY-2018-C-021)

作者简介: 徐齐君 (1984 -), 女, 硕士, 副研究员, 主要从事青稞遗传育种研究, E-mail: xuqijun_1314@163.com。

大的作用,通过信号转导级联和转录激活、调节,包括晚期胚胎发育的丰富蛋白质(如脱水蛋白)和伴侣蛋白(例如热休克蛋白)对蛋白质的保护,功能蛋白(如离子转运蛋白,转录因子,Lea蛋白,液泡酸转化酶,S-转移酶,激酶,磷酸酶,解旋酶),代谢物(如脯氨酸,甘氨酸甜菜碱,脱落酸,海藻糖,甘露醇,肌醇和碳水化合物),化学抗氧化剂(如抗坏血酸和谷胱甘肽),以及降低活性氧(如超氧化物歧化酶,谷胱甘肽 S-转移酶)毒性的酶^[6]。

在分子水平上,许多基因与耐旱有关,然而,过量表达一些干旱响应基因的转基因植物没有表现出显著的抗旱性的提高,说明了植物干旱胁迫响应、耐受机制和耐受性遗传控制是复杂的。抗旱性是一个由多基因控制的性状,涉及从信号转导基因到转录调控基因,以及保护、防御、胁迫耐受基因的表达^[7]。植物适应干旱胁迫的分子机理主要涉及信号转导,编码保护、能量代谢、膜运输和转录翻译等方面。目前,人们在植物抗旱节水生理、遗传、分子机制方面进行了深入系统的研究^[8-9]。

2 青稞的耐旱性

青稞 (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*), 又称裸大麦, 是世界上最古老的栽培作物之一, 青稞对干旱和其他非生物胁迫具有广泛的耐受能力。2012年, 对大麦基因组进行了测序, 成为蛋白质组学, 基因功能分析和应激反应的重要模型系统^[10]。青稞是青藏高原地区广泛栽培的粮食作物。然而, 由于西藏大部分农区属于干旱与半干旱气候区, 随着西藏地区环境条件的改变, 加之该地区田高水低, 灌溉条件差, 青稞越来越多地受到干旱胁迫的影响, 这极大地阻碍了西藏青稞的种植和生产。在干旱的条件下, 青稞生长会受到严重的影响, 其破坏机理是造成青稞苗期至拔节期组织细胞缺水、破坏细胞膜结构、光合作用减弱、核酸代谢破坏、内源激素代谢失调、氮代谢异常以及酶系统变化^[11]。

青稞对干旱的天然耐受性通过比较基因组学和遗传转化过度表达这些基因, 以及编码 LEA 蛋白质, 抗氧化酶得到了一定的研究。参与应激耐受的主要蛋白质类别是转录因子 (TFs), 其负责调控抗旱响应基因和转运蛋白的基因。在转基因植物中几种青稞转录因子 (TFs) 的组成型过表达, 如 C-重复结合因子 (HvCBF4), 脱水反应元件结合因子 (HvDREB1) 和 WRKYs (HvWRKY38), 导致对干旱的更高耐受性, 可能由于其较高的 DNA 结合亲和力, 改变了胁迫耐受基因的表达水平^[12]。

3 青稞抗旱前沿研究

近年来, 科研工作者对青稞不同生育期的抗旱特性开展了大量研究。有人对青稞苗期的萌发动态和生理生化指标进行了研究^[13]; 刘建华等对抗旱生理指标与产量的关系进行了研究; 蒋花对大麦生长初期的生理特性进行了研究; 陈雪分析评估了干旱胁迫对各大麦基因型相对含水量、渗透势、相容性物质等指标产生的影响。总结这些结果我们可以得出叶面积、叶片含水量、叶片叶绿素含量和根系特征与青稞抗旱性有比较明显的相关关系, 可以作为青稞抗旱性评价的主要指标^[13]。

对水分胁迫下青稞幼苗根系的影响的探索, 表明干旱胁迫会导致青稞幼苗根系导水率的下降及根部组织细胞膜脂的过氧化, 并且对青稞苗期根系形态有一定程度的抑制^[14-15]。干旱胁迫下较高的 DHZR 含量在籽粒建成过程中起主导作用, 灌浆前期较高的 ABA 含量对籽粒灌浆速率表现为正效应, 后期较高的 ABA 含量则表现为负效应^[16]。大量研究表明, 外源试剂的使用可以明显提高青稞抗旱性, 其中外源活性氧清除剂明显的降低了水分胁迫下青稞叶片细胞的过氧化程度和膜透性的增强, 并延缓了叶片叶绿素及蛋白质含量的下降^[17]; CaCl_2 处理提高了干旱胁迫下青稞叶片的保水能力, 增强了各种生理生化活动, 从而提高了青稞抗旱能力^[18]; 另外, 甜菜碱浸种和 AM 真菌也可以提高青稞抗旱性^[19-20]。

LEA 蛋白代表重要的脱水诱导蛋白, 其积累是由发育过程及几种非生物胁迫因素诱导的, HVA1 是在大麦糊粉中表达 LEA 蛋白, 是第一个表征和研究最多的大麦 LEA 蛋白, 具有通过转基因方法增强非生物胁迫耐受性的潜力。已经有研究初步将 HVA1 基因定位在大麦的第 5 条染色体上, 利用 HVA1 基因获得抗旱转基因植株^[21]。干旱诱导大麦中的细胞脱水和几种脱水蛋白的表达。在青稞中已发现几种 DhN 转录物 (Dhn1、3、5、6、9) 的表达增强, 揭示了差异性干旱的数量差异^[22]。同样, Karami 等人报道了在干旱条件下大麦旗叶中诱导了几种 Yn-SKm 脱水蛋白 (Dhn1、3、5、7、9)。Dhn3 和 Dhn9 的相对表达水平与叶绿素 a 和 b 含量, 渗透调节, 植物生物量和籽粒产量呈正相关, 与丙二醛和电解质渗漏水平呈负相关。累积脱水蛋白的定性差异可能是由于不同低分子 DhN 基因的积累或同一基因的等位基因变异引起的^[23]。HVA1 基因和 Dhn6 基因对青稞的抗旱性有显著影响, 对于青稞抗旱育种有重

要的指导意义。目前,虽然知道 *HVA1* 基因和 *Dhn6* 基因对于青稞的耐旱性非常重要,但是上述基因结构差异与青稞抗旱性之间的关联度不高,这也限制了相关分子标记的开发。

4 讨论

干旱是影响植物生长、发育和产量的最常见环境压力之一,严重威胁着世界粮食安全。作物生产中的干旱是由于根区缺水,导致产量下降。由于环境中不可预测的因素以及与其他非生物和生物因子的相互作用,干旱条件下的作物表现是一种复杂和环境差异的。一些生化机制可能在不同的压力下具有相反的作用。因此,解决一种压力的耐受性可能会导致对另一种压力的敏感性^[24]。耐旱性定义为植物在水分不足的条件下降生长和繁殖的能力。作物不仅应具有在干旱条件下生存的能力,还应具有产生可收获产量的能力。作物品种资源是育种的物质基础,其遗传改良很大一部分决定于对不同类型品种资源的挖掘和利用,而国外大麦资源的引进与利用更是中国大麦改良的重要来源^[25]。

干旱对作物产量的影响是环境依赖的,在严重干旱条件下提高产量的基因可能不会在中度干旱中起作用,甚至可能在水条件下产生负面影响,应在特殊目标环境中进行耐旱性改进。耐旱性是一种数量性状,具有复杂的表型和遗传控制。了解作物植物耐旱性的遗传基础是常规育种培育优良基因型的先决条件^[26]。在农业领域应用基因组学,转录组学,蛋白质组学和代谢组学等“组学”技术将在植物育种过程中提供一致性和可预测性,生产出对生物、非生物胁迫具有抗性并具有高营养价值的高质量粮食作物。组学分析是系统生物学方法的一部分,以便了解基因、蛋白质和代谢物在所得表型中的复杂相互作用。因此,这种综合理解依赖于基因组分析,生物分析方法以及生物信息学。

5 展望

青稞抗旱胁迫耐受性的提高需要深入了解耐受性现象,设计新方法并破译农业生产系统的关键组成部分,结合提高水分利用效率和产量来改善粮食生产的方法对于未来创造可持续农业至关重要。要全面了解青稞对干旱的反应,需要全面了解所涉及的复杂机制,使用特定学科的方法进行耐旱性研究。通过在干旱条件下的产量和产量组分测量,已经鉴定了大多数大麦的耐旱性 QTL。尽管基于基因的分子标记和基因组测序的开发应加速定位克隆,但与

个体 QTL 相关的基因组区域仍然非常大,并且通常不适合在育种计划中进行筛选。Passioura(2007)认为,水分亏缺导致的花卉不育可能是一个很有希望改善的目标,但是青稞中没有发表关于这种特性的 QTL 研究,而提高根系从土壤中提取水的能力似乎也是遗传分析的目标^[27]。

植物应激反应是复杂的,需要系统生物学的观点来理解建立长期抗旱性所需的基因组网络。人们已经来自不同作物的干旱响应的全基因组、比较转录组和蛋白质组分析获得了有用的功能基因组学数据。功能基因组学和系统生物学的结合对于其他粮食作物的比较分析非常有用。此外,研究植物中的脱水耐受性将揭示分子遗传和代谢过程的组合如何相互作用。基于系统生物学的方法有助于理解这些个体因素和机制(生化,分子和代谢)如何在空间和时间上“相互作用”,基于这种相互作用的信号网络图,可用于设计更好的策略以改善作物的耐旱性。

参考文献:

- [1] Ceccarelli S, Grando S. Drought as a challenge for the plant breeder [A]. In: Drought Tolerance in Higher Plants: Genetical, Physiological and Molecular Biological Analysis (Belhassen, E., ed.), 1997: 71 - 77. Dordrecht, the Netherlands: Springer.
- [2] Bartels D, Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants [J]. Crit. Rev. Plant Sci., 2005, 24: 23 - 58. doi: 10.1080/07352680590910410.
- [3] Hadiarto T, Tran L S. Progress studies of drought-responsive genes in rice [J]. Plant Cell Rep., 2011, 30: 297 - 310.
- [4] Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses [J]. Annu. Rev. Plant Biol., 2006, 57: 781 - 803. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105444.
- [5] Lata C, Muthamilarasan M, Prasad M. "Drought stress responses and signal transduction in plants," in Elucidation of Abiotic Stress Signaling in Plants, ed. G. K. Pandey (New York, NY: Springer), 2015: 195 - 225.
- [6] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Gene expression and signal transduction in water stress response [J]. Plant Physiology, 1997, 115: 327 - 334.
- [7] Bartels D, Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants [J]. Crit. Rev. Plant Sci., 2005, 24: 23 - 58.
- [8] 景蕊莲. 作物抗旱研究的现状与思考 [J]. 干旱地区农业研究, 1999, 17(2): 79 - 84.
- [9] 谢惠民. 我国北部不同生态区冬小麦新品种水分利用效率的研究 [J]. 西南农业学报, 2005, 18(5): 557 - 561.
- [10] Gupta B, Sengupta A, Jayita S, et al. Plant abiotic stress: "omics" approach [J]. J. Plant Biochem. Physiol., 2013(1): 1 - 2. doi: 10.4172/2329-9029.1000e108IPCC (2015). Available online at: <http://www.ipcc.ch/index.htm>.
- [11] MAO X, CAI T, OLYARCHUK J G, et al. Automated genome annotation and pathway identification using the KEGG orthology (KO) as a

- controlled vocabulary [J]. Bioinformatics, 2005, 21 (19):3787 - 3993.
- [12] Gürel Filiz, Öztürk Zahide N, Uçarlı Cüneyt, et al. Barley Genes as Tools to Confer Abiotic Stress Tolerance in Crops[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 1137:1 - 6.
- [13] 冉生斌, 蔡立群. 干旱胁迫对不同基因型啤酒大麦品种(系)生长发育的影响[J]. 甘肃农业科技, 2017(5):28 - 33.
- [14] Shen Y F, Qu D, Wang B L, et al. Effects of phosphorus on root hydraulic conductivity of crop under drought stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(2):214 - 218.
- [15] Nie S H, Qi J c, Zhang H L, et al. Effect of drought stress simulated by PEG6000 on malon-dialdehyde content and activities of protective enzymes in barley seedlings[J]. Xiang Agricultural Sciences, 2011, 48(1):11 - 17.
- [16] 闫洁, 曹连莆, 沈军队, 等. 干旱胁迫对大麦籽粒灌浆特性及内源激素的影响[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(3):435 - 439.
- [17] 吴德宽. 活性氧清除剂的保护作用与西藏裸大麦的抗旱性[J]. 西藏科技, 1996(2):39 - 41.
- [18] 吴德宽, 吴渤海. 干旱胁迫下钙对裸大麦叶片生理生化特性的影响[J]. 麦类作物学报, 1997(2):42 - 44.
- [19] 田晓梅. 甜菜碱浸种对干旱条件下裸大麦叶片 H_2O_2 代谢的影响[J]. 大麦与谷类科学, 2001(4):21 - 23.
- [20] 刘翠花, 张红锋, 李菊, 等. AM 真菌对西藏青稞抗旱性影响的研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(5):979.
- [21] 李楠. 大麦 HVA1 基因和 LEA 蛋白与植物抗旱性的研究[J]. 生物技术通报, 2006(4):25 - 29.
- [22] Suprunova T, Krugman T, Fahima T, et al. Differential expression of dehydrin genes in wild barley, *Hordeum spontaneum*, associated with resistance to water deficit[J]. Plant Cell Environ., 2004, 27: 1297 - 1308.
- [23] Karami A, Shahbazi M, Niknam V, et al. Expression analysis of dehydrin multigene family across tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes in response to terminal drought stress [J]. Acta Physiol. Plant., 2013, 35: 2289 - 2297. DOI:10.1007/s11738 - 013 - 1266 - 1.
- [24] Whitmore A P, Whalley W R. Physical effects of soil drying on roots and crop growth [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60: 2845 - 2857.
- [25] Wang J M. Yang, J M. Zhu, J H Jia, et al. Assessment of genetic diversity by simple sequence repeat markers among forty elite varieties in the germplasm for malting barley breeding[J]. Journal of Zhejiang University SCIENCE B, 2010, 11(10):792 - 800.
- [26] Passioura J B. Environmental biology and crop improvement [J]. Functional Plant Biology, 2002, 29: 537 - 546.
- [27] Passioura J. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58: 113 - 117.