

小麦抗旱研究进展

赵燕昊, 曹跃芬, 孙威怡, 戎均康*

浙江农林大学农业与食品科学学院, 浙江省农作物品质改良重点实验室, 浙江临安311300

摘要: 小麦(*Triticum aestivum*)是世界性的重要粮食作物, 在我国农业产业及国民经济发展中有举足轻重的地位。水资源短缺是目前小麦生产面临的重大环境问题之一。相关研究发现干旱胁迫条件下, 小麦的生长发育、开花授粉、光合作用、生物量、叶绿素含量以及各类生物酶[过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)等]活性和含量等都会受到不同程度的影响。国内外许多学者对于干旱胁迫下小麦生理应答机制进行了大量的研究, 并取得了一些成果。基于前人的研究, 本文从干旱胁迫下小麦生理变化、抗旱机制、抗旱品种鉴定及解决小麦干旱胁迫的途径等四个方面对小麦抗旱相关研究的现状进行了概述。

关键词: 干旱胁迫; 小麦; 生理应答机制; 研究进展

小麦(*Triticum aestivum* L.)是世界性的重要粮食作物, 适应性广, 较耐储藏, 作为我国最重要的口粮之一, 小麦产业发展直接关系到我国的粮食安全和社会稳定(韩一军2010; 汪颖2011)。世界范围的干旱问题日益严重, 目前已经成为影响植物健康生长和制约农业生产的最主要逆境因子之一(Hirschi等2011; Mueller和Seneviratne 2012)。据统计, 全球干旱、半干旱地区约占土地总面积的36%, 占耕地面积的43% (孔祥彬等2009; 赵璞等2016), 而世界上约70%的小麦种植分布于干旱和半干旱地区(杨梅2012)。目前干旱问题已经成为小麦生长发育面临的主要非生物逆境挑战, 而小麦对于干旱胁迫的最直观反应就是地上生物量的变化(关军锋等2004), 因此, 研究分析小麦地上生物量对于干旱胁迫的反应机制, 不仅对小麦生长发育过程和作物产量影响的相关研究有重要的理论意义(赵璞等2016), 而且对小麦在不同气候及土壤水分条件下耕作栽培措施的制定和干旱灾害的预防有很好的现实意义(Tanksley和McCouch 1997; Ashraf 2010)。目前植物遗传育种工作的一个研究热点就是干旱胁迫下植物的生理反应规律和适应性机制(邹琦2000), 从而在当前植物遗传资源与品种改良中实现对植物耐旱/抗旱相关基因的挖掘和利用。干旱胁迫条件下, 不仅小麦的生长发育、开花授粉、光合作用、根茎叶等地上和地下部分的生物量受到影响, 叶绿素含量以及各类生物酶, 如过氧化物酶(peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)等的含量及其活性也会受到不同程度的影响(武仙山等2008; Farooq等2009; 陈军等2014), 且小

麦发芽率、苗高、根长、苗干重、根干重等苗期性状指标测量值均呈现下降趋势(陈天青等2014)。本文从干旱胁迫下小麦生理变化、抗旱机制、抗旱品种鉴定及解决小麦干旱胁迫的途径等四个方面来阐述小麦抗旱相关研究的现状。

1 小麦干旱胁迫下的形态变化及其生理基础

小麦面临干旱胁迫时, 体内会发生许多生理反应, 通常会出现生活周期缩短、叶片面积与空气导度缩小(齐永青2003)、水分蒸腾速率降低、细胞渗透势下降、细胞水势降低等现象(张灿军等2007; 冀天会2009), 并且不同组织器官的胁迫反应有所不同。

1.1 干旱胁迫下的叶片特征

作为植物蒸腾和同化的主要器官, 叶片的形态和结构会受到干旱胁迫的影响, 主要表现为: 表皮细胞和叶肉细胞变小变密, 海绵细胞变小, 叶片表面积/叶片体积比值降低等(苟作旺等2008)。干旱会造成叶片气孔开度减小甚至关闭, 从而使植物气体交换和碳同化速率降低, 叶绿体活性和光合酶活会受到抑制, 不仅严重影响植物光合速率而且也会制约叶片气孔导度和蒸腾作用的发挥, 严重时会导致叶肉细胞的损伤甚至造成植株死亡(Lawlor和Cornic 2002; Sairam和Tyagia 2004)。干旱胁迫下小麦叶片数减少, 叶面积和叶片相对含水量均表现出下降趋势, 生长周期变短, 开花和结

收稿 2016-08-04 修定 2016-09-12

资助 国家自然科学基金(31301372)和浙江省科技厅公益性项目(2014C32027)。

* 通讯作者(E-mail: junkangrong@126.com)。

实率下降。干旱胁迫抑制了叶片伸展,使叶绿体光化学反应减弱、生理生化活性等下降,大大增加了植物光合作用的难度(Sharp等2004)。近期研究证明,包括小麦在内的C₃和C₄植物中,叶黄素循环中非辐射能量的消耗使细胞抵御光破坏的能力增强。乐章燕等(2014)研究发现冬小麦在面临干旱胁迫时,随着胁迫程度增大,其株高和叶面积均呈现不同程度的减少,张淑香等(2003)的研究也得出了相似的结论。在光合作用的其他方面,比如光利用和光合电子传递,也受干旱胁迫影响(Aairam等2002)。研究发现水分胁迫越严重,小麦幼苗叶片的蒸腾拉力越弱,严重时会导致小麦幼苗的死亡(马富举等2012)。李思等(2015)研究发现,随着干旱胁迫程度的增加,叶片的气孔密度越来越大,包括蒸腾速率、光合速率、气孔导度和叶肉细胞间CO₂浓度等在内的光合性能指标表现出逐渐下降趋势,小麦叶片内过氧化氢(H₂O₂)和丙二醛(malondialdehyde, MDA)不仅含量明显增多,分布也比正常状态下更广。

1.2 干旱胁迫下的根系特征

根系是小麦吸收水分和营养物质的主要器官,也是植株生长发育过程中最根本最重要的保证之一。根系最先感知干旱胁迫,并迅速产生化学信号向上传递,促使叶片气孔关闭,以降低蒸腾作用,减少水分散失(刘静等2008);根系通过调整和改变自身形态以及生理生化特征来提高自身对改变后的水分环境的适应性(马富举等2012)。Středa等(2012)先前已经证明小麦的根系系统的大小与其籽粒产量之间存在很高的正相关关系,目前有关作物的多项研究,特别是Chloupek等(2010)有关大麦的文章结果中也佐证了这一结论。Ehdaie等(2010)证实了根系生物量和氮、磷、钾等主要元素摄取之间存在很强的正相关。小麦生长阶段,特别是在小麦抽穗期和分蘖期,拥有优良根系特征的小麦基因型可以获得高效的氮摄取。Gonzalez-Dugo等(2010)证实根系密度与土壤中无机物的吸收有很强的相关性,根系密度越大,土壤中无机物流失越少,在土壤水分缺失的情况下尤为明显。在干旱条件下,拥有最丰富根系系统的小麦品种和根系最弱的品种比较,籽粒产量相差竟然达到860 kg·hm⁻²,相当于额外使用了15 mm的深耕水

(Středa等2012)。在恶劣的环境中,健壮的根系是小麦水分吸收能力的重要基础,可以提高小麦的抗旱性并维持产量潜力。干旱胁迫下,小麦维持较高的根系生长量可以提高吸收水分的能力,避免地上部生物量生长因缺水而过度受抑,从而降低干旱造成的损害(马富举等2012)。Steudle (2000)研究表明,根系吸水能力是决定蒸腾和植株水分状况平衡的关键因素。更重要的是小麦根系的大小是一种可遗传的变异,因此在干旱胁迫环境下筛选根系发达的置换系进行研究有很重要的现实意义(Heřmanská等2015)。

1.3 干旱胁迫下的根尖特征

在过去几十年,人们已经对渗透调节、抗氧化剂保护和气孔运动这些植物得以生存和生长的关键性适应机制进行了深入研究(Sharp等2004; Bailey-Serres和Mittler 2006; Yamaguchi 等2010),但是目前人们对小麦根系应对干旱胁迫的反应机制知之甚少,很少有人关注在干旱胁迫下小麦如何通过根系系统重建获得水分吸收最大化从而得以生存的问题。

在干旱胁迫下维持根系的生长被认为是植物增强水分摄取能力确保生存的适应性特征。研究表明根尖在小麦根系生长应对干旱胁迫中起到了至关重要的作用(Duan等2010)。Sečenji等(2010)通过实验发现,聚乙二醇6000 (polyethylene glycol 6000, PEG6000)模拟轻度和中度渗透压能引起小麦根尖分生组织(root apical meristem, RAM)过早分化,这表明RAM早熟变异是小麦用来应对渗透压力的一种适应性机制。实验发现渗透压引起的根尖分生组织早熟变异导致小麦主根生长中止,侧根生长加快(Ubeda-Tomas和Bennett 2010)。生理学分析发现干旱胁迫条件下,脯氨酸(proline, Pro)积累量在根尖区明显增加了几倍,表明渗透调节有助于维持这个区域的生长。干旱胁迫后小麦主根根尖会发生明显的膨胀,结构分析显示根尖膨胀是由根尖分生组织过早分化导致而不是根尖分生组织细胞增加吸水引起(Ji等2014)。研究证明根尖膨胀是根系应对轻微和中度干旱时的适应性机制,通过这种方法植物可以促进形成广阔的根毛区,同时刺激侧根的生长,从而扩大水分吸收面积(Sečenji等2010)。

2 小麦抗旱重要机制

干旱胁迫会使脂质过氧化加剧, 从而导致膜结构和功能受损, 最终造成质膜透性增加而引起代谢紊乱, 严重时甚至引起细胞死亡(陈少裕1991), 而脂质过氧化作用的产物MDA含量高低可以作为衡量膜系统损伤程度的直接指标(苟升学2009)。小麦细胞内不仅存在着酶促体系和非酶促体系两种模式的活性氧清除系统, 而且渗透调节机制以及各种干旱诱导蛋白也可以通过调节渗透压力、增强保护酶活性从而提高抗氧化剂含量来发挥抗旱功能, 这些措施有利于消除活性氧毒害, 是小麦抗旱的重要机制(蒋明义等1997; 赵丽英等2005)。

2.1 渗透调节剂

干旱胁迫引起细胞渗透势降低, 为了调节渗透胁迫、避免细胞过度失水, 植物一方面从外界吸收无机离子, 另一方面在体内合成有机小分子物质, 在细胞质中积累这些无害且不影响代谢的可溶性溶质协同作用来调节细胞质渗透势, 从而降低细胞水势, 确保植物对土壤水分的吸收利用(蒋明义等1997), 这类物质便是渗透调节剂, 分为无机和有机两种, 无机渗透调节剂以无机离子 K^+ 为主, 有机渗透调节剂以Pro、甜菜碱(betaine)、多元醇(polyol)和多胺(polyamine)最为常见。正常情况下, 这些小分子物质在植物体内含量很少, 但当面临逆境胁迫时, 它们在植物体内逐渐累积(王娟等2002)。赵璞等(2016)认为渗透胁迫下, 脯氨酸含量和活性的增加有利于保持蛋白质和细胞膜的稳定性, 维持亚细胞结构, 清除细胞内大量积累的活性氧从而保护细胞功能的正常发挥。面临干旱胁迫时小麦体内的Pro含量上升, 对保护液泡膜的功能及完整性起到积极作用, 增强了小麦的耐旱性。

2.2 抗氧化保护体系

植物细胞内存在着一套活性氧自由基产生和清除的循环系统(Elstner 1982), 而干旱胁迫打破这个系统的动态平衡, 引起活性氧过多地积累, 造成氧化胁迫的加剧。抗氧化保护机制通过加快清除细胞内的自由基而减轻氧化胁迫的危害(赵丽英等2005)。该保护机制包括酶促系统(包括SOD、POD和CAT三种主要的抗氧化酶)和非酶促系统[如还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)、L-抗坏血酸(L-ascorbic acid, AsA)、类胡萝卜素(carotenoid,

car)、维生素E (vitamin E)等]两大类。相关研究表明, 抗旱性与小麦叶片的保护酶活性以及膜质伤害物质的含量之间有很强的相关性(苟升学2009)。轻度干旱胁迫下植物体内保护酶活性、含量均出现增加趋势, 缓解了水分亏缺造成的氧化性损伤, 减弱了对细胞膜结构的破坏(赵丽英等2005)。干旱胁迫下, SOD可以清除 O_2^- 自由基, 使 O_2^- 转变成 H_2O_2 , H_2O_2 又可以在CAT和POD的作用下转变成 H_2O 和 O_2 , 从而维持细胞内活性氧代谢平衡, 使细胞免受干旱胁迫伤害(Farooq等2009)。大量研究表明小麦的抗旱性与(轻、中度)水分胁迫下体内的POD、SOD和CAT的活性高低呈正相关, 即随着干旱程度增加, 上述酶的含量和活性也随之上升并达到一个峰值; 回复正常生长环境时, 上述酶含量也会下降至正常水平(武仙山等2008; 陈军等2014)。但是一般来说只有在抗旱型的小麦品种中进行轻度干旱胁迫时这种相关性才尤为明显, 重度水分亏缺时小麦细胞内各种酶活性不仅不会增加, 反而会大量失活, 导致不可逆伤害, 严重时甚至会引起植株死亡。由于所用实验材料、实验时期(苗期、抽穗期等)不同, 不同人得出的具体结论也各异, 因此我们不能用某一生长期、某一胁迫强度、某一次测定值直接进行比较评判, 但是POD、SOD和CAT的活性高低及其在干旱情况下的变化类型, 可以为我们提供一个评价、判定小麦品种抗旱性强弱的可靠指标。实验证明小麦幼苗期面临干旱胁迫时, 细胞内GSH浓度上升, 能减轻酶-SH的氧化程度, 同时, AsA可以有效清除细胞内的羟自由基($\cdot OH$), 它们可以通过调节、清除幼苗体内的自由基来提高植株的抗旱能力(赵会贤等1992)。总之, 包括酶促体系和非酶促体系在内的一系列抗氧化保护机制是小麦在干旱逆境胁迫中得以生存的最重要机制之一。

2.3 干旱诱导蛋白

植物在受到干旱胁迫时新合成或合成量增加的一类蛋白通称为干旱诱导蛋白(周桂和李杨瑞2007), 根据其作用和功能可分为两大类: 第一大类是可以在细胞内直接发挥作用的功能性蛋白, 主要包括LEA蛋白(late embryogenesis abundant proteins)、离子通道蛋白(ion channel protein)、渗透蛋白(osmotin)以及代谢酶类等; 另一大类间接发挥

功能的调节蛋白,主要通过参与水分胁迫信号转导等途径间接发挥保护作用,最常见的有钙调节蛋白(calcium-regulated proteins)、蛋白激酶(protein kinase)、磷脂酶C (phospholipase C, PLC)和磷脂酶D (phospholipase D, PLD)、G蛋白(G protein)等;当前人们对LEA蛋白的研究最多。张立军(1998)通过实验发现,水分胁迫条件下‘Kite’小麦幼苗会产生大量的胁迫蛋白(stress protein),该蛋白虽然不会影响胁迫前期小麦的抗旱性,但是与后期的抗严重脱水密切相关。水孔蛋白(aquaporins)多位于液泡膜上,和LEA蛋白一样,也是研究较多的一种蛋白(张林刚和邓西平2000)。研究发现当持续干旱胁迫时,小麦根和叶的可溶性蛋白的含量均出现下降趋势,胁迫停止后两部位均有不同程度的恢复。而对小麦进行间断水分胁迫时,小麦叶片中可溶性蛋白含量变化并不明显,而在根部则出现大幅下降趋势(谭晓荣等2008)。当前,关于这些诱导蛋白的研究取得了不少进展,但是关于其生理生化的机制机理还不十分清楚,有待进一步深入研究。

3 小麦抗旱性鉴定方法

根系是植物吸收营养、水分以及与土壤直接接触的重要器官,根系与地上部植株的生长及植株最终产量的形成均密切相关(Paez-Garcia等2015)。耐旱型小麦品种往往具有根系发达、深扎、根冠比大的特征,从而有利于高效吸收利用土壤中的水分,尤其是土壤深层水分;较小的叶片细胞体积,对于降低细胞吸水膨胀和失水收缩时对细胞造成的损害有重要意义;而叶脉密度大,是疏导组织发达的表现,叶片气孔小且多,茸毛丰富,较高的角质化程度,在水分的储备和供应以及减少水分蒸发散失等方面发挥重要作用(孙福贵和刘学圣2009)。研究表明抗旱品种往往具有次生根条数多、叶面积较大的特征,轻度干旱胁迫对耐旱性强的小麦品种的分蘖能力和产量影响并不十分明显(苟作旺等2008)。当前遗传育种工作者关注重点之一就是如何准确鉴定并提高小麦品种的抗旱性,对此遗传工作者做出了大量的试验和研究工作,取得了很多的成果。

目前人们形成广泛共识且方法简便可靠、运用较多的鉴定小麦苗期抗旱性的措施和方法主要有苗期反复干旱法、分子标记辅助选择法等。抗

旱性鉴定的指标主要包括形态结构指标(根系、胚芽鞘、茎、叶片等)和生理生化指标[种子发芽率、幼苗存活率、贮藏物质转运率、抗萎蔫能力、叶片相对含水量、酶促和非酶促抗氧化保护体系、Pro和多胺等渗透调节剂、干旱诱导蛋白(drought-induced protein)等] (张灿军等2007; 杨子光等2009)。赵会君等(2008)对于干旱胁迫下不同的春小麦品种籽粒萌发期 α -淀粉酶(α -amylase)活性及其同工酶进行了研究,发现 α -淀粉酶活性可作为春小麦抗旱选择的辅助指标。与干旱敏感的品种相比,在干旱胁迫下耐旱性品种的 α -淀粉酶活性相对较高, α -淀粉酶同工酶表达受抑制程度较弱。邹琦(2000)等发现与干旱敏感品种相比,抗旱性强的品种芽鞘生长相对较快,由此他们认为胚芽鞘长度可以作为鉴定小麦抗旱性的新指标;刘源霞等(2009)的研究也得出了相似的结论。同时,杨琳等(2009)也认为可以把发芽率、初生根数目、胚芽鞘长短等作为重要指标用来评估小麦抗旱性。但在初生根数目方面不同学者之间存在一些分歧,一些研究认为在干旱、半干旱地区,由于降雨量不足,因此对水流阻力越大越有利于节约有限的土壤水分用于后期的生长发育,从而更好地发挥群体效应,反而产量相对较高。即在降水量不足的环境中,减少初生根数目虽然降低了苗期个体优势,但有利于作物的群体生长从而高产(Richards等1981; 王静和黄薇1998; 张文英等2013),因此初生根数作为抗旱指标的运用应坚持因地制宜,小麦根数与抗旱性之间的关系还需要进一步探究。卫云宗等(2001)选取了与抗旱性、丰产性密切相关的农艺性状(株高、穗粒数、千粒重、籽粒饱满度、产量等)作为耐旱小麦评价的综合指标。程建峰等(2005)认为干旱条件下作物产量能力的大小是鉴定抗旱性的重要指标。在分子标记研究方面,利用分子标记定位小麦抗旱相关数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)也取得了不少进展,但当前研究结果在育种上的应用还很有限。有人认为只通过一次重组交换便可获得纯合基因型的双单倍体(double haploid, DH)群体,加性遗传效应是 F_2 群体的两倍,因此选择DH群体对小麦抗旱性这类遗传率较低的性状进行分析更为合适(李俊周等2005)。

4 解决小麦干旱胁迫的途径

干旱胁迫对小麦的产量和品质均会造成严重影响, 因此, 目前研究高度重视如何解决小麦干旱胁迫问题, 取得了较好的进展。针对干旱问题, 目前最常用的解决方案主要是: (1)通过化学、物理、生物、工程等手段, 治理和改良种植环境, 使之适应植物生长所需, 运用抗旱锻炼、化学诱导、合理施肥、生长延缓剂、抗蒸腾剂处理等提高植物抗旱性; (2)通过研究植物耐旱机理、选育耐旱品种等手段, 培育出能生长于干旱半干旱环境中的耐旱植物品种。虽然前者在治理上已有一定成效, 但是需要耗费大量的人力物力财力, 而且对水文、气候、地理环境都有复杂的要求, 因此, 无法大面积推广应用, 故关于土壤干旱化解决方案的研究热点向后者集中。本文根据以往研究提出以下3种行之有效的改良途径: 改进耕作和栽培技术、外源调控以及选育耐旱品种。

4.1 改进耕作和栽培技术

一是深耕深翻: 对土地进行深耕深翻是提高土壤蓄水保墒能力的有效措施, 可使土地在降雨时含蓄水份, 从而充分利用降水。二是科学合理施肥: 适量施用化肥, 增加有机肥施用量以改善土壤结构; 合理施用化肥可以减少土壤的板结, 提高作物的抗旱能力, 而有机肥可以活化土壤, 提高土壤的蓄水能力。三是使用保水剂: 保水剂有吸附超出自身重量数十乃至数百倍水分的能力, 可以为作物生长发育提供必须的水分; 这一举措一般用于浸种、拌种等种子处理过程中。

4.2 外源调控

抗旱剂就是通过对作物使用化学药剂, 降低植物叶面气孔的开启程度, 从而减少水分蒸腾, 以达到耐旱的目的。实验证明, 干旱条件下, 一定浓度的氯化胆碱(choline chloride)可以减轻小麦叶片中叶绿素受损害的程度。小麦细胞内抗氧化酶(POD和SOD)的活性在喷施氯化胆碱溶液后出现上升的趋势, 有效缓解了大量生成的自由基对细胞的毒害作用, 显著减弱了细胞表面膜脂的过氧化程度, 延缓了叶绿素(尤其是叶绿素 a)的降解速率, 从而使叶片中光合作用的光反应能够顺利进行(陈雪等2010)。大量研究表明, 黄腐酸(fulvic acid, FA)不仅可以刺激根系生长而且可以减小叶

片气孔开启度, 是提高小麦抗旱能力的理想药物。喷施FA后, 小麦根系生长量增加, 蒸腾强度降低, 新陈代谢旺盛, 光合作用加强, 有利于增加千粒重和有效穗数从而提高小麦产量和质量。FA可以拓宽小麦等作物的种植范围, 增强其对干旱、疾病、干热风等不良环境的抵抗能力(周莉娜等2012)。

研究显示, 肌醇(inositol)以及维生素 B_6 (vitamin B_6)能有效提高小麦的抗旱性, 喷施后, 小麦的各项生理指标与对照组相比均有显著优势。研究发现外源钙(exogenous calcium)和甘氨酸甜菜碱(glycine betaine, GB)可以显著促进小麦植株渗透调节物质的合成与积累, 有利于增强幼苗叶片的渗透调节能力, 从而保持幼苗叶片水分(刘金兰2009)。曲小菲等(2010)通过对水分胁迫下不同抗旱性小麦品种的反应和调节机制进行研究, 发现在干旱胁迫下外源一氧化氮(NO)能够增强小麦叶片抗氧化酶的活性, 提高小麦的抗旱能力。齐永青(2003)研究认为, 氮素作为植物最重要的生命元素之一, 对于减缓小麦旗叶衰老, 提高叶片核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, RuBPCase)和保护酶系统的活性, 减少 H_2O_2 等过氧化物的含量发挥重要作用。邢建辉(2004)就水分条件对冬小麦施用硅钾肥后的抗旱性产生的影响进行研究, 结果表明无论在供水充足还是在水分胁迫条件下, 施用硅钾肥均有利于小麦根系活力, 增加叶绿素含量, 使绿叶功能期延长, 叶片中游离Pro含量增加, 并降低叶片中MDA含量和细胞膜透性, 从而使小麦的抗旱能力显著提高。

4.3 选育耐旱作物品种

由于遗传或长期自然选择的结果, 不同小麦品种面临水分胁迫时做出的反应也存在差异, 这就是小麦品种抗旱性差异的根本性所在(侯清松等2013)。长期以来, 育种家们通过人工杂交、回交等方式选育抗旱、高产优良新品种, 使品种的农艺性状得到改良, 但同时也造成了一些基因在群体中遗传多样性的降低。精确快速地鉴定亲本材料和高代品系的耐旱性是育种成败的关键所在(杨琳等2009), 而通过现代分子育种手段, 包括利用各种分子标记对不同地区和年代的抗旱品种的遗传

多样性进行分析,对种质资源中的优良基因进行深入发掘和充分利用,对于种质创新和新品种选育意义重大。积极引进和利用不同遗传背景的优良种质资源,积极拓宽小麦种质资源的遗传基础,筛选培育适应性更广的耐旱品种,在一定程度上对于解决小麦抗旱性问题具有重要意义(魏添梅等2010)。

5 研究展望

小麦是我国的主要旱粮作物之一,面对日益严重的干旱问题,遗传育种工作者迫切需要解决的重要课题是如何尽快准确鉴定小麦的抗旱能力以及培育抗旱丰产的小麦品种(杨子光2009)。小麦应对干旱胁迫的反应系统十分复杂,是一个适应、损伤、补偿、修复的自我调节的过程(赵丽英等2005)。纵观大量文献,相关学者对小麦抗旱性进行了大量的研究和有益的探讨,分别从各自的研究领域出发提出了各种鉴定指标和评价方法,但由于研究人员使用的材料不同和侧重点差异,造成鉴定体系缺乏整体性,使许多指标在耐旱育种实践中难以发挥作用,因此,干旱胁迫下小麦生理变化、抗旱机制、抗旱品种鉴定及解决小麦干旱胁迫等问题仍需要进一步探索和总结。

当今,随着现代农业的发展和进步,人们对小麦抗旱机理的认识和研究越来越深入。探究小麦抵御干旱胁迫的适应性机制,可以为小麦抗旱新品种的培育提供切实可行的理论依据。在现代分子生物学、基因组学、蛋白质组学等学科密切结合与发展的基础上,研究小麦抗旱性机制的脚步将会更全面和深入,小麦抗旱性基因的发掘及功能鉴定会更有效,应用前景也会更加广阔。

参考文献

- Aairam RK, Raok V, Srivastava C (2002). Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Sci*, 163: 1037–1046
- Ashraf M (2010). Inducing drought tolerance in plants: recent advances. *Biotechnol Adv*, 28: 169–183
- Bailey-Serres J, Mittler R (2006). The roles of reactive oxygen species in plant cells. *Plant Physiol*, 141: 311
- Chen J, Gao JZ, Fang XM, Lü XJ (2014). Effect of drought stress on activity of POD and CAT in wheat during germination period. *J Anhui Agric Sci*, 42 (17): 5360–5361 (in Chinese with English abstract) [陈军, 高贵珍, 方雪梅, 吕晓娇(2014). 干旱胁迫对小麦萌发期 POD、CAT活性的影响, 安徽农业科学, 42 (17): 5360–5361]
- Chen SY (1991). Injury of membrane lipid peroxidation to plant cell. *Plant Physiol Commun*, 27 (2): 84–90 (in Chinese) [陈少裕 (1991). 膜脂过氧化对植物细胞的伤害. 植物生理学通讯, 27 (2): 84–90]
- Chen TQ, Wang W, Yang KL, He QC (2014). The analysis and screening of drought tolerance materials of wheat at germination stage. *seed*, 33 (10): 81–84 (in Chinese with English abstract) [陈天青, 王伟, 杨康林, 何庆才(2014). 小麦萌发期耐旱性材料的筛选与评价. 种子, 33 (10): 81–84]
- Chen X, Xu JM, Chen E, Tan Q, Zhou X (2010). Effects of choline chloride on the damage of chlorophyll content and fluorescence characteristics of wheat seedlings under drought stress. *Agric Res Arid Areas*, 28 (3): 173–176 (in Chinese with English abstract) [陈雪, 徐建明, 陈娥, 谭卿, 周笑 (2010). 干旱胁迫下氯化胆碱对小麦幼苗叶片中叶绿素含量和荧光特性伤害的缓解作用. 干旱地区农业研究, 28 (3): 173–176]
- Cheng JF, Pan QY, Liu YB, Dai TB, Cao WX (2005). Morphological indexes of drought resistance identification in rice. *Acta Ecol Sin*, 25 (11): 325–333 (in Chinese with English abstract) [程建峰, 潘晓云, 刘宜柏, 戴廷波, 曹卫星(2005). 水稻抗旱性鉴定的形态指标. 生态学报, 25 (11): 325–333]
- Chloupek O, Dostál V, Středa T, Psota V, Dvořáčková O (2010). Drought tolerance of barley varieties in relation to their root system size. *Plant Breeding*, 129: 630–636
- Duan Y, Zhang W, Li B, Wang Y, Li K, Han C, Zhang Y, Li X (2010). An endoplasmic reticulum response pathway mediates programmed cell death of root tip induced by water stress in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 186: 681–695
- Ehdai B, Merhaut DJ, Ahmadian S, Hoops AC, Khuong T, Layne AP, Wainess JG (2010). Root system size influences water-nutrient uptake and nitrate leaching potential in wheat. *Agron Crop Sci*, 196: 455–466
- Elstner FE (1982). Oxygen activation and oxygen toxicity. *Annu Rev Plant Physiol*, 33: 73–76
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron Sustain Dev*, 29: 185–212
- Gonzalez-Dugo V, Durand JL, Gastal F (2010). Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. *Agron Sustain Dev*, 30: 529–544
- Gou S (2009). The relationship of drought resistance and cell membrane superoxide of winter wheat mediated by nitrogen. *Chin Agric Sci Bull*, 25 (20): 149–153 (in Chinese with English abstract) [苟升学(2009). 冬小麦抗旱性与膜脂过氧化的关系及其氮素调控机理. 中国农学通报, 25 (20): 149–153]
- Gou ZW, Yang WX, Liu XH (2008). Configuration and physiological characteristics of dryland spring wheat under water stress conditions. *Res Agric Mod*, 29 (4): 503–505 (in Chinese with English abstract) [苟作旺, 杨文雄, 刘效华(2008). 水分胁迫下旱地小麦品种形态及生理特性研究. 农业现代化研究, 29 (4): 503–505]
- Guan JF, Ma CH, Li GM (2004). The change of biomass of the root

- and shoot under drought stress and its relation with drought-resistance in wheat. *J Agric Univ Hebei*, 27 (1): 1–5 (in Chinese with English abstract) [关军锋, 马春红, 李广敏(2004). 干旱胁迫下小麦根冠生物量变化及其与抗旱性的关系. 河北农业大学学报, 27 (1): 1–5]
- Han Y (2010). Analysis of the current situation of China's wheat industry development and its future prospects. *Agric Outlook*, 6 (11): 25–28 (in Chinese) [韩一军(2010). 我国小麦产业发展现状分析及未来展望. 农业展望, 6 (11): 25–28]
- Heřmanská A, Sřěda T, Chloupek O (2015). Improved wheat grain yield by a new method of root selection. *Agron Sustain Dev*, 35: 195–202
- Hirschi M, Seneviratne SI, Alexandrov V, Boberg F, Boroneant C, Christensen OB, Formayer H, Orlowsky B, Stepanek P (2011). Observational evidence for soil-moisture impact on hot extremes in southeastern Europe. *Nat Geosci*, 4 (1): 17–21
- Hou QS, Che J, Sao L, Wang Y, Li C, Ma Y, Gao F, Zhang Q, Liu N, Chu D, et al (2013). Research progress on wheat drought resistance heredity. *J Wheat Res*, 34 (2): 6–13 (in Chinese with English abstract) [侯清松, 车京玉, 邵立刚, 王岩, 李长辉, 马勇, 高凤梅, 张起昌, 刘宁涛, 邹东月等(2013). 小麦抗旱性遗传与研究进展. 小麦研究, 34 (2): 6–13]
- Ji H, Ling Liu, Kexue Li, Qingen Xie, Zhijuan Wang, Xuhua Zhao, Xia Li (2014). PEG-mediated osmotic stress induces premature differentiation of the root apical meristem and outgrowth of lateral roots in wheat. *J Exp Bot*, 65 (17): 4863–4872
- Ji T (2009). Comparative study on evaluation indexes of drought resistance in Wheat. *National Drought Monitoring Technology and Drought and Disaster Reduction Measures*: 40 (in Chinese) [冀天会(2009). 小麦抗旱性鉴定评价指标比较研究. 全国旱情监测技术与抗旱减灾措施论文集: 40]
- Jiang MY, Guo SC, Zhang XM (1997). Proline accumulation in rice seedlings exposed to oxidative stress in relation to antioxidation. *Acta Phytophysiol Sin*, 23 (4): 347–352 (in Chinese with English abstract) [蒋明义, 郭绍川, 张学明(1997). 氧化胁迫下稻苗体内积累的脯氨酸的抗氧化作用. 植物生理学报, 23 (4): 347–352]
- Kong XB, Bai XH, Wang TQ, Zhang SH, Qiu YB (2009). Advances in molecular genetic research on drought resistance of maize. *J Maize Sci*, 17 (5): 58–60 (in Chinese with English abstract) [孔祥彬, 白星焕, 王同芹, 张世和, 邱玉宾(2009). 玉米抗(耐)旱性的分子遗传研究进展. 玉米科学, 17 (5): 58–60]
- Lawlor DW, Cornic G (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ*, 25: 275–294
- Le ZY, Liao RW, Liu JM, Lu JL, Bai YM, Liang H, An SQ, Huang H (2014). Effects of water stress on stem, plant and yield of winter wheat over North China plain. *J Meteorol Environ*, 30 (6): 120–124 (in Chinese) [乐章燕, 廖荣伟, 刘晶淼, 卢建立, 白月明, 梁宏, 安顺清, 黄鹤(2014). 水分胁迫对华北平原冬小麦地上部分及产量的影响. 气象与环境学报, 30 (6): 120–124]
- Li JZ, Liu YY, He N, Cui DQ (2005). Genetics analysis of several quantitative traits of doubled haploid population in wheat. *Acta Trit Crops*, 25 (3): 16–19 (in Chinese with English abstract) [李俊周, 刘艳阳, 何宁, 崔党群(2005). 小麦DH群体数量性状的遗传分析. 麦类作物学报, 25 (3): 16–19]
- Li S, Zhang L, Yao Y (2015). Effects of different water stress on active oxygen, stoma and photosynthesis characteristics of wheat. *J Hebei Univ-Nat Sci*, 35 (5): 487–493 (in Chinese with English abstract) [李思, 张莉, 姚雅琴(2015). 干旱对冬小麦叶片气孔、活性氧和光合作用的影响. 河北大学学报(自然科学版), 35 (5): 487–493]
- Liu J (2009). Exogenous application of calcium chloride and glycine betaine improve drought tolerance in wheat (Master's thesis). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [刘金兰(2009). 外源钙和甜菜碱提高小麦抗旱性研究(硕士论文). 泰安: 山东农业大学]
- Liu J, Wei KF, Gao ZH, Li BB, Ren HB, Hu JF, Jia WS (2008). Nitrate as an enhancer of root signal in the regulation of stomatal movement in plants under drought stress. *Chin Bull Bot*, 25 (1): 34–40 (in Chinese with English abstract) [刘静, 魏开发, 高志晖, 李冰冰, 任慧波, 胡建芳, 贾文锁(2008). 干旱胁迫下氮素营养与根信号在气孔运动调控中的协同作用. 植物学通报, 25 (1): 34–40]
- Liu YX, Lan JH, Lin Q (2009). Studies on identification of drought resistance in winter wheats by the method of coleoptile length. *Chin Agric Sci Bull*, 25 (2): 51–54 (in Chinese with English abstract) [刘源霞, 兰进好, 林琪(2009). 利用胚芽鞘长度法鉴定冬小麦抗旱性的研究. 中国农学通报, 25 (2): 51–54]
- Ma FJ, Li DD, Cai J, Jiang D, Cao WX, Dai TB (2012). Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress. *Chin J Appl Ecol*, 23 (3): 724–730 (in Chinese with English abstract) [马富举, 李丹丹, 蔡剑, 姜东, 曹卫星, 戴廷波(2012). 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响. 应用生态学报, 23 (3): 724–730]
- Mueller B, Seneviratne SI (2012). Hot days induced by precipitation deficits at the global scale. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (31): 12398–12403
- Paez-Garcia A, Motes CM, Scheible WR, Chen RJ, Blancaflor EB, Monteros MJ (2015). Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants*, 4: 334–355
- Qi YQ (2003). Studies on the physiological performance and criterion of drought resistance in different wheat varieties (Master's thesis). Baoding: Agricultural University of Hebei (in Chinese with English abstract) [齐永青(2003). 不同小麦品种的抗旱生理特性及其抗旱性评价的研究(硕士论文). 保定: 河北农业大学]
- Qu XF, Lü SM, Wang LH, Liang SR, Liu WW, Zhao HJ (2010). The response of different drought resistance of wheat varieties under drought stress and the regulating role of nitric oxygen. *J Anhui Agric Sci*, 38 (19): 10001–10003 (in Chinese with English abstract) [曲小菲, 吕淑敏, 王林华, 梁书荣, 刘魏魏, 赵会杰(2010). 不同抗旱性小麦品种对干旱胁迫的响应及NO的调节作用. 安徽农业科学, 38 (19): 10001–10003]
- Richards RA, Passioura JB (1981). Seminal root morphology and water use of wheat I. Environmental effects. *Crop Sci*, 21 (2): 249–252
- Sairam RK, Tyagi A (2004). Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr Sci*, 86: 407–421

- Sečenji M, Lendvai Á, Miskolczi P, Kocsy G, Gallé Á, Szucs A, Hoffmann B, Sárvari É, Schweizer P, Stein N, et al (2010). Differences in root functions during long-term drought adaptation: comparison of active gene sets of two wheat genotypes. *Plant Biology*, 12: 871–882
- Sharp RE, Poroyko V, Hejlek LG, Spollen WG, Springer GK, Bohnert HJ, Nguyen HT (2004). Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *J Exp Bot*, 55 (407): 2343–2351
- Steudle E (2000). Water uptake by plant roots: an integration of views. *Plant Soil*, 226: 45–56
- Středa T, Dostál V, Horáková V, Chloupek O (2012). Effective use of water by wheat varieties with different root system sizes in rain-fed experiments in Central Europe. *Agric Water Manage*, 104: 203–209
- Sun FG, Liu XS (2009). Study on drought resistance identification indices of crops. *J Anhui Agric Sci*, 37 (26): 12494–12495 (in Chinese with English abstract) [孙福贵, 刘学圣(2009). 作物抗旱性鉴定指标的研究. *安徽农业科学*, 37 (26): 12494–12495]
- Tan X, Hu T, Dai Y, Wan Q (2008). Effects of different drought treatments on soluble protein content and total antioxidant capacity of wheat seedlings. *J Henan Univ Technol-Nat Sci*, 29 (1): 42–47 (in Chinese) [谭晓荣, 胡韬纲, 戴媛, 万谦(2008). 不同干旱方式对小麦幼苗可溶性蛋白含量及总抗氧化力的影响. *河南工业大学学报(自然科学版)*, 29 (1): 42–47]
- Tanksley SD, McCouch SR (1997). Seed bank and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science*, 277: 1063–1066
- Ubeda-Tomas S, Bennett MJ (2010). Plant development: size matters, and it is all down to hormones. *Curr Biol*, 20: 511–513
- Wang J, Huang W (1998). A preliminary study of the relation between the drought resistance of different spring wheat varieties and anatomical structure of root. *J Lanzhou Univ-Nat Sci*, 34 (4): 154–156 (in Chinese with English abstract) [王静, 黄薇(1998). 初生根的形态解剖结构与春小麦抗旱性的关系初探. *兰州大学学报(自然科学版)*, 34 (4): 154–156]
- Wang J, Li DQ, Gu LK (2002). The response to water stress of the antioxidant system in maize seedling roots with different drought resistance. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* 22 (2): 285–290 (in Chinese with English abstract) [王娟, 李德全, 谷令坤(2002). 不同抗旱性玉米幼苗根系抗氧化系统对水分胁迫的反应. *西北植物学报*, 22 (2): 285–290]
- Wang Y (2011). Research progress on drought resistance of wheat in China. *Hortic Seed*, (2): 95–97 (in Chinese with English abstract) [汪颖(2011). 我国小麦抗旱性研究进展. *园艺与种苗*, (2): 95–97]
- Wei TM, Cang XP, Min DH, Jing XL (2010). Analysis of genetic diversity and tapping elite alleles for plant height in drought-tolerant wheat varieties. *Acta Agron Sin*, 36 (6): 895–904 (in Chinese with English abstract) [魏添梅, 昌小平, 闵东红, 景蕊莲(2010). 小麦抗旱品种的遗传多样性分析及株高优异等位变异挖掘. *作物学报*, 36 (6): 895–904]
- Wei Y, Liu X, Qiao R (2001). High yield and drought tolerance winter wheat breeding technology and its evaluation method research. *J Wheat Res*, 22 (2): 1–5 (in Chinese) [卫云宗, 刘新月, 乔蕊清(2001). 高产耐旱冬小麦育种技术及其评价方法研究. *小麦研究*, 22 (2): 1–5]
- Wu XS, Cang XP, Jing XL (2008). Screening Indexes for drought resistance of wheat at grain-filling stage. *J Trit Crops*, 28 (4): 626–632 (in Chinese with English abstract) [武仙山, 昌小平, 景蕊莲(2008). 小麦灌浆期抗旱性鉴定指标的综合评价. *麦类作物学报*, 28 (4): 626–632]
- Xing J (2004). Effect of silicon and potassium fertilizer application on drought resistance of winter wheat. *J Wheat Res*, 25 (2): 5–7 (in Chinese) [邢建辉(2004). 施用硅钾肥对冬小麦抗旱性的影响. *小麦研究*, 25 (2): 5–7]
- Yamaguchi M, Valliyodan B, Zhang J, Lenoble ME, Yu O, Rogers EE, Nguyen HT, Sharp RE (2010). Regulation of growth response to water stress in the soybean primary root. I. Proteomic analysis reveals regionspecific regulation of phenylpropanoid metabolism and control of free iron in the elongation zone. *Plant Cell Environ*, 33: 223–243
- Yang L, Jing J, Zhao B (2009). Identification indexes of drought resistance of wheat in dryland. *Mod Agric Sci Technol*, (17): 19–20 (in Chinese) [杨琳, 景继海, 赵佰图(2009). 旱地小麦抗旱性鉴定指标研究. *现代农业科技*, (17): 19–20]
- Yang M (2012). Study on drought-resistance of transgenic wheat with *TaEBP* gene (Master's thesis). Yangling: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [杨梅(2012). 普通小麦转*TaEBP*基因系抗旱特性研究(硕士论文). 杨凌: 西北农林科技大学]
- Yang ZG, Ji TH, Guo JW, Meng LM, Zhang K, Shun JW (2009). Advance of wheat drought resistance identification in seedling stage. *Inner Mongolia Agric Sci Technol*, (5): 29–31 (in Chinese with English abstract) [杨子光, 冀天会, 郭军伟, 孟丽梅, 张珂, 孙军伟(2009). 小麦苗期抗旱性鉴定研究进展. *内蒙古农业科技*, (5): 29–31]
- Zhang CJ, Ji TH, Yang ZG, Guo JW, Meng LM, Zhang K (2007). Study on resistance drought identify method and evaluation index of wheat I identify method and evaluation index. *Chin Agric Sci Bull*, 23 (9): 226–230 (in Chinese with English abstract) [张灿军, 冀天会, 杨子光, 郭军伟, 孟丽梅, 张珂(2007). 小麦抗旱性鉴定方法及评价指标研究I鉴定方法及评价指标. *中国农学通报*, 23 (9): 226–230]
- Zhang L (1998). Relationship between drought stress proteins and drought resistance in wheat seedlings. *J Shenyang Agric Univ*, 29 (2): 106–109 (in Chinese with English abstract) [张立军(1998). 小麦幼苗干旱逆境蛋白与抗旱性关系的研究. *沈阳农业大学学报*, 29 (2): 106–109]
- Zhang LG, Deng XP (2000). Advances in studies on physiological and biochemistry of Wheat Drought Resistance. *Agric Res Arid Areas*, 18 (3): 87–92 (in Chinese with English abstract) [张林刚, 邓西平(2000). 小麦抗旱性生理生化研究进展. *干旱地区农业研究*, 18 (3): 87–92]
- Zhang SX, Jin K, Cai DX, Wang DS, Yao YQ (2003). Effect of different level of N and P on the yield of winter wheat under water stress. *Plant Nutr Fert Sci*, 9 (3): 276–279 (in Chinese with English abstract) [张淑香, 金柯, 蔡典雄, 汪德水, 姚宇卿(2003).

- 水分胁迫条件下不同氮磷组合对小麦产量的影响. 植物营养与肥料学报, 9 (3): 276–279]
- Zhang WY, Huang JM, Wei WB (2013). Research progress on drought resistance of *Setaria italica* in China. J Anhui Agric Sci, 41 (4): 1469–1470 (in Chinese with English abstract) [张文英, 黄建明, 尉文彬(2013). 我国谷子抗旱性研究进展. 安徽农业科学, 41 (4): 1469–1470]
- Zhao H, Wang P, Guo G (1992). The effect of water stress on the content of antioxidant and their relation to drought resistance in wheat seedlings. Acta Agric Boreal-Occident Sin, 1 (3): 37–40 (in Chinese with English abstract) [赵会贤, 汪沛洪, 郭嵩光(1992). 水分胁迫对小麦幼苗抗氧化物质含量的影响及其与抗旱性的关系. 西北农业学报, 1 (3): 37–40]
- Zhao LY, Deng XP, Shan L (2005). The response mechanism of active oxygen species removing system to drought stress. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 25 (2): 413–418 (in Chinese with English abstract) [赵丽英, 邓西平, 山仑(2005). 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制. 西北植物学报, 25 (2): 413–418]
- Zhao P, Li M, Ji Z, Jia Y, Ma C (2016). Counter-measures of drought physiology response in plant. Chin Agric Sci Bull, 32 (15): 86–92 (in Chinese with English abstract) [赵璞, 李梦, 及增发, 贾银锁, 马春红(2016). 植物干旱响应生理对策研究进展. 中国农学通报, 32 (15): 86–92]
- ZhaoHJ, Zhang HG, Wang HQ (2008). Study on α -amylase and its isoenzyme expression in nine spring wheat cultivars at germination stage. J Trit Crops, 28 (4): 633–637 (in Chinese with English abstract) [赵会君, 张怀刚, 王海庆(2008). 抗旱性不同的春小麦品种籽粒萌发期 α -淀粉酶活性及其同工酶分析. 麦类作物学报, 28 (4): 633–637]
- Zhou G, Li YR (2007). Advances in drought induced proteins in plant. Guangxi Agric Sci, 38 (4): 379–385 (in Chinese with English abstract) [周桂, 李杨瑞(2007). 植物干旱诱导蛋白研究进展. 广西农业科学, 38 (4): 379–385]
- Zhou LN, Sun LR, Mao H, Qu D (2012). Effects of drought-resistant fulvic acid liquid fertilizer on wheat and maize growth. Agric Res Arid Areas, 30 (1): 154–158 (in Chinese with English abstract) [周莉娜, 孙丽蓉, 毛晖, 曲东(2012). 黄腐酸抗旱营养剂对小麦和玉米生长的影响. 干旱地区农业研究, 30 (1): 154–158]
- Zhou Q (2000). The application of plant response to water stress and drought resistance in dry farming and breeding. In: Wu P, Chen K (eds). Advances in Plant Molecular Physiology. Hangzhou: Zhejiang University Press, 207–215 (in Chinese with English abstract) [邹琦. 植物对水分胁迫的响应及其在旱作农业和抗旱育种中的应用(2000). 见: 吴平, 陈昆松(编). 植物分子生理学进展. 杭州: 浙江大学出版社, 207–215]

The research advances in drought resistance in wheat

ZHAO Yan-Hao, CAO Yue-Fen, SUN Wei-Yi, RONG Jun-Kang*

The Key Laboratory for Quality Improvement of Agricultural Products of Zhejiang Province, School of Agriculture and Food Science, Zhejiang A&F University, Lin'an, Zhejiang 311300, China

Abstract: Wheat (*Triticum aestivum*) is one of the most important food crops in the world, and it plays an important role in the development of China's agricultural industry and national economy. Water shortage is one of the biggest environmental problems in wheat production. Related researches found that the wheat growth and development, pollination, photosynthesis, biomass, chlorophyll content and the activities and contents of various biological enzymes [peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), etc.] would be influenced on different degrees by drought stress. Extensive researches have been carried out to study on the physiological response mechanism of wheat under drought stress and some achievements have been obtained. Based on the previous studies, the recent research advances were summarized here on the wheat physiological changes under drought stress, wheat drought-resistant mechanism, drought-resistant varieties identification and approaches to drought resistance in wheat.

Key words: drought stress; *Triticum aestivum*; physiological response mechanism; research advances

Received 2016-08-04 Accepted 2016-09-12

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31301372), and Science Technology Department of Public Welfare Projects of Zhejiang (Grant No. 2014C32027).

*Corresponding author (E-mail: junkangrong@126.com).