

李欣欣, 黄萍, 庄义庆, 等. 能源作物甜高粱抗逆性的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(6): 1429-1433.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2016.06.036

能源作物甜高粱抗逆性的研究进展

李欣欣¹, 黄萍^{1,2}, 庄义庆³, 杜浩¹, 杜道林^{1,2}

(1. 江苏大学环境与安全工程学院, 江苏 镇江 212013; 2. 江苏大学农业工程研究院, 江苏 镇江 212013; 3. 镇江农业科学研究所, 江苏 镇江 212013)

摘要: 甜高粱具有抗旱、耐涝、耐盐碱等优良特性, 对不同类型土壤都有很强的适应能力, 是中国重要的粮食作物、糖料作物和能源作物之一。在石油资源面临枯竭的严峻形势下, 甜高粱作为能源作物已受到全世界的广泛重视。本文就国内外对甜高粱在盐碱、干旱、温度、及重金属胁迫等多种逆境条件下, 其生理生化及分子层面变化的研究做了概述, 为今后大力开发利用甜高粱并为其在江苏沿海滩涂地区引种培育提供理论依据。

关键词: 甜高粱; 适应性; 抗逆; 能源作物

中图分类号: S566.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2016)06-1429-05

Research advances of stress tolerance in sweet sorghum

LI Xin-xin¹, HUANG Ping^{1,2}, ZHUANG Yi-qing³, DU Hao¹, DU Dao-lin^{1,2}

(1. School of The Environment and Safety Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China; 2. Institute of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China; 3. Zhenjiang Institute of Agricultural Sciences of the Ning Zhen Hilly District, Zhenjiang 212013, China)

Abstract: Sweet sorghum, which belongs to one of the important food crops and sugar crops as well as energy crops, is adaptive to different types of soil under drought, water logging, salinity stresses. Sweet sorghum as an energy crop has received widespread attention around the world in the depletion of oil resources under the grim situation. In this paper, physiological/biochemical and molecular level changes in sweet sorghum in response to salinity, drought, temperature, and heavy metal stresses were summarized, which will lay a theoretical basis for vigorous development and future utilization of sweet sorghum, and fosters the introduction of sweet sorghum into Jiangsu coastal beach areas.

Key words: sweet sorghum; adaptability; stress tolerance; energy crop

寻找既能保障能源安全, 又能减轻环境污染的新能源是世界各国面临的课题, 开发生物质能

源就是其中最为重要的途径之一^[1]。中国耕地面积有限, 发展生物质能源首先要保障粮食安全, 做到不与粮争地、不与民争粮, 利用边际性土地发展能源植物产业。在干旱、盐碱和瘠薄的边际土地上种植能源植物, 要提高单位土地面积的生物质产量, 必须要求植物具备高光效、高生物产量和高抗逆性的特点。甜高粱是起源于非洲热带大陆的高秆一年生C4草本植物, 因其生长迅速、抗逆性强、糖分积累快、生物学产量高、乙醇产量高、乙醇转化率高等特点成为一种优良的饲料作物、糖料作物和可再生能

收稿日期: 2016-01-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170386, 31200316); 江苏省科技支撑计划项目(BE2012419, BE2011369); 中国博士后科学基金项目(2012M520999); 江苏大学高级人才基金项目(11JDG150)

作者简介: 李欣欣(1988-), 女, 河南灵宝人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。(E-mail) xinxinlizhu@163.com

通讯作者: 杜道林, (E-mail) daolindu@163.com

源作物,被认为是最具开发潜力的能源植物之一。以全基因组测序为标志的高粱分子生物学研究近年来取得了丰硕的成果^[2]。国内外对甜高粱抗逆性的研究主要集中在逆境条件下的生理生化及其分子响应机制等方面。本文综述了甜高粱在盐碱、干旱、低温或高温、重金属胁迫等多种逆境条件下其生理生化及分子水平响应特征,并分析比较了国内外对甜高粱抗逆性的最新研究进展,以期今后甜高粱在沿海滩涂的推广应用提供理论参考。

1 甜高粱对盐碱胁迫的抗性

土壤盐度已经成为限制农作物产量的一个重要因素^[3-5]。对甜高粱种子及幼苗耐盐性的研究,能为甜高粱的引种及育种工作提供参考。邱晓等^[6]选择六环美迪、醇甜一号及辽甜一号 3 个品种的甜高粱种子,同时选用 4 份不同含盐量(0.43 g/kg、2.88 g/kg、4.06 g/kg、6.10 g/kg)的田间自然土,进行了耐盐试验,结果表明,土壤含盐量低于 2.88 g/kg 时,种子萌发没有受到显著抑制,而随着含盐量的增加,其萌发率随之降低。Zhao 等^[7]的研究也有类似的结果。因此,在这 3 个甜高粱品种育种时,其种子萌发的土壤含盐量应不高于 2.88 g/kg。通过对比其相对发芽率和相对株高得出这 3 个甜高粱品种的耐盐性从强到弱依次为:六环美迪、醇甜一号和辽甜一号。贝鑫临等^[8]以甜高粱 M-81E 为材料,分别采用 0.3%~2.4% 的 NaCl 溶液、pH 为 7.0~9.6 的 NaOH 溶液、0.3%~0.9% 的 NaCl 溶液和 pH 为 7.0~9.6 的 NaOH 混合溶液对甜高粱种子进行单盐、单碱及盐碱混合的胁迫处理试验,通过测定种子发芽率、存活率、相对生长率及相对含水量等指标表明,单盐胁迫显著抑制了种子的萌发,而单碱胁迫对种子的萌发没有显著影响。当用 0.9% 的 NaCl 和 pH=9.0 的盐碱混合液直接处理甜高粱种子时,其存活率虽然比对照组低,但仍在 90% 以上,说明 M-81E 甜高粱在幼苗期有较强的耐盐碱性。研究还发现盐胁迫碱胁迫之间对甜高粱种子有很强的协同效应。Chai 等^[9]的研究结果表明甜高粱幼苗的抗性酶活性及植株根系中可溶性蛋白含量随着 NaCl 浓度的增加而升高,其叶片中的脯氨酸含量也大幅度增加,改变了植物体内的渗透压,有利于植物抵抗外界盐胁迫。但王秀玲等^[10]的研究却得出盐胁迫后 8 个甜高粱材料芽苗细胞中可溶性蛋白含量降低的

结论,认为盐胁迫对植物可溶性蛋白质含量的影响因植物种类和品种不同而不同。De Lacerda 等^[4]认为对盐敏感的甜高粱品种可溶性糖和脯氨酸增加的趋势更加显著。

近年来也有众多学者对甜高粱应对盐碱胁迫的分子机制进行了研究。Zhang 等^[11]在研究中发现了 CBL 家族中的碱胁迫效应基因,通过生物信息学分析可知 *SbCBL* 的序列是高度保守的,并且大多数 *SbCBLs* 都有 3 个典型的 EF-手型结构。实时荧光定量 PCR 分析结果表明,在正常生长条件下 *SbCBL* 基因有特异的时空组织表达模式,而在碳酸钠处理下,甜高粱幼苗的 *SbCBL* 基因也具有不同的响应模式。根据这些表达模式,将 *SbCBL* 家族基因又分为三大类。这些结果表明 *SbCBLs* 可能参与了甜高粱耐受碱胁迫时细胞内的适应过程。Su 等^[12]在甜高粱中克隆得到 *SbP5CS1* 和 *SbP5CS2* 2 个基因,表达差异分析结果显示这 2 个基因都参与了干旱和盐胁迫诱导过程,并且在植物发育过程中起很大作用。在将来的研究中,可以对这 2 个基因进行改造,用于提高甜高粱或其他能源植物的胁迫耐受力。Sui 等^[13]研究发现耐盐甜高粱叶片含糖量很高,选取耐盐品种 M-81E 和盐分敏感品种 Roma 进行试验,通过转录组差异分析,分别获得了 864 个和 930 个差异表达基因,这些基因大都与植物的光合作用、碳固定、淀粉和蔗糖的代谢相关。对于品种 M-81E,编码苹果酸脱氢酶和蔗糖合成酶的基因表达上调,而对于品种 Roma 正好相反,从而得出结论,品种 M-81E 是通过保护光合系统结构来增加光合产物的积累而达到耐盐的效果。

2 甜高粱对干旱胁迫的抗性

供水的减少及降雨分布格局的改变都会对植物的生理属性、代谢功能及生长发育产生直接的影响^[14-17]。荣少英等^[18]选用在河南省适播的甜高粱和普通高粱为材料,研究干旱胁迫下两者生理生化指标随土壤水分的动态变化规律。结果表明,无论在正常供水条件下还是在干旱胁迫条件下,与普通高粱相比,甜高粱均有较高的叶片持水能力,即有较强的抗旱能力;甜高粱可以通过脯氨酸和可溶性蛋白含量这两种渗透调节物质的作用来适应干旱逆境,而普通高粱则是通过积累可溶性糖来进行渗透调节。Zegada 等^[15]在对甜高粱生长早期和晚期进

行长时间或短时间的干旱胁迫后发现,甜高粱有效的自我调节的光合系统使其对于旱具有较强的耐受性和光合恢复能力。杨倩等^[19]的研究发现,使用淀粉芽孢杆菌 FZB42 的菌液对于旱胁迫下的 BJ-17 甜高粱进行灌根处理,可以使幼苗存活时间更长,从而提高幼苗的抗旱性。这一结论为提高甜高粱的抗旱性提供了一个新途径。

国内外学者也在甜高粱耐旱的分子机制研究方面取得了良好进展。Ogbaga 等^[20]选择最耐旱品种 Samsorg 40 和不耐旱品种 Samsorg 17,通过测量叶面积、叶相对水分含量及土壤水分含量、叶绿素等光合参数和蛋白质、总可溶性糖分含量,从光合和生化方面阐述了甜高粱的耐旱机制:可溶性糖含量高的甜高粱可以使植物保持较长时间的呼吸作用和光合作用,从而使甜高粱具有较强的耐旱性,这一研究为甜高粱的育种提供依据。Schittenhel 等^[21]通过对地上部分干质量和根部干质量的测量发现,甜高粱通过深处根较强的吸水能力和较大比例的根干质量使其具有比玉米和苏丹草强的耐旱能力。这些研究为探索甜高粱耐旱机制提供了新的线索。

3 甜高粱对温度胁迫的抗性

植物的生理活动、生化反应,都必须在一定的温度条件下才能进行。一般地,温度升高,生理生化反应加快、生长发育加速;反之则减慢。当温度低于或者高于植物所能忍受的范围时,植物生长缓慢甚至停止,发育受阻,直至死亡。同时,温度的变化也能引起环境中其他因子如湿度、降水、风、水中氧的溶解度等的变化,而环境诸因子的综合作用,又会影响植物的生长发育、作物的产量和质量。

为确定甜高粱育种过程中的最适温度,了解甜高粱在一定温度范围内的生理生化变化很有必要。何玮等^[22]研究了大力士饲用甜高粱在 5℃ 低温胁迫下,6 h、12 h、24 h、48 h 以及 72 h 时的生理生化指标,结果表明,随着低温胁迫时间的延长,甜高粱可溶性糖的含量总体降低,脯氨酸的含量急剧增加,膜质过氧化物 MDA 的含量逐渐增高。这个试验为甜高粱的抗寒性研究提供了理论参考。Fiedler 等^[23]通过多样性阵列技术(DArT)和单序列重复(SSR)标记得到许多与温度相关的标记性状位点,其中在染色体 SBI-01、SBI-03、SBI-07 和 SBI-10 上发现了与生长速率相关的标记性状,这几个基因区域

可以提高高粱对严寒的耐受性。

Yan 等^[24]研究发现:在 40℃ 高温胁迫甜高粱幼苗 1 h 后,其光合速率 P_n 和光合系统 PS II 表型指数并无明显变化,但是其蒸腾速率显著加快;当持续胁迫 3 h 后, P_n 则明显降低,在 45℃ 时降低更显著,并且由于此过程中高温对 CO_2 固定过程产生了不可逆转的损坏, P_n 不能完全恢复。PS II 反应中心和供体的放氧复合体对高温不敏感,而受体的电子转导过程对高温极为敏感,因此在 45℃ 胁迫 1 d 后,PS II 功能就完全得到恢复。随后, Yan 等^[25]又对甜高粱在热激胁迫下的光合电子转运过程做了详细的研究。研究发现,在 43℃ 时,光合系统 PS II 的醌电子接受体(Q_A)电子转运过程被抑制,但是 PSI 的光化学能力甚至在 48℃ 都没有被影响。 Q_A 到系统电子载体 PQH_2 的片段是甜高粱受到热胁迫时光合系统 PSI 和 PS II 之间电子传递链上对热胁迫最敏感的片段。这些研究为探索甜高粱的耐高温机制提供了理论依据。

4 甜高粱对重金属胁迫的抗性

人类对矿山的开采以及工农业生产中化学品的使用使大量重金属进入土壤,当农用地土壤中的重金属浓度超过一定范围,不仅会对植物产生毒害作用,还会通过食物链危害人体健康^[26]。因此,在农用耕地极为珍贵的中国,利用重金属污染的土壤开发能源植物产业,成为一条解决能源和粮食问题的有效途径。其中,能源作物甜高粱被报道对某些重金属如 Cd、Zn、Cu 以及 Pb 具有一定的累积能力^[27]。

贺玉姣等^[28]采用营养液培养法,研究 C4 植物甜高粱幼苗和玉米幼苗对 Zn 胁迫的响应差异,结果显示,随着 Zn 处理浓度的增加,玉米对 Zn 胁迫的耐受性高于甜高粱,两者的敏感性差异可能缘于他们对金属离子的吸收和转运差异。崔永行等^[29]分别采用 0 mg/L、2 mg/L、4 mg/L、8 mg/L、16 mg/L、32 mg/L 的镉溶液对 3 个甜高粱品种的种子进行重金属胁迫处理,测定了镉胁迫下种子的发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、苗长、根长等指标。结果表明,3 个品种的发芽指标都随着镉浓度的增加先升高后降低,4 mg/L 的镉浓度对种子的萌发有促进作用。3 个品种对镉的耐受性从高到低依次为:上海甜高粱、兴佳甜高粱和意大利甜高粱。张海燕等^[30]

以甜高粱为试验材料,研究了 0 mmol/L、0.5 mmol/L、1.0 mmol/L、1.8 mmol/L 的 K_2CrO_4 溶液处理对甜高粱幼苗生物量、非酶系统 GSH 和 AsA 含量、以及抗氧化酶系统酶活性的影响。结果表明,甜高粱对 Cr^{6+} 胁迫响应积极,且表现出一定的耐受性。

Zhang 等^[31]以甜高粱耐铝品种 ROMA 和对铝敏感品种 POTCHETSTRM 为研究材料,从这 2 个甜高粱品种中获得 *SbGlu1* (编码 β -1,3-glucanase) 基因,表达该基因的拟南芥中根部铝和胼胝质积累减少,表明在拟南芥中表达 *SbGlu1* 增强了拟南芥对重金属铝的耐受性。王云等^[32]研究发现,随着铅浓度增加,甜高粱种子的发芽势、发芽率、根长和芽长等生长量均呈下降趋势。

5 展望

植物通常会遭遇一系列的非生物胁迫,如干旱、高盐、高温等,从而限制其生长和发育^[33]。甜高粱的耐盐碱特性使其成为干旱、盐碱地区的目标能源植物^[34],也是适合中国国情和最具发展前景的可再生能源作物之一。目前关于甜高粱适应逆境的研究尚处于起步阶段,主要是针对芽期、苗期抗逆性生理指标变化,缺少甜高粱其他生长时期的研究数据,而且甜高粱的产量多少主要依赖于它的基因型、对胁迫的耐受力 and 从胁迫环境中的恢复能力^[35],因此探索不同品种甜高粱在各种逆境条件下的生理生化特征及其抗逆机制具有重要的现实意义。

近年来,甜高粱分子水平的抗逆性研究为我们提供了新的研究思路。Ngara 等^[36]用蛋白组学技术阐述了几种谷物的胁迫效应蛋白。Zhang 等^[37]通过测序得到高粱的 RNA 库,分析得出 29 个保守的 miRNA 家族和 13 个新的 miRNAs。时空表达分析显示,可以通过操纵 miRNAs 或者它们的目的基因来提高高粱的生物量及胁迫耐受能力。Liu 等^[38]克隆获得了 *SAI-1* 基因的全长 DNA 序列,并且发现了 4 个等位基因。它们的结构非常相似,只是在长度和序列上稍有不同。对 165 个品种的白亮度进行测量,发现 *SBX1* 标记与白亮度值有很大关系并且序列 ATTGA 对白亮度有很大贡献。这个研究为 PCR 标记 STS 用于甜高粱种子选育提供了理论基础。

甜高粱作为能源作物的抗逆性研究虽已取得一些进展,但还存在诸多亟待突破的问题和技术难题,这也将成为未来研究的趋势和方向。例如:(1)甜

高粱基因组测序虽已取得重大进展,但大批基因的功能需要解析,因而需要加强甜高粱分子遗传学和基因组学的研究;(2)目前甜高粱能源性状的研究多集中于不同品系间的差异性比较,逆境胁迫的研究也多集中于种子萌发期和幼苗期,而幼苗期之后的生长期,胁迫条件对甜高粱能源性状的影响有待进一步研究;(3)对甜高粱的抗逆性试验大部分仍集中在室内可控制条件下进行,然而野外实际情况下往往干旱、盐碱、高温等条件共同作用,因而需要进行更多的大田试验,这些研究对选育良种和制定合理有效的灌溉管理措施,促进生物质能源的快速发展具有重要推动意义。

参考文献:

- [1] FISCHER G, SCHRATTENHOLZER L. Global bioenergy potentials through 2050 [J]. *Biomass & Bioenergy*, 2001, 20(3):151-159.
- [2] KRESOVICH S, BARBAZUK B, BEDELL J A, et al. Toward sequencing the sorghum genome: a US national science foundation-sponsored workshop report [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138(4): 1892-1902.
- [3] 彭英,刘晓静,汤兴利,等. 盐胁迫对北沙参生长及生理特性的影响[J]. *江苏农业学报*, 2014, 30(6):1273-1278.
- [4] DE LACERDA C F, CAMBRAIA J, OLIVA M A, et al. Changes in growth and in solute concentrations in sorghum leaves and roots during salt stress recovery [J]. *Environ Exp Bot*, 2005, 54: 69-76.
- [5] 逢洪波,谷思雨,马纯艳,等. 盐胁迫对欧洲千里光幼苗生理生化特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(12): 274-276.
- [6] 邱晓,张孝峰,林志城,等. 不同含盐量的田间自然土下甜高粱耐盐性初探[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(3): 66-70.
- [7] ZHAO Y Y, LU Z H, HE L. Effects of saline-alkaline stress on seed germination and seedling growth of *Sorghum bicolor* (L.) moench [J]. *Appl Biochem Biotechnol*, 2014, 173:1680-1691.
- [8] 贝盛临,张欣,魏玉清,等. 盐碱胁迫对 M-81E 甜高粱种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *河南农业科学*, 2012, 41(2): 45-49.
- [9] CHAI Y Y, JIANG C D, SHI L, et al. Effects of exogenous spermine on sweets orghum during germination under salinity [J]. *Biol Plantarum*, 2010, 54(1): 145-148.
- [10] 王秀玲,程序,谢光辉,等. NaCl 胁迫对甜高粱芽苗期生理生化特性的影响[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(10): 2285-2290.
- [11] ZHANG C X, BIAN M D, YU H, et al. Identification of alkaline stress-responsive genes of CBL family in sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L.) [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2011, 49:1306-1312.
- [12] SU M, LI X F, MA X Y, et al. Cloning two P5CS genes from bioenergy sorghum and their expression profiles under abiotic stresses and MeJA treatment [J]. *Plant Science*, 2011, 181: 652-

- 659.
- [13] SUI N, YANG Z, LIU M, et al. Identification and transcriptomic profiling of genes involved in increasing sugar content during salt stress in sweet sorghum leaves [J]. BMC Genomics, 2015, 16: 534.
- [14] 李 洁. 干旱胁迫对青稞幼苗可溶性蛋白的影响[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(12): 124-126.
- [15] ZEGADA L W, MONTI A. Photosynthetic response of sweet sorghum to drought and re-watering at different growth stages [J]. Physiol Plant, 2013, 149: 56-66.
- [16] 杨 曼, 张佑麟, 徐振东, 等. 水分胁迫对黑壳楠和香樟幼苗生理特性的影响[J]. 南方农业学报, 2015, 46(8): 1449-1454.
- [17] 孟力力, 张 俊, 闻 婧. 干旱胁迫对彩叶草光合特性及叶片超微结构的影响[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(1): 180-185.
- [18] 荣少英, 郭曙光, 张 彤. 干旱胁迫对甜高粱幼苗渗透调节物质的影响[J]. 河南农业科学, 2011, 40(4): 56-59.
- [19] 杨 倩, 柴文娟, 张春林. 一种微生物菌肥对甜高粱种子萌发、幼苗生长和抗逆能力的影响[J]. 内蒙古农业大学学报, 2013, 11(34): 102-109.
- [20] OGBAGA C C, STEPIEN P, JOHNSON G N. Sorghum (*Sorghum bicolor*) varieties adopt strongly contrasting strategies in response to drought [J]. Physiol Plant, 2014, 152: 389-401.
- [21] SCHITTENHEL M S, SCHROETTER S. Comparison of drought tolerance of maize, sweet sorghum and sorghum-sudangrass hybrids [J]. J Agron Crop Sci, 2014, 200: 46-53.
- [22] 何 玮, 张 健, 蒋 安, 等. 低温胁迫对玉草 1 号和甜高粱相关生理指标的影响[J]. 牧草科学, 2009(12): 22-24.
- [23] FIEDLER K, DUENSING R, GRNDIG S, et al. Genetic dissection of temperature-dependent sorghum growth during juvenile development [J]. Theor Appl Genet, 2014, 127: 1935-1948.
- [24] YAN K, CHEN P, SHAO H, et al. Effects of short-term high temperature on photosynthesis and photosystem II performance in sorghum [J]. J Agron Crop Sci, 2011, 197: 400-408.
- [25] YAN K, CHEN P, SHAO H, et al. Dissection of photosynthetic electron transport process in sweet sorghum under heat stress [J]. PLoS ONE, 2013, 8(5): e62100.
- [26] 王学东, 周菊红, 华 璐. 植物对重金属的抗性机理及其植物修复研究进展[J]. 南水北调与水利科技, 2006, 4(2): 43-46.
- [27] ZHUANG P, SHU W S, LI Z, et al. Removal of metals by sorghum plants from contaminated land [J]. J Environ Sci, 2009, 21(10): 1432-1437.
- [28] 贺玉姣, 刘兴华, 蔡庆生. C4 植物甜高粱和玉米幼苗对 Zn 胁迫的响应差异[J]. 生态环境, 2008, 17(5): 1839-1842.
- [29] 崔永行, 范仲学, 杜瑞雪, 等. 镉胁迫对甜高粱种子萌发的影响[J]. 华北农学报, 2008, 23(增刊): 140-143.
- [30] 张海燕, 刘艳荣, 冯 伟, 等. 甜高粱幼苗对 Cr⁶⁺胁迫的生理响应研究[J]. 河北农业学报, 2012, 16(10): 27-31.
- [31] ZHANG H, SHI W L, YOU J F, et al. Transgenic *Arabidopsis thaliana* plants expressing a β -1,3-glucanase from sweet sorghum (*Sorghum bicolor* L.) show reduced callose deposition and increased tolerance to aluminium toxicity [J]. Plant Cell Environ, 2014, 1-11.
- [32] 王 云, 宋艳霞, 孙海燕, 等. 铅胁迫对甜高粱种子活力的影响[J]. 内蒙古民族大学学报, 2006, 21(5): 521-524.
- [33] SACHSM M, HO T H D. Alteration of gene expression during environmental stress in plants [J]. Annu Rev Plant Physiol, 1986, 37: 363-376.
- [34] NETONDO G W, BECK E, ONYANGO J C. Sorghum and salinity [J]. Crop Sci, 2004, 44(3): 797-805.
- [35] HEINRICH G M, FRANCIS C A, EASTIN J D. Stability of grain sorghum yield components across diverse environment [J]. Crop Sci, 1983, 23: 209-212.
- [36] NGARA R, NDIRIMBA B K. Understanding the complex nature of salinity and drought-stress response in cereals using proteomics technologies[J]. Proteomics, 2014, 14: 611-621.
- [37] ZHANG L, ZHENG Y, LI Y F, et al. Identification and temporal expression analysis of conserved and novel microRNAs in sorghum [J]. Genomics, 2011, 98(6): 460-468.
- [38] LIU Y, NIE DY. Allelic variation of a soluble acid invertase gene (*SAI-1*) and development of a functional marker in sweet sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] [J]. Mol Breeding, 2014, 33: 721-730.

(责任编辑:陈海霞)