

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2024)02-0160-08
DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2024.02.010

综 述

马铃薯抗旱机制研究进展

王雅致, 杨 飙, 许天一, 张丽莉*

(东北农业大学农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘 要: 马铃薯是全球第四大粮食作物, 也是中国主要的粮食作物, 在保障粮食安全方面有重要作用。随着全球气候变暖, 干旱成为农业生产上频发的自然灾害, 严重制约马铃薯生产。从干旱胁迫信号传导、转录因子、渗透调节等方面综述了马铃薯抗旱机制, 从多组学发展角度论述了提高马铃薯抗旱性的途径与措施, 对马铃薯耐旱研究方向及方法进行展望, 为后续马铃薯抗旱机制研究及优良品种选育提供参考。

关键词: 马铃薯; 抗旱; 基因; 机制; 展望

Research Progress in Molecular Mechanisms of Drought Resistance in Potatoes

WANG Yazhi, YANG Biao, XU Tianyi, ZHANG Lili*

(College of Agronomy, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030, China)

Abstract: Potato is the fourth largest food crop in the world and also a major food crop in China. It plays a significant role in ensuring food security. With global warming, drought has become a frequent natural disaster in agricultural production, seriously restricting potato production. The mechanism of drought resistance in potato was reviewed from the aspects of signal transduction, transcription factors and osmotic regulation, and the approaches and measures to improve drought resistance in potato were discussed from the aspects of the development of multi-omics. Furthermore, the research direction and methods of potato drought tolerance were prospected. This review would provide reference for further study of potato drought resistance mechanism and breeding of improved varieties.

Key Words: potato; drought resistance; gene; mechanism; prospect

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)为茄科茄属一年生草本块茎植物, 是全球第四大粮食作物^[1,2]。在全世界范围内种植约1 930万hm², 年产量近4亿t。

马铃薯具有耐贫瘠、适应性广、营养价值高等优点, 但其根系浅, 对水分亏缺十分敏感。马铃薯是需水量较大的农作物, 生产1 kg马铃薯需140 L

收稿日期: 2023-12-26

基金项目: 国家现代农业产业技术体系专项(CARS-09)。

作者简介: 王雅致(1999-), 女, 硕士研究生, 主要从事马铃薯遗传育种研究。

*通信作者(Corresponding author): 张丽莉, 教授, 主要从事马铃薯遗传育种、种薯生产及逆境分子生物学研究, E-mail: zhanglilizw@

163.com。

水^[3], 其茎叶和块茎含水量分别为 90% 与 80%^[4]。全球共有 50 多个干旱半干旱地区^[3], 因干旱频发、时间持久、覆盖面积广等特点, 已成为世界各国农业发展关键制约因素。中国 60% 左右的马铃薯种植于干旱半干旱地区^[1], 这些地区气候恶劣、水资源缺乏, 制约马铃薯产业发展, 因此研究马铃薯抗旱机制具有重要意义。

在干旱胁迫下, 马铃薯细胞内外渗透压不平衡, 胞内通过聚集大量有机物和无机物进行调节; 植物体内超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)等酶活性及生长调节剂发生变化; 光合、蒸腾作用遭到破坏, 进而影响植株形态发育, 影响马铃薯产量和品质。为应对干旱胁迫造成的不利影响, 马铃薯植株通过一系列调控机制应对干旱胁迫^[5-8]。目前已研究分析出马铃薯抗旱的部分分子机制, 通过感应外界环境, 生理生化特性发生改变, 从而诱导抗旱相关基因表达, 进行形态、代谢途径的调节, 以提高马铃薯植株的抗旱性^[9]。

1 马铃薯响应干旱的分子机制

1.1 干旱胁迫信号的传导

受到干旱胁迫后, 植物体内渗透压改变, 活性氧积累, 这些信号传导至细胞内, 激活受干旱影响的基因, 产生应答反应^[4]。干旱胁迫信号转导包括离子和渗透稳态信号通路、解毒(即损伤控制和修复)反应通路以及生长调节通路。

1.1.1 钙离子信号传导

干旱胁迫下, 质膜流动性减弱^[10], 感受器受到影响, 胞内 Ca^{2+} 浓度增大, 当达到一定浓度时, Ca^{2+} 通道被激活^[11], ATP 水解释放能量使 Ca^{2+} 泵出细胞或泵入细胞内室, 启动信号传导通路。植物中钙离子受体主要有三类: 钙调蛋白(Calmodulin, CaM) 包括其类似蛋白(CaM like proteins, CMLs)、钙依赖性蛋白激酶(Calcium dependent protein kinases, CDPKs or CPKs)和钙调磷酸酶 B 类似蛋白(Calcineurin B like protein, CBL)。主要功能如表 1 所示。

表 1 钙离子功能受体

Table 1 Calcium ion functional receptors

名称 Name	功能 Function
钙调蛋白 Calmodulin, CaM	与钙离子结合并调节下游蛋白质活性的多功能蛋白质 <i>StCaM2</i> 基因的过表达在转基因烟草中通过提高 PSII 的表达, 增强对干旱胁迫的耐受性 ^[12]
钙依赖性蛋白激酶 Calcium dependent protein kinase, CDPKs	<i>StCDPK22</i> 基因在逆境胁迫中有重要作用 ^[13] <i>StCDPK8</i> 、 <i>AtCDPK1</i> 基因过表达影响胁迫相关基因的转录 ^[14,15] <i>StCDPK3</i> 和 <i>StCDPK23</i> 基因在干旱胁迫下显著上调 ^[16]
钙调磷酸酶 B 类似蛋白 Calcineurin B-like protein, CBL	与下游 CIPKs 蛋白激酶结合激活并传导信号 ^[17,18]

1.1.2 脱落酸信号对干旱胁迫响应

脱落酸(Absciscic acid, ABA)是生物合成、分解代谢、转运和信号转导方面特征信号分子之一, 也是重要应激激素之一。干旱胁迫下, ABA 促进气孔关闭, 减少水分流失, 促进植物产生抗氧化酶, 减少氧化损伤程度, 抑制光合酶降解, 提高光合速率, 影响生长素运输, 促进根的生长与水分吸收。

ABA 与 ABA 受体(*PYR/PYL/RCAR*)结合或通过 ABA 反应元件(ABRE)与 ABRE 结合因子(AREB/ABF)调控下游靶基因, 激活 *SnRK2s* 表达, 抑制 *PP2Cs* 基因活性^[19,20], *SnRK(2.2、2.6、2.3)* 通过磷酸化 AREB/ABF 调控下游靶基因转录, 正向调节渗透胁迫^[21,22]。Yang 等^[23]研究发现, 1 个 *ABF TF* 基因在 PEG 诱导的干旱胁迫下显著上调, 该 TF 可与下游顺式作用调节元件 ABRE 结合并调节 ABA 反

应基因的表达(图 1)。

研究证明, 干旱胁迫下, NO 抑制 *PYLs* 基因

表达^[24], PA 与 NADPH 氧化酶(Rboh D、Rboh F)结合, 诱导气孔关闭。相关基因如表 2 所示。

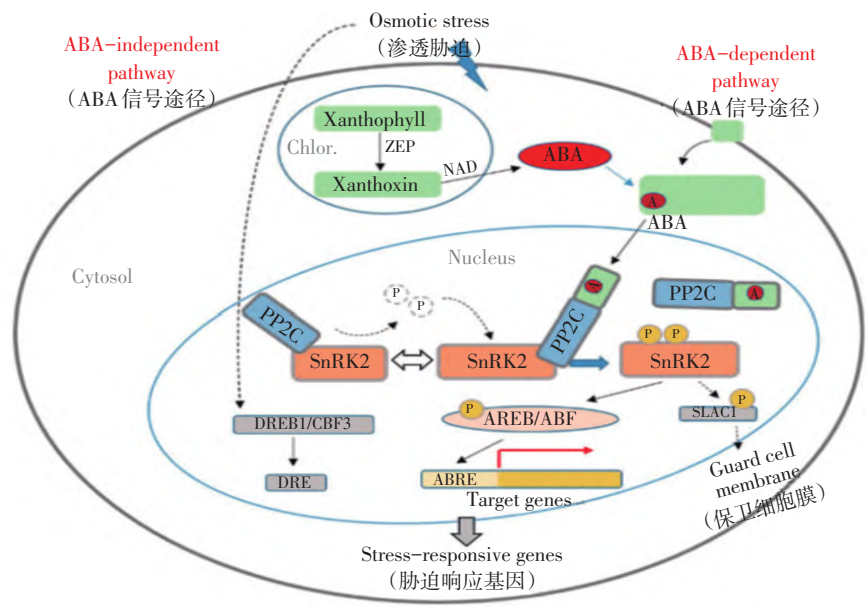


图 1 马铃薯干旱信号响应可能的分子机制^[23]

Figure 1 Possible molecular mechanisms of potato drought signal response^[23]

表 2 ABA 信号相关基因

Table 2 ABA signal related genes

基因 Gene	功能 Function
<i>ABF4</i>	提高耐旱性与贮藏能力 ^[25]
<i>DREB1A</i>	提高马铃薯抗旱性 ^[26]
<i>PYL</i>	除 <i>PYL13</i> 基因外, 其余家族基因可响应 ABA ^[27]
<i>SnRK2</i>	<i>StSnRK</i> (2.5、2.8、2.6) 基因与 PEG 胁迫有关
<i>JAZ</i>	与 <i>ABI3/ABI5</i> 基因相互作用并抑制其转录活性, 进而抑制了 ABA 信号 ^[12] <i>StJAZ1</i> 基因的过表达提高抗旱性 ^[28] 6 种 <i>StJAZ</i> 蛋白可以与 5 种 <i>StMYC</i> 转录因子相互作用, 在干旱胁迫下, <i>StMYC6</i> 基因的表达与对照组有差异 ^[28]

1.1.3 泛素-蛋白酶对干旱胁迫的响应

植物 U-box(PUB)蛋白是一类泛素连接酶, 已在多种植物中被证明具有抗旱功能, 泛素缀合酶(E2s/UBC)也是泛素-蛋白酶(UPS)的组成部分。在聚乙二醇(Polyethylene glycol, PEG)诱导的干旱胁迫下, 共鉴定出 314 个赖氨酸修饰位点, 分布在 200 个蛋白质上, 其中 25 个不同的泛素化修饰位点上调^[29], *PUB27*可能通过介导气孔导度来负调控耐

旱性^[30], E3 泛素连接酶(RING) *StRFP2*、*StUBC13* 也有明显上调表达, 增强了马铃薯的抗旱性^[31,32]。

1.2 转录因子对干旱胁迫的响应

转录因子又称反式作用因子, 可结合在某基因上游特异核苷酸序列, 调控基因转录。干旱胁迫可磷酸化植物体内的组成型转录因子, 通过信号传导、蛋白激酶磷酸化和去磷酸化的级联反应诱导下游基因表达, 提高植物耐旱性。目前研究

发现可响应并提高植物抗旱性相关的转录因子有 DREB、WRKY、bZIP 和 NAC(表 3)。

1.3 渗透调节相关基因对干旱胁迫的响应

在干旱胁迫下, 因细胞内外渗透压不平衡, 相应渗透调节基因被激活, 胞内通过转运蛋白或聚集大量有机物和无机物调节内外渗透压, 如脯氨酸、甜菜碱等类似物, 调节马铃薯相关基因表达(表 4)。

表 3 抗旱转录因子分类及功能

Table 3 Classification and function of drought resistance transcription factors

名称	作用元件	分类	功能
Name	Role element	Classification	Function
DREB	AP2/ERF DRE/CRT	Group I (A6)、Group II (A5)、 Group III (A1、A4、A5)、 Group IV (A2)	<i>StDREB1</i> 基因受到干旱处理的极大诱导, 转基因植株抗旱性提高 ^[33] <i>StDREB2</i> 基因在非生物胁迫下被诱导, 表达量提高 ^[34]
WRKY	W-box	第 I 类含有 2 个 <i>WRKY</i> 结构域, 锌指结构为 C2H2 型 第 II 类含有 1 个 <i>WRKY</i> 结构域, 锌指结构为 C2H2 型 第 III 类含有 1 个 <i>WRKY</i> 结构域, 锌指结构为 C2HC 型	在植物生长、非生物胁迫反应和防御调控中发挥着正向调节作用 <i>StWRKY1</i> 、 <i>StWRKY48</i> 、 <i>StWRKY2</i> 基因的过表达可增强植物抗旱性 ^[35-38]
NAC	NAC 转录因子 结合元件	<i>NAM</i> 、 <i>ATAF1/2</i> 、 <i>CUC1/2</i>	<i>StNAC053</i> 、 <i>StNAC2</i> 基因的过表达可增强马铃薯的抗旱性 ^[39,40]
bZIP	G-box、C-box、 ABRE、LTRE 和 BoxII	10 个亚族(A~I 和 S)	马铃薯共有 104 个 bZIP 基因家族成员 ^[41] 过表达辣椒基因 <i>CaBZ1</i> 基因(编码 S 组 bZIP)转入马铃薯中, 比非转基因植株表现出更低的失水率和更快的气孔关闭速度 ^[42]

表 4 渗透调节相关基因

Table 4 Osmotic regulation related genes

类别	基因名称	功能
Type	Gene name	Function
脯氨酸合成 Proline synthesis	<i>P5CS</i> : $\Delta 1$ -吡咯啉-5-羧酸合酶 <i>P5CR</i> : 吡咯啉 5-羧酸还原酶 <i>PDH</i> : 吡咯啉脱氢酶 <i>P5CDH</i> : $\Delta 1$ -吡咯啉-5-羧酸脱氢酶	耐旱马铃薯品种在干旱胁迫下, <i>P5CS</i> 和 <i>P5CR</i> 基因表达较低, <i>PDH</i> 和 <i>P5CDH</i> 基因表达较高 ^[43] <i>StProDH1</i> 基因可提高马铃薯抗旱性 ^[44]
油菜素内酯合成 Synthesis of brassinolide	<i>StDWF4</i> : 油菜素内酯合成基因 <i>CPD</i> : 编码 C-3 氧化酶, 是油菜素甾醇 (Brassinosteroids, BR) 合成的限速酶	<i>StDWF4</i> 基因可提高马铃薯抗旱性 ^[45] 干旱胁迫下, 油菜素内酯通路中上游基因 <i>BAK1</i> 、 <i>BSK</i> 和下游负调节因子 <i>BIN</i> 基因表达下调, 使 BR 信号传递减弱, 下游转录因子 <i>BZR1/BES1</i> 上调, 促进 BR 合成 ^[46] 马铃薯植株 <i>StCPD</i> 基因的过表达提高马铃薯抗旱性 ^[47]
甘露醇合成 Mannitol synthesis	<i>mtlD</i> : 甘露醇-1-磷酸脱氢酶	<i>mtlD</i> 基因的过表达可提高马铃薯抗旱性 ^[48]
甜菜碱合成 Betaine synthesis	<i>BADH</i> : 甜菜碱醛脱氢酶 <i>codA</i> : 胆碱氧化酶	菠菜 <i>BADH</i> 基因、细菌 <i>codA</i> 基因可提高马铃薯抗旱性 ^[49,50]
谷氨酰胺合成 Glutamine synthesis	<i>GS</i> : 谷氨酰胺合成酶	在干旱胁迫下, <i>StGS1b</i> 基因在根系中表达增加, 在块茎中 <i>StGS1a</i> 基因表达增加, 叶片中 <i>StGS2</i> 基因表达无变化 ^[51]
海藻糖合成 Trehalose synthesis	<i>TPS1</i> : 酵母海藻糖-6-磷酸合酶	提高马铃薯抗旱性 ^[52]

续表

类别 Type	基因名称 Gene name	功能 Function
类胡萝卜素 Carotenoids	<i>CCDs</i> : 类胡萝卜素裂解双加氧酶	<i>NCED1</i> 、 <i>NCED6</i> 和 <i>CCD4</i> 基因是 <i>CCD</i> 基因家族中调控干旱胁迫的关键基因 ^[53]
苹果酸转运 Malic acid transport	<i>ALMT</i> : 铝激活苹果酸转运蛋白	<i>ALMT</i> (1、8、9、12、10、14、16)基因经1次干旱胁迫和复水后, 再次干旱胁迫时表达量提高, <i>StALMT</i> (1、9、12)基因第2次干旱胁迫下表达量上调, <i>StALMT</i> (4、8、16)基因在干旱锻炼下基因表达量上调, 出现干旱记忆现象 ^[53]
二羧酸转运 Dicarboxylic acid transport	<i>TDT</i> : 液泡膜二羧酸转运蛋白	<i>StTDT</i> 基因可能在马铃薯响应干旱胁迫过程中发挥作用 ^[53]

1.4 其他基因

热休克蛋白(Heat shock proteins, HSPs)是在植物与生物中广泛存在的一类热应激蛋白质。杨芳等^[54]研究表明, 在干旱胁迫下*HSP90*基因表达量显著上升, 并参与调控内质网未折叠蛋白反应、细胞内蛋白质降解与活性氧生成, 在抵抗极端逆境胁迫中发挥重要作用。通过qRT-PCR分析可得, 在干旱胁迫下, *StHsp70*基因可被诱导表达, 位于细胞质的*HSP101*基因可提高马铃薯抗旱性^[55,56]。

扩展蛋白(Expansins, EXP)是植物细胞壁重要组成部分, 可促进细胞壁的伸展与恢复。目前已鉴定出36个*StEXP*基因家族的马铃薯基因中, *StEXLB6*基因在干旱胁迫下表现出差异表达, 与其他基因相比, *StEXLB*基因可能有助于提高抗应激能力, 干旱胁迫下生长的马铃薯在叶片中表现出*StEXLB*(1, 3, 4, 5, 6)基因上调, 而*StEXLB3*、*StEXLB4*、*StEXRB5*和*StEXLB6*基因在根中表现出相对较高的表达水平^[57]。

质膜水通道蛋白(Aquaporin, AQS)可调节细胞水分含量、提高植物水分利用率, 马铃薯*StPIP1*基因过表达改变植物整体水分调节, 有助于维持光合作用和气孔导度^[58,59]。*GA2ox*是赤霉素合成途径中的一种关键酶基因, 在植物的整个生长发育过程中起重要调控作用, *StGA2ox1*基因过表达植株通过调节赤霉素合成提高其抗旱性^[60]。脯氨酸含量是判断植物是否抗旱的重要指标, 研究表明, 脯氨酸转运体(Proline transporter, ProTs)参与脯氨酸积累, *StProT3*基因在干旱胁迫下表达量升高^[61], *stuProT1*和*stuProT2*基因对干旱胁迫十分敏感, 胁迫

期间一直高表达。脯氨酸脱氢酶(Proline dehydrogenase, ProDH)是存在于线粒体内的催化脯氨酸降解的关键酶, 降低ProDH活性对于缓解干旱胁迫带来的渗透影响、防止对植物造成伤害、清除自由基、保护细胞结构具有重要意义。在马铃薯中, 通过获得*StProDH1*基因干扰植株证明干旱胁迫下转基因植物脯氨酸含量增加, 丙二醛和叶绿素含量高于非转基因植株。

生长素响应因子(Auxin response factor, ARF)应答生长素信号, 与生长素响应基因启动子区域内的生长素响应元件结合, 促进或抑制基因表达。*miR160a-5p*的表达抑制*ARF16*基因, 使H₂O₂积累量较低, 脯氨酸含量保持较高水平^[62]。

2 多组学研究技术对抗旱育种应用

目前, 高通量测序技术已被广泛用于检测相关候选基因, 并在非生物胁迫下检测植物的表达模式^[63]。科学技术发展加速马铃薯抗旱基因的挖掘和分子机制的研究与抗旱育种进程。

通过对植株进行20% PEG 6000模拟干旱胁迫、甲基磺酸乙酯(Ethyl methane sulfonate, EMS)诱变处理, 进行转录组学、代谢组学、蛋白质组学分析, 得到差异基因、干旱胁迫响应通路, 为马铃薯抗旱分子机制的研究提供理论基础^[64-66]。在分子标记中, 通过对抗旱候选基因提取SSR引物组合进行验证, 鉴定马铃薯品种间的等位基因差异, 这些差异与干旱敏感性显著相关, 证明可以提高马铃薯抗旱性^[67]。Sprenger等^[68]通过对马铃薯31个品种使用qRT-PCR和GC-MS分析并筛选预

选转录物和非靶向代谢物丰度, 结合转录物和代谢物标记, 预测干旱下马铃薯产量稳定性。

3 展 望

现代分子生物技术加快了马铃薯抗旱育种进程, 但对马铃薯抗旱机制研究并不全面。因此, 了解抗旱通路, 培育抗旱马铃薯品种是干旱地区种植马铃薯稳产增收的关键。

大量的品质性状基因座(QTL)和基因已被定位和功能表征, 为马铃薯抗旱多组学育种提供基础, 可利用多组学加快育种进度。目前, 可通过进化基因组学技术、基因编辑、合成生物学等育种新技术, 进行全基因组选择、分子模块设计育种、表型精准鉴定等辅助育种。因栽培马铃薯大都是四倍体, 基因组高度杂合, 遗传分析复杂, 且二倍体马铃薯具有自交不亲和性, 导致育种周期长, 品种更新慢。虽然目前马铃薯已有很多基因被鉴定为抗旱基因, 但对其作用网络、分子机制认识尚不全面, 在今后的研究中, 应重点关注, 解析马铃薯抗旱新机制。

目前, 国内外已开发出多种抗旱马铃薯品种, 但其是否能适应环境和稳定遗传尚不明确。因干旱地区水资源匮乏现象, 在未来研究中, 应着重提高马铃薯品种的适应性和抗性。

[参 考 文 献]

- [1] 刘维刚, 唐勋, 付学, 等. 马铃薯抗旱性研究进展 [J]. 中国马铃薯, 2022, 36(4): 358–369.
- [2] 许德蓉, 孙超, 毕真真, 等. 作物根构型相关基因研究进展及其在马铃薯抗旱种质创新中的应用展望 [J]. 植物生理学报, 2021, 57(5): 1007–1022.
- [3] 李梦迪, 杨媛媛, 周平. 马铃薯抗旱性研究进展 [J]. 中国马铃薯, 2020, 34(5): 304–308.
- [4] 王戔超, 郭妙. 马铃薯抗旱性研究进展 [J]. 山西农业科学, 2017, 45(11): 1890–1893, 1899.
- [5] Zhang S, Xu X, Sun Y, *et al.* Influence of drought hardening on the resistance physiology of potato seedlings under drought stress [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(2): 336–347.
- [6] Boguszevska D, Grudkowska M, Zagdańska B. Drought-responsive antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Potato Research, 2010, 53: 373–382.
- [7] Pal A K, Acharya K, Vats S K, *et al.* Over-expression of *PaSOD* in transgenic potato enhances photosynthetic performance under drought [J]. Biologia Plantarum, 2013, 57: 359–364.
- [8] Batool T, Ali S, Seleiman M F, *et al.* Plant growth promoting rhizobacteria alleviates drought stress in potato in response to suppressive oxidative stress and antioxidant enzymes activities [J]. Scientific Reports, 2020, 10(1): 16975.
- [9] 王戔超, 郭妙. 马铃薯抗旱性研究进展 [J]. 山西农业科学, 2017, 45(11): 1890–1893, 1899.
- [10] 秦玉芝, 陈珏, 刘明月, 等. 聚乙二醇模拟干旱对马铃薯幼苗生长与细胞膜透性的影响 [J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2011, 37(6): 627–631.
- [11] Bonza M C, De Michelis M I. The plant Ca^{2+} -ATPase repertoire: Biochemical features and physiological functions [J]. Plant Biology, 2011, 13(3): 421–430.
- [12] Raina M, Kumar A, Yadav N, *et al.* *StCaM2*, a calcium binding protein, alleviates negative effects of salinity and drought stress in tobacco [J]. Plant Molecular Biology, 2021, 106: 85–108.
- [13] 洪旭升. 马铃薯 *StCDPK22* 基因克隆及其功能鉴定 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [14] Nie L Z, Yu X X, Ma Y H, *et al.* Enhanced drought and osmotic stress tolerance in transgenic potato plants expressing *AtCDPK1*, a calcium-dependent protein kinase [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2018, 65(6): 865–873.
- [15] 张莹, 杨志坚, 王—好, 等. 马铃薯 *StCDPK8* 基因功能预测与分析 [J]. 农业科技与信息, 2022(4): 1–6.
- [16] Bi Z, Wang Y, Li P, *et al.* Evolution and expression analysis of *CDPK* genes under drought stress in two varieties of potato [J]. Biotechnology Letters, 2021, 43(2): 511–521.
- [17] Ma R, Liu W, Li S, *et al.* Genome-wide identification, characterization and expression analysis of the *CIPK* gene family in potato (*Solanum tuberosum* L.) and the role of *StCIPK10* in response to drought and osmotic stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(24): 13535.
- [18] Yang L, Zhang N, Wang K, *et al.* CBL-interacting protein kinases 18 (*CIPK18*) gene positively regulates drought resistance in potato [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(4): 3613.
- [19] 朱会英. 拟南芥 NADPH 氧化酶(D 和 F 型)与磷脂酸相互作用

- 及其在ABA信号转导中的关系研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- [20] Park S Y, Fung P, Nishimura N, *et al.* Absciscic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the *PYR/PYL* family of *START* proteins [J]. *Science*, 2009, 324(5930): 1068–1071.
- [21] Liu T, Zhou T, Lian B, *et al.* Genome-wide identification and characterization of the AREB/ABF/ABI5 subfamily members from *Solanum tuberosum* [J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2019, 20(2): 311.
- [22] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313–324.
- [23] Yang X, Liu J, Xu J, *et al.* Transcriptome profiling reveals effects of drought stress on gene expression in diploid potato genotype P3–198 [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(4): 852.
- [24] 田宇豪, 张幸媛, 甘斌, 等. 高温和干旱胁迫对马铃薯生长的影响及响应机制研究进展 [J]. *中国瓜菜*, 2021, 34(3): 7–14.
- [25] Muñiz García M N, Cortezzi J I, Fumagalli M, *et al.* Expression of the *Arabidopsis ABF4* gene in potato increases tuber yield, improves tuber quality and enhances salt and drought tolerance [J]. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98: 137–152.
- [26] Jia X, Li Y, Qi E, *et al.* Overexpression of the *Arabidopsis DREB1A* gene enhances potato drought-resistance [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, 63: 523–531.
- [27] Zhao Y, Zhang Z, Gao J, *et al.* *Arabidopsis* duodecuple mutant of *PYL* ABA receptors reveals *PYL* repression of ABA-independent SnRK2 activity [J]. *Cell Reports*, 2018, 23(11): 3340–3351.
- [28] 范阿棋. 马铃薯 *StSnRK2* 基因家族启动子功能初步分析 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [29] Tang X, Ghimire S, Liu W, *et al.* Genome-wide identification of *U-box* genes and protein ubiquitination under PEG-induced drought stress in potato [J]. *Physiologia Plantarum*, 2022, 174(1): 13475.
- [30] Tang X, Ghimire S, Liu W, *et al.* Potato E3 ubiquitin ligase *PUB27* negatively regulates drought tolerance by mediating stomatal movement [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 154: 557–563.
- [31] Qi X, Tang X, Liu W, *et al.* A potato RING-finger protein gene *StRFP2* is involved in drought tolerance [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 438–446.
- [32] Liu W, Tang X, Fu X, *et al.* Functional characterization of potato *UBC13-UEV1s* genes required for ubiquitin Lys63 chain to polyubiquitination [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(3): 2412.
- [33] Bouaziz D, Pirrello J, Charfeddine M, *et al.* Overexpression of *StDREB1* transcription factor increases tolerance to salt in transgenic potato plants [J]. *Molecular Biotechnology*, 2013, 54: 803–817.
- [34] Bouaziz D, Pirrello J, Ben Amor H, *et al.* Ectopic expression of dehydration responsive element binding proteins (*StDREB2*) confers higher tolerance to salt stress in potato [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 60(1): 98–108.
- [35] 胡月清. 植物激素调控马铃薯块茎发育及相关转录因子 WRKY 的功能研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2017.
- [36] Shahzad R, Harlina P W, Xie C, *et al.* Overexpression of potato transcription factor (*StWRKY1*) conferred resistance to *Phytophthora infestans* and improved tolerance to water stress [J]. *Plant Omics*, 2016, 9(2): 149–158.
- [37] Yang J, Zhang N, Bai J, *et al.* Stu-miR827-targeted *StWRKY48* transcription factor negatively regulates drought tolerance of potato by increasing leaf stomatal density [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(23): 14805.
- [38] Shahzad R, Ewas M, Harlina P W, *et al.* Multiple stress responsive *WRKY* transcription factor, *StWRKY2*, enhances drought and late blight resistance in transgenic potato [J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2020, 24(1): 154–164.
- [39] Wang Q, Guo C, Li Z, *et al.* Potato NAC transcription factor *StNAC053* enhances salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(5): 2568.
- [40] Xu Q, He Q, Li S, *et al.* Molecular characterization of *StNAC2* in potato and its overexpression confers drought and salt tolerance [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(7): 1841–1851.
- [41] 李想, 冯建英, 鲁黎明, 等. 马铃薯 bZIP 家族的鉴定与表达分析 [J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(6): 1453–1464.
- [42] Moon S J, Han S Y, Kim D Y, *et al.* Ectopic expression of a hot pepper bZIP-like transcription factor in potato enhances drought tolerance without decreasing tuber yield [J]. *Plant Molecular Biology*, 2015, 89: 421–431.
- [43] Liu Y, Wang L, Li Y, *et al.* Proline metabolism-related gene expression in four potato genotypes in response to drought stress [J]. *Biologia Plantarum*, 2019, 63: 757–764.

- [44] Li S, Zhang N, Zhu X, *et al.* Enhanced drought tolerance with artificial microRNA-mediated *StProDHI* gene silencing in potato [J]. *Crop Science*, 2020, 60(3): 1462–1471.
- [45] Zhou X, Zhang N, Yang J, *et al.* Functional analysis of *StDWF4* gene in response to salt stress in potato [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 125: 63–73.
- [46] 夏雪. 2, 4-表油菜素内酯(EBR)处理提高马铃薯抗旱机制的研究 [D]. 成都: 四川农业大学, 2020.
- [47] 周香艳. 马铃薯油菜素内酯合成限速酶基因 *StCPD* 和 *StDWF4* 对干旱和盐胁迫的响应 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.
- [48] Askari A, Pepoyan A. Overexpression of *mtlD* gene in potato (*Solanum tuberosum* L.), cv. Arinda improves salt tolerance [J]. *Advances in Environmental Biology*, 2012, 6(10): 2646–2653.
- [49] Zhang N, Si H, Wen G, *et al.* Enhanced drought and salinity tolerance in transgenic potato plants with a *BADH* gene from spinach [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2011, 5(1): 71–77.
- [50] Ahmad R, Kim M D, Back K H, *et al.* Stress-induced expression of choline oxidase in potato plant chloroplasts confers enhanced tolerance to oxidative, salt, and drought stresses [J]. *Plant Cell Reports*, 2008, 27: 687–698.
- [51] Teixeira J, Pereira S, Cánovas F, *et al.* Glutamine synthetase of potato (*Solanum tuberosum* L. cv. Desiree) plants: Cell- and organ-specific expression and differential developmental regulation reveal specific roles in nitrogen assimilation and mobilization [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(412): 663–671.
- [52] Kondrák M, Marincs F, Antal F, *et al.* Effects of yeast trehalose-6-phosphate synthase 1 on gene expression and carbohydrate contents of potato leaves under drought stress conditions [J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 1–12.
- [53] 张艳红. 马铃薯 *CCD* 和 *ALMT* 基因家族与其互作 miRNA 的鉴定及 *TDT* 基因在干旱适应中的作用 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2024.
- [54] 杨芳, 乔岩, 王永强, 等. 马铃薯 *HSP90* 基因家族的全基因组鉴定及高温干旱胁迫下的表达分析 [J]. *西北农业学报*, 2022, 31(6): 690–702.
- [55] Liu J, Pang X, Cheng Y, *et al.* The *Hsp70* gene family in *Solanum tuberosum*: Genome-wide identification, phylogeny, and expression patterns [J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 16628.
- [56] 荐红举, 李杨, 尚丽娜, 等. 马铃薯耐旱性相关热激蛋白基因 *HSP101* 及其应用: 中国, 202310518401 [P]. 2023–11–01.
- [57] Chen Y, Zhang B, Li C, *et al.* A comprehensive expression analysis of the expansin gene family in potato (*Solanum tuberosum*) discloses stress responsive expansin-like B genes for drought and heat tolerances [J]. *PLoS One*, 2019, 14(7): e219837.
- [58] Sasi S, Kappachery S, Venkatesh J, *et al.* Overexpression of potato *StPIP2-7* ameliorates PEG-induced osmotic stress in transgenic *Arabidopsis* plants [J]. *Plant Growth Regulation*, 2023, 101(2): 1–15.
- [59] Wang L, Liu Y, Feng S, *et al.* Roles of plasmalemma aquaporin gene *StPIP1* in enhancing drought tolerance in potato [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 616.
- [60] Shi J, Wang J, Wang N, *et al.* Overexpression of *StGA2ox1* gene increases the tolerance to abiotic stress in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) plants [J]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2019, 187(4): 1204–1219.
- [60] 王明, 王万兴, 何长征, 等. 马铃薯脯氨酸转运体 *StProT3* 的序列结构及表达分析 [J]. *中国马铃薯*, 2021, 35(2): 118–126.
- [62] Lakhota N, Joshi G, Bhardwaj A R, *et al.* Identification and characterization of miRNAome in root, stem, leaf and tuber developmental stages of potato (*Solanum tuberosum* L.) by high-throughput sequencing [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 1–16.
- [63] Saidi A, Hajibarat Z. Application of next generation sequencing, GWAS, RNA seq, WGRS, for genetic improvement of potato (*Solanum tuberosum* L.) under drought stress [J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2020, 29(3): 101801.
- [64] Moon K B, Ahn D J, Park J S, *et al.* Transcriptome profiling and characterization of drought-tolerant potato plant (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Molecules and Cells*, 2018, 41(11): 979.
- [65] Boguszewska-Mańkowska D, Gietler M, Nykiel M. Comparative proteomic analysis of drought and high temperature response in roots of two potato cultivars [J]. *Plant Growth Regulation*, 2020, 92(2): 345–363.
- [66] Sprenger H, Kurowsky C, Horn R, *et al.* The drought response of potato reference cultivars with contrasting tolerance [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2016, 39(11): 2370–2389.
- [67] Schumacher C, Krannich C T, Maletzki L, *et al.* Unravelling differences in candidate genes for drought tolerance in potato (*Solanum tuberosum* L.) by use of new functional microsatellite markers [J]. *Genes*, 2021, 12(4): 494.
- [68] Sprenger H, Erban A, Seddig S, *et al.* Metabolite and transcript markers for the prediction of potato drought tolerance [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(4): 939–950.