

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2022)02-0165-12

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2022.02.009

马铃薯响应干旱胁迫的生理和分子遗传机理研究现状与展望

张 辉, 黄 月, 邵雨晴, 郝慧珍, 喻尚艺, 初永琦, 杨 鑫, 朱晓彪, 侯华兰, 吕钊彦*

(安徽农业大学园艺学院, 安徽 合肥 230036)

摘 要: 马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是全球第四大主粮作物,同时也是中国仅次于水稻、玉米、小麦的重要粮食作物。近年来,随着全球越趋加剧的气候变化,干旱发生的强度、频率和持续时间均呈大幅增加趋势,已成为限制中国乃至全球马铃薯生产关键的生态因子之一。干旱胁迫显著影响作物的生长发育,造成细胞膜损伤,孔隙度变大,细胞内含物质外渗,生理代谢失衡,影响光合作用和呼吸作用,最终影响作物产量和品质。干旱胁迫下,细胞的显微结构也受到一系列的破坏,其细胞内 O_2^- (氧离子)、 H_2O_2 (过氧化物)、过氧化物积累,加剧过氧化程度,随之产生一系列生理生化形态变化。干旱胁迫下,马铃薯地上生物量减小,单位面积产量、品质下降。干旱胁迫不仅从马铃薯细胞的显微结构、形态、生理代谢等方面产生影响,还在转录、翻译水平方面对马铃薯产生广泛影响。为了探究马铃薯响应干旱胁迫的生理机制,建立高效的耐旱评价体系,促进马铃薯耐旱遗传改良、基因编辑和转基因技术的运用,为马铃薯耐旱候选基因的筛选、蛋白质功能的验证、耐旱的生理分子解析创造了条件。对马铃薯响应干旱胁迫的生理基础和分子响应机制进行综述,进一步探讨了目前研究中存在的不足及未来方向,以期马铃薯响应干旱胁迫的生理机理研究提供理论参考。

关键词: 马铃薯;耐旱性;生理生化特性;分子机理

Research Status and Prospects of Physiological and Molecular Genetic Mechanisms of Potato in Response to Drought Stress

ZHANG Hui, HUANG Yue, SHAO Yuqing, HAO Huizhen, YU Shangyi, CHU Yongqi, YANG Xin,

ZHU Xiaobiao, HOU Hualan, LU Zhaoyan*

(College of Horticulture, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036, China)

Abstract: Potato (*Solanum tuberosum* L.) is the fourth largest staple crop in the world, and it is also an important food crop in China after rice, maize and wheat. In recent years, with the intensifying global climate changing, the intensity, frequency and duration of drought have increased significantly, which has become one of the critical ecological factors limiting potato production in China and even the world. Drought stress significantly affects the growth and development of crops, causing cell membrane damage, increased porosity, extravasation of cellular substances, imbalance of physiological metabolism, affecting photosynthesis and respiration, and ultimately affecting crop yield and quality. Under drought stress, the microstructure of cells is also damaged, and the accumulation of O_2^- (oxygen ions),

收稿日期: 2022-03-16

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(31901583);安徽高校自然科学基金重点项目(KJ2019A0187)。

作者简介: 张辉(1996-),女,硕士研究生,研究方向为蔬菜生理生态。

*通信作者(Corresponding author): 吕钊彦,博士,讲师,研究方向为马铃薯逆境胁迫耐性机理, E-mail: zhaoyanlv@ahau.edu.cn。

H₂O₂ (peroxides), and peroxides in the cells increases the degree of peroxidation, resulting in a series of physiological and biochemical reactions and morphological changes. Under drought stress, the aboveground biomass of potato decreased, and the yield per unit area and quality decreased. Drought stress not only affects potato cells in terms of microstructure, morphology, physiological metabolism, etc., but also has extensive effects on potato at the level of transcription and translation. In order to explore the physiological mechanism of potato response to drought stress, establish an efficient drought tolerance evaluation system, and promote the genetic improvement of potato drought tolerance, the application of gene editing and transgenic technology has created conditions for the screening of candidate genes for drought tolerance, the verification of protein function and the analysis of physiological molecules for drought tolerance in potato. In this paper, the physiological basis and molecular response mechanism of potato response to drought stress were reviewed, and the shortcomings and future directions of the current research were further discussed, in order to provide theoretical reference for the research on the physiological mechanism of potato response to drought stress.

Key Words: potato; drought resistance; physiological and bio-chemical property; molecular mechanism

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是典型的温带气候作物,继水稻、小麦和玉米之后的世界第四大粮食作物。由于近年来马铃薯种植区域向干旱地区扩展^[1],气候变暖条件下干旱逆境发生的频率也逐年递增^[2]。中国北方温带地区马铃薯产量占全国总产量的45%和世界产量的10%,该地区的马铃薯在生育后期因降雨的不稳定性以及灌溉设备和技术的缺乏,经常遭受长时间、高强度的干旱胁迫^[3]。

马铃薯不同生育期对水分的需求不同^[4]。马铃薯能在土壤相对含水量下限为苗期55%、块茎形成期76%、块茎膨大期77%、淀粉积累期58%时正常生长^[5]。相对于营养生长阶段,马铃薯在结薯期对干旱胁迫更加敏感^[6],当土壤相对含水量不足85%时影响马铃薯植株的生长及生物产量^[7]。干旱胁迫在很大程度上影响马铃薯的产量和品质等^[8]。

中国在马铃薯耐旱性的生理生化基础和分子遗传机理方面的研究具有局限性,进展仍十分缓慢。在干旱对马铃薯的影响研究方面,学者们的研究结果没有一致定论,缺乏统一的抗旱鉴定标准。且不同生育时期干旱胁迫对马铃薯的影响报道较少。因此,有必要研究马铃薯耐旱性的生理机制,完善抗旱性鉴定指标,培育抗旱性品种,以便为马铃薯提质增效生产打下坚实的基础。本

文就目前干旱胁迫对马铃薯生理及分子等方面的影响进行归类整理(图1),提出研究面临的机遇和挑战,为发展抗旱和优质高产相结合的种植管理与品种选育技术提供理论依据。

1 干旱胁迫对马铃薯产量和品质的影响

干旱胁迫下马铃薯的产量能综合反映不同品种对于干旱胁迫的耐性强弱。在马铃薯整个的生长过程中,中度或重度干旱胁迫导致叶片水势降低,水分利用效率降低,导致马铃薯产量和品质降低^[7]。干旱胁迫下马铃薯的产量取决于干旱胁迫的时期、持续时间和严重程度以及品种类型^[8,9]。干旱胁迫对不同品种的影响程度存在一定差异。张佳^[10]对不同马铃薯品种进行干旱胁迫,发现所有品种的生长都受到明显的抑制,然而不同品种受抑制程度表现出差异性。有研究表明,不耐旱的马铃薯品种经轻度干旱胁迫后会提高其净光合速率、干物质积累和块茎品质^[11]。干旱胁迫也能通过降低根系对肥料的吸收利用率,从而影响块茎的品质。

2 干旱胁迫对马铃薯生长发育的影响

干旱胁迫下根最大限度地伸长生长来保证植株获得更深层的土壤水分^[12,13]。植株在应对干旱胁迫时,根系总根长会增长^[14]。不仅同一种植物的

根干物质含量、匍匐茎数量会因不同的干旱胁迫出现各不相同的变化趋势^[15,16], 而且不同马铃薯品种的根系对干旱胁迫的响应变化也不同。马铃薯根系干物质含量会随干旱程度的加剧而下降, 但相对于不耐旱品种, 耐旱马铃薯品种的根系干物质含量下降幅度较小。有研究发现, 在应对干旱胁迫时, 耐旱马铃薯品种的根与未受到胁迫时相比长度变长, 不耐旱品种的根长度不变, 但根径大小都减小^[17]。由于土壤环境的复杂性, 干旱对马铃薯根系生长的影响因素较多, 但植株更加倾

向于增加地上部对干旱的适应性改变^[16]。

大部分植物叶片在土壤相对含水量低于40%~50%时停止生长^[15], 而马铃薯低于60%时就停止生长, 可见马铃薯对干旱胁迫具有高度敏感性^[18]。干旱条件下, 马铃薯植株最先是叶片停止生长, 导致植株冠层较根部更容易受到干旱胁迫的影响^[19]。干旱胁迫导致叶片面积^[17,19]和绿叶数量^[20]降低。马铃薯主茎的粗度^[21]和高度^[21,22]也会受干旱胁迫的影响。干旱减少了马铃薯冠层的有效光合面积, 从而导致减产^[23]。

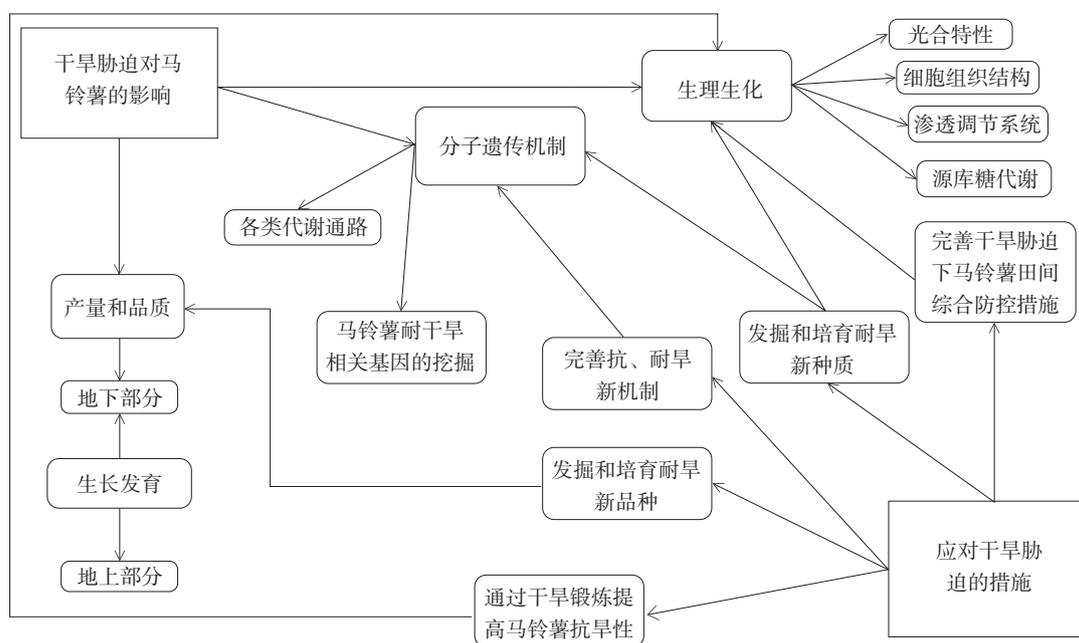


图1 马铃薯受干旱胁迫的影响及其应对胁迫的措施

Figure 1 Effects of drought stress on potato and its countermeasures

最近研究表明, 干旱显著降低了‘Karaka’、‘Moonlight’和‘Russet Burbank’3个品种的叶面积指数(Leaf area index, LAI), 除了‘Karaka’, 其他2个品种的LAI在受到干旱胁迫初期就开始下降。在植株生长初期叶面积减少, 导致干物质含量下降。在对马铃薯品种‘Desirée’和‘Karú’的研究中发现干旱要比高温对产量的影响更大, 这是由于干旱对叶面积持续期(Leaf area duration, LAD)的影响导致的^[24]。LAI或者LAD对植株的影

响是不可逆的。所有试验结果均表明, LAD、LAI等影响因子相互作用, 共同作用于块茎生长。但由于品种间冠层特性不同, 品种间LAI表现不同。

干旱胁迫的时间长短对不同品种的影响不同。由于晚熟品种通常较早熟品种需要更长的时间形成相应的冠层指数, 对马铃薯进行干旱胁迫时, 晚熟品种正好是营养生长期, 对干旱胁迫的响应较强^[25]。也有研究表明, 晚熟品种在后期遭遇干旱胁迫后会推迟形成冠层的时间, 并通过延长形

成时间来增加冠层面积以降低干旱胁迫对植株的影响,从而使植物能更大程度地恢复到原来生长状态。同时也有研究表明,干旱胁迫下晚熟品种的LAD相对较长,这也可以解释晚熟品种能有较高的产量。因此,不同的研究因试验条件和品种的差异,得出的结论有一定的差异,目前没有较一致的品种抗旱性鉴定标准。

3 干旱胁迫对马铃薯生理生化特性的影响

3.1 干旱胁迫对马铃薯光合特性的影响

植株在受到干旱胁迫时,潜在光合速率、气孔导度、叶绿素含量、叶面积、生物量、产量等指标与常规对照相比差异显著。在干旱胁迫下,植物保卫细胞失水,引起气孔关闭,从而影响光合速率^[26]。干旱胁迫下小麦^[27]、水稻^[28]等作物的根系合成的脱落酸(Abscisic acid, ABA)是根系向地上部信息输送的重要分子,同时也是气孔导度的重要调控因子。在适度干旱胁迫下,马铃薯根系ABA含量会随着土壤水分的变化而变化。有研究发现,马铃薯处于中度干旱胁迫时维管束木质部中的ABA含量与根系中ABA含量变化呈线性相关,气孔导度也随之变化。这一结果表明,根系与地上部之间的信号转导对气孔导度的变化有重要影响。但是,在严重干旱胁迫下,ABA与气孔导度的相关性却不显著^[29]。这说明马铃薯在应对干旱胁迫时还有其它未知调控气孔的机制。

轻度干旱胁迫下,叶绿素含量升高,而气孔导度降低,净光合速率下降,说明在轻度干旱胁迫下,叶绿素含量增加可能是非功能性叶绿素含量增加而与碳同化无关。中度和重度干旱胁迫下,叶绿素含量(SPAD)都升高,且其含量与马铃薯品种耐旱性呈负相关,说明在中度和重度干旱胁迫下,叶绿素含量可以作为抗旱评价指标^[30]。尹智宇等^[31]研究发现,干旱胁迫后,不同马铃薯品种叶片的光合作用受到影响,其受损害程度因品种而异,但受到胁迫后的不同品种马铃薯的叶片气孔导度(Stomatal conductance, G_s)、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)、净光合速率(Net photosynthesis rate, P_n)、胞间 CO_2 浓度(Internal

CO_2 , C_i)均较对照组降低。

在干旱胁迫下,叶片水分含量是影响光合性能的一个重要因素。压力-容积参数如渗透失水势(Ψ_{tlp})、细胞渗透势(π_o)、体积弹性模量(ϵ)、叶子电容等与光合作用和叶片碳含量有关。不同马铃薯品种在干旱胁迫下的气孔行为不同,导致电子通量变化不同,而叶片电子通量的多少决定干旱胁迫下叶片是否能保持正常光合作用^[32]。同时也有研究表明,在干旱胁迫下,植株叶片气孔关闭,导致二氧化碳同化率和蒸腾速率下降,从而抑制光化学反应过程,造成产量降低^[33]。

3.2 干旱胁迫对马铃薯细胞组织结构和膜稳定性的影响

细胞膜是阻止外来物质进入细胞的屏障,既能保证胞内正常的生理代谢反应,又能调节物质进出细胞,从而保持正常的渗透压^[31]。在干旱胁迫下,植株细胞膜透性增加,可溶性蛋白、电解质等物质外渗,造成组织浸出液的电导率增大^[34]。并在持续干旱胁迫下,细胞膜会受到不可逆的伤害。同时,由于细胞膜透性增加,细胞膜过氧化作用使细胞中丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量增加,从而膜脂过氧化程度加剧,细胞膜受损情况加重。这是因为干旱胁迫下,细胞发生质壁分离,内含物骤缩,染色质凝聚并边缘化,同时细胞壁变厚出现断裂现象^[35]。不同马铃薯品种在干旱胁迫下,MDA含量都与抗旱系数呈极显著的正相关^[36]。说明MDA含量在一定水平上可作为评价马铃薯耐旱性的生理指标^[37]。

干旱胁迫对线粒体、叶绿体有不同程度的损伤,其中叶绿体受损最为严重。干旱胁迫后,线粒体脊减少,外形变长,核膜破裂。而叶绿体基粒变形、排列混乱、变膨胀,内囊体腔变小,在叶绿体受损严重情况下,解体现象出现。由于叶绿体对水分亏缺反应敏感,且叶绿体受损程度因品种而异,说明叶绿体受损程度也可作为马铃薯品种抗旱性鉴定指标之一^[38]。干旱胁迫因增加叶片中栅栏组织和海绵层的厚度从而导致叶片厚度的增加,同时使根系皮层厚度增加、薄壁细胞组织厚度减少。

3.3 干旱胁迫对马铃薯渗透性调节物质的影响

渗透性调节物质是植物适应干旱胁迫的重要生理指标, 主要有脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白(Soluble protein, SP)、可溶性糖(Soluble sugar, SS)^[39]。在干旱胁迫下, 这些物质能使细胞溶质浓度升高, 脯氨酸能通过调节保卫细胞的水势来改变细胞的渗透势^[30,40]; 但干旱胁迫下, 可溶性蛋白含量增加的变幅程度因品种而异^[41]。李健^[42]认为, 叶片中可溶性蛋白含量对于马铃薯适应干旱环境具有重要意义, 其含量增幅越大, 马铃薯的抗旱性越强。非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrate, NSC)在块茎中的含量与干旱胁迫程度呈正相关, 且在轻度干旱胁迫下块茎淀粉含量高于对照组, 而块茎蔗糖含量随干旱胁迫程度的加剧却呈降低趋势^[43]。

过氧化物酶(Peroxidase, POD)和超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)等抗氧化酶在马铃薯抗旱逆境中起重要作用^[44]。抗氧化酶系统在植物处于逆境时主要发挥清除细胞内多余活性氧的作用, 在植物受到逆境胁迫时抗氧化酶活性会迅速升高, 及时对多余活性氧做出应激反应。当植物处于干旱胁迫时, 脯氨酸含量也会发生变化, 其含量变为原始数值的10倍, 脯氨酸转运体在脯氨酸应答干旱胁迫过程中起着关键的桥梁作用^[45]。

3.4 干旱胁迫对马铃薯源库糖代谢特性的影响

源-库理论认为, 源制造或输出同化物。植株的功能叶是最大的源端, 其主要作用是进行糖类化合物的合成。干旱胁迫下, 合成糖类的关键酶(磷酸果糖脂酶)活性被抑制^[46], 同时, 干旱胁迫使马铃薯叶片叶绿素的生物合成速率降低, 叶绿素蛋白复合体、光合电子传递链上的蛋白复合体PSII等源的活性呈不同程度的降低趋势, 使库的输入占比减少, 从而降低块茎的产量。代谢库是指贮藏或消耗同化产物的场所, 对于马铃薯而言, 块茎是主要的库器官, 其块茎产量的大小是衡量库大小的重要指标。不同碳组织接收糖的能力取决于他们的库强^[47]。而库强与蔗糖合成酶(Sucrose synthase, SuSy)、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸

化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)等淀粉合成关键酶的活性有关, 干旱胁迫会导致这些酶活性降低^[48]。干旱胁迫通过影响植株光合作用、木质部和韧皮部运输来影响碳的分配。在植物中, 糖在源库组织之间的转运形式主要是蔗糖分子或棉子糖系列寡糖(Raffinose family oligosaccharides, RFOs)^[49]。淀粉在碳分配过程中被转移并转化为蔗糖, 淀粉的储存和再转化与光合蔗糖的合成相互影响, 是糖最后输出到吸收组织的最终物质^[50]。所以在植株受干旱胁迫期间, 如何使成熟叶片糖有效输出是提高块茎产量的一个关键因素^[51]。干旱胁迫对高淀粉品种影响较大, 在干旱胁迫下, 其直链淀粉、支链淀粉、粗淀粉含量要比低淀粉品种降低得更多。在马铃薯块茎形成期对其进行干旱胁迫, 马铃薯生长受阻, 不利于光合产物向块茎分配, 造成马铃薯块茎中干物质含量、还原糖含量的下降^[52]。在苏亚拉其格等^[53]研究中, 不同的干旱胁迫均会阻碍蔗糖转运, 影响单薯重。但李鑫等^[11]研究表明, 马铃薯经轻度干旱胁迫后, 净光合速率、干物质积累和块茎品质会升高。

4 马铃薯响应干旱胁迫的分子遗传机制

4.1 马铃薯耐旱相关基因的挖掘及解析

马铃薯抗旱性状是以基因加性作用为主的多基因遗传性状, 抗旱调节过程是多信号途径参与的复杂反应过程。解析包括表观遗传调控和经典遗传调控机制在内的植物响应干旱胁迫的分子机制, 对于提高马铃薯耐旱性研究具有重要意义。目前, 在一些作物耐旱性的研究中, 已公开发表了68个抗旱相关基因, 其中调控基因MYB类转录因子、DREB类转录因子、NAC类转录因子和功能基因P5PCs、MIPs1与马铃薯抗旱有关。在干旱胁迫诱导下, ABRE/MYC/CAAT-BO和MYB作用元件通过DNA甲基化来调控马铃薯以响应干旱胁迫^[54]。通过转录组分析, 筛选出的StEPF1、StSTOMAGEN基因在植株遭遇干旱胁迫时, 通过调控气孔密度来增强光合作用, 进而提高马铃薯的抗旱能力^[55]。同时, 马铃薯中关于抗旱的转录

因子也大量被发现, 如 *TAS14*^[56]、*Aux/IAA* 转录因子^[57]、*NAC* 转录因子^[58]等。此外, 有研究证明 *StDRO1*^[59]、*StCDPK22*^[60]、*stRFP2*^[61]等基因在调控抗旱性方面也具有十分重要的意义。但与马铃薯耐旱性相关基因的研究主要集中在叶片蛋白激酶、转录因子、渗透调节等相关方面上, 对于根系的相关基因研究甚少。

水通道蛋白(Aquaporins, AQPs), 也称水孔蛋白, 是细胞膜上转运水等中性分子的特异通道蛋白, 能调节胞间乃至植物整株的水分平衡。已有研究表明, 马铃薯水通道蛋白 *StPIP1* 基因的表达与植株遭受不同程度的干旱胁迫相关^[62]。在干旱胁迫下, 能过量表达 *StPIP1* 基因的马铃薯可通过降低膜的受损程度, 使渗透调节物质积累增多, 光合速率、气孔导度提高, 蒸腾速率降低, 从而对干旱逆境表现出一定的抗性^[63]。

转基因技术的应用能在一定程度上提高马铃薯的抗旱性。研究发现, *AtCDPK1* 基因能通过提高马铃薯的可溶性糖和脯氨酸的含量以增强保水能力来应对外界干旱胁迫^[64]。同时, 对于同一品种而言, 转基因的马铃薯材料还具有较高水平的 POD、SOD。通过农杆菌介导法将拟南芥 *CPD* 和 *DWF4* 导入马铃薯, 能使 *CPD* 和 *DWF4* 基因编码的油菜素内脂的限速酶 C-3 氧化酶、C-22 羟化酶表达增强, 从而提高马铃薯抗旱性^[65]。植物在干旱胁迫下会产生多种逆境响应蛋白, 脱水素(Dehydrin, DNT)是胚胎发育晚期丰富蛋白(Late embryogenesis abundant proteins, LEA)第二家族成员, 具有广泛的生物学功能, 在干旱条件下能发挥清除羟基自由基防止膜脂氧化的作用, 还可作为分子伴侣结合 DNA/RNA 以保护体内蛋白质^[66]。也有研究表明, 转录出的 mRNA 的修饰在抗逆方面也起重要作用^[67]。白少星^[68]研究表明, 在胁迫条件下 *StSf-2* 及 *StDH* 基因的 mRNA 在同一时期生长的马铃薯叶片中的积累量明显高于对照组, 说明 *StSf-2* 及 *StDH* 基因在水分胁迫下可能参与了调节马铃薯抗旱性的过程。张丽莉等^[38]研究表明, 在干旱胁迫诱导下马铃薯 *StAREB* 基因表达显著上调, 在整个胁迫过程中基因表达量都处于

较高水平, 且与干旱诱导的差异蛋白相关基因在抗旱性强的品种中显著上调表达基因数量多于不抗旱品种。范敏等^[69]研究结果表明, *F3H*、*FLS* 和 *HYD-1* 基因参与了马铃薯抗旱调控过程, 但在不同的品系中这些基因参与调控的机制可能不同。武新娟等^[70]通过同源序列法在马铃薯抗旱品种中克隆出部分 *Fe-SOD* 基因片段, 这段基因序列与其他植物中相似性高, 这一结果表明今后也可利用同源序列法, 克隆其他与马铃薯抗旱相关蛋白基因, 为培育马铃薯抗旱转基因品种奠定基础。植物在受到逆境刺激后, 植物体通过信号分子对相关抗逆蛋白基因和蛋白的表达, 使自身形态和生理生化指标产生一定变化。根据前人研究发现, 影响马铃薯产量形成的生理特性和植株生长发育各环节对干旱的响应机制可能具有相对独立的遗传基础, 应采用功能基因组学技术分别对马铃薯耐旱性遗传和生理分子机制进行系统研究。

4.2 马铃薯耐旱性的分子遗传机理

转录组测序技术、功能基因组学技术、高通量测序技术、基因工程等新兴技术逐渐成熟, 为探明作物耐旱性的生理分子机制提供了有力工具。对所有与干旱胁迫相关的研究进行统计, 干旱胁迫能从转录、翻译、蛋白功能、DNA 甲基化等多个方面对作物的生长发育产生深远影响, 且目前已鉴定出包括磷酸肌醇代谢通路、糖酵解与糖异生、谷胱甘肽代谢通路、MAPK 信号通路、激素信号转导途径等多个响应干旱胁迫的主要代谢通路。干旱胁迫下, 玉米的 WRKY 转录因子家族在响应干旱胁迫时可能发挥着关键作用^[71]。对于较不耐旱马铃薯品种的 *DEGs* 上游 1 500 bp 启动子区域进行顺式作用原件和甲基化 CpG 岛分析发现, 干旱胁迫下参与植物谷胱甘肽代谢的 *GST* 基因通过 DNA 去甲基化来降低启动子区 *ABRE* 和 *CAAT-box* 作用元件的甲基化水平, 进而激活该基因的表达以应对干旱胁迫^[72]。在马铃薯的半乳糖醛酸转移酶(Galacturonyltransferase, GAUT)家族基因中共鉴定出 6 个相关干旱胁迫的差异表达基因, 其发挥的具体作用值得进一步深入研究。

ABA 对于植物根系在响应干旱胁迫时起重要

作用, 研究表明9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(Nine-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED)是ABA合成的限速酶, 能与其他激素共同作用来应对干旱胁迫。水稻、小麦能通过根系构型的变化来应对干旱胁迫, 这些作物的*DRO1*基因通过不同的发育模式来调控作物应对干旱胁迫。现阶段, 小麦的*DRO1*基因、马铃薯中*StDRO1*基因对干旱胁迫的响应已有了初步研究^[73,74]。

5 展 望

5.1 通过干旱锻炼提高马铃薯抗旱性

马铃薯生长的各个时期在处于各种非生物胁迫时会面临高风险的损害。对植物生长前期进行轻度胁迫, 植物会发生一系列生理与形态变化, 这使植物在再次遭受胁迫时, 能及时响应以应对胁迫。这被一些研究人员称之为植物的胁迫记忆能力, 即包括生理形态的适应性变化、保护蛋白、转录水平和甲基化机制。已有大量研究表明, 前期的轻度非生物胁迫会影响植物再次遭受胁迫时响应的速度^[75]。这些过程可以出现在种子萌发过程、营养生长过程、生殖生长过程等植物生命周期中^[25]。

马铃薯等作物能通过干旱锻炼的方法增强植株的耐旱能力^[76]。因此, 对马铃薯进行抗旱锻炼也是一种提高其耐干旱能力的方法。此外, 汪波^[77]研究表明, 在马铃薯块茎膨大期进行轻度干旱后复水处理, 其与未经轻度干旱后复水处理相比产量和水分利用效率分别提高了6.3%和17.5%, 表现出超补偿效应, 这一结果说明植物在通过适当的干旱锻炼后, 可以增强源的供应能力。当植物经历干旱锻炼后, 抗氧化酶及非酶抗氧化物质抗坏血酸(Ascorbic acid, ASA)、谷胱甘肽(Glutathione, GSH)含量显著提升, 根系渗透势低于未经前代干旱锻炼的植株。同时, 轻度的干旱锻炼能提高淀粉与蔗糖转化的关键酶活性, 从而提高库活力, 并表现为单薯重的提高; 在对叶片光合作用的影响方面, 经干旱锻炼的小麦的FV/FM, PSII活性显著高于未经干旱锻炼的植株, 说明对植物上一代进行干旱锻炼在很大程度上可

以缓解干旱胁迫对小麦PSII的影响, 从而获得较高的净光合速率。谭晓荣等^[78]发现, 循环干旱锻炼能提高植株在干旱胁迫下谷胱甘肽和抗坏血酸的含量, 缓解由干旱胁迫引起的膜损伤, 最终提高其抗旱性。对小桐子幼苗进行干旱锻炼可通过提高渗透调节物质的含量从而提高抗旱性^[79]。徐超华等^[80]对烟草进行控水-半萎蔫-复水-恢复循环模式的干旱锻炼, 在随后的干旱胁迫20 d期间, 经过锻炼的烟草较对照组表现出更强的耐旱性。其原因可能是循环干旱锻炼提高了光合系统的活性。由于前期干旱锻炼提高了植株再次应对干旱胁迫时激素的响应速度, 使其更快地调节胁迫响应通路, 生理、生化等方面做出更快的响应^[33]。在对木薯的研究中发现, 对木薯进行前期干旱锻炼可以提高激素和可溶性糖含量, 从而增强其抗旱性^[81]。因此, 干旱锻炼对提高马铃薯抗旱性是一种可行的措施。

5.2 完善干旱胁迫下马铃薯田间综合防控措施

研究发现喷施6-苄氨基嘌呤(6-Benzylamino purine, 6-BA)、ABA、 α -萘乙酸(α -Naphthalene acetic acid, NAA)等植物生长调节剂能提高植株体内的激素含量和以ADP焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, ADPGase)为主的碳代谢酶活性, 促进光合产物在块茎膨大期向块茎的运转速率, 并减缓干旱胁迫的影响, 进一步提高马铃薯产量^[82]。对大豆、玉米喷施褪黑素、亚精胺以及在谷子上施用独脚金内酯发现, 外施激素以及外源抗氧化酶等物质可以调节植株体内抗旱体系的动态平衡, 增强植株的抗旱性^[83,84]。因此, 喷施植物生长调节剂对马铃薯抗旱生产而言是一条可行的途径。此外, 精准施肥、完善栽培管理机制对提高植株的抗性也有帮助。在掌握马铃薯耐旱性的生理及分子遗传机制上, 监控小气候环境, 因地制宜, 采取有效措施, 也能降低干旱胁迫对马铃薯的影响。

5.3 建立高效耐旱马铃薯相关评价体系

目前马铃薯品种在干旱胁迫下指标的变化不一致, 评价缺乏统一性。对117份马铃薯材料的根长、株高、叶片数、根数、茎鲜质量、根鲜质

量的耐旱系数进行相关性分析, 结果表明, 株高、根鲜质量与各性状无相关性, 即单个性状不能有效地评价马铃薯抗旱性, 需对多个抗旱鉴定指标进行叠加, 才能准确评价马铃薯的耐旱特性^[85]。与此同时, 耐旱性不同的马铃薯品种在独立的田间和温室试验对于干旱胁迫的系统响应存在显著差异^[86], 目前大部分抗旱鉴定只局限于试管苗和盆栽苗, 需结合田间试验对抗旱指标做精准的鉴定。生长指标对于马铃薯的块茎形成及产量影响至关重要, 有关研究指出, 生长指标中冠气温差、蒸腾速率和气孔导度对于干旱胁迫最为敏感, 这些生长指标可以作为马铃薯抗旱性的鉴定指标。此外, 以形态、生理参数等综合响应指标为基础指标对筛选和鉴定耐旱性马铃薯品种也是一条重要途径^[87]。余斌^[88]以形态指标参数响应干旱胁迫指标为标准, 对119份马铃薯种质资源进行评鉴分型, 发现所测性状指标中冠气温差、蒸腾速率和气孔导度对于干旱胁迫最为敏感, 其耐旱系数与植株表型性状及光合生理指标呈显著正相关, 表明冠气温差可作为马铃薯耐旱性鉴定指标进行应用。脱落酸和环境胁迫诱导蛋白TAS14在严重干旱条件下被高度诱导, 也可作为植物感知胁迫水平的可靠生物标志物。邓珍^[89]将200个基因型分为五类, 73个基因型归为耐旱性, 86个基因型归为中等耐旱性, 41个基因型归为不耐旱性, 表明现代生物技术可根据QTLs定位聚类分析法筛选耐旱性鉴定指标。

有研究表明, 渗透调节物质脯氨酸^[61]、可溶性蛋白^[90]等含量变化可作为马铃薯抗旱性的鉴定指标。脯氨酸含量变幅在一定程度上反映了植株的抗旱性, 其在重度干旱胁迫下生理生化水平变化与抗旱性密切相关。由于不同马铃薯品种对于干旱胁迫反应机制不同, 可溶性糖在干旱胁迫时的含量变化趋势不同, 可溶性糖含量作为抗旱指标还需进一步系统研究^[37]。不同品种马铃薯对于干旱胁迫的响应不同, SOD活性并不与抗旱性有明显的相关性^[91], 且不同方式干旱胁迫试验中, POD的活性变化程度也不一致, 也不能作为抗旱性的鉴定标准。由于植物体内各种生理变化之间的联

系研究也缺乏系统性, 因此仅用简单的几个生理指标作为抗旱性鉴定指标缺乏准确性, 因此, 抗旱体系的构建还需要进一步完善。

5.4 发掘和培育耐旱新种质

从根本上解决马铃薯抗旱能力提升问题, 需结合转基因技术来培育抗旱性新品种。传统的育种方法有诱变育种、杂交育种等, 但育种时间较长。与之相比, 转基因技术是一条有效的途径。基因编辑转基因手段可创制新材料, 这些材料能用于育种实践。以往的研究大多以马铃薯耐旱性差异品种、灌溉模式、种植模式等方面为切入点来研究耐旱性, 未来可以前期干旱锻炼为切入点来研究马铃薯生育后期的耐旱性, 研究前期干旱锻炼对生育后期耐旱性增强的生理机理, 挖掘到的耐旱性增强的关键候选基因可为马铃薯耐旱性育种提供新的理论依据和基因资源。现已有聂利珍等^[65]和聂利珍^[92]研究表明, 过表达*CDPK1*转基因马铃薯材料在20%PEG模拟干旱胁迫下叶片中脯氨酸含量较对照组提高了34%, MDA含量降低了31%, 其抗旱性能显著提高。同时, 转*CDPK1*基因耐旱马铃薯材料的获取也能进行抗旱分子的机理研究。作物抗旱性的有效改善需要许多不同性状的综合协同作用, 不同的组合适合不同的生长环境。高通量精确表型平台的发展为精确筛选耐旱基因提供了一个至关重要的新工具, 结合创新筛选策略, 可以帮助干旱相关基因的选择和适合特定环境。同时, 基因组学、蛋白质组学、代谢组学和生物工程的研究成果无疑是对传统育种的补充, 并为培育耐旱马铃薯品种提供了另一条途径。

5.5 完善抗、耐旱新机制

国内在长期的马铃薯育种中使用遗传背景相近的种质资源, 从而造成现有栽培品种遗传基础狭窄、亲缘关系近、选育品种类型相似等现象, 可引进国外的抗旱性野生马铃薯品种来解决这一问题。在马铃薯产量形成的非关键期进行低强度的干旱锻炼, 并于干旱敏感期进行相对较大强度的干旱胁迫, 系统分析马铃薯植株形态、叶片水分状况、气孔分布及形态特性、光合能力、叶片

和根系中与逆境应答相关生理及分子指标, 可以揭示马铃薯耐旱性增强的生理机理; 并通过转录组测序分析, 挖掘耐旱性候选基因, 运用RNA干扰沉默和基因过表达技术, 对筛选到的关键候选基因进行功能验证, 能揭示干旱锻炼增强马铃薯耐旱性的分子机理。

已有研究表明, 通过分析栽培品种应对干旱胁迫的早期响应过程, 可获得马铃薯早期干旱应答的关键候选基因。同时, 在干旱胁迫下, 迅速达到指数生长和最大冠层覆盖度对块茎形成和块茎膨大有负面影响; 在干旱胁迫下, 生长速率、最大冠层覆盖度和冠层曲线下面积(生长季节的光合能力)对块茎的膨大较块茎的形成更重要。另外, 马铃薯高产品种被鉴定为提高抗旱性的潜在材料。这些发现将有助于在气候变化的情况下培育耐旱马铃薯品种。

就目前研究, 虽已从不同角度探索植物对干旱胁迫的响应及适应机理, 但很难准确地证实这些生理参数的变化可以从本质上增强植物的耐旱特性。与大多数对植物的干旱胁迫的抗性研究相比, 马铃薯在抗旱性方面研究缺乏系统性, 且从马铃薯抗旱性研究本身来看, 国内的相关研究相对落后。国内对于马铃薯抗旱性的研究大多是基础性研究, 且是研究1或2个环境因子对马铃薯的胁迫反应, 但影响马铃薯抗逆能力的因素较多; 同时, 有关分子水平上的抗旱性机理的研究相对较少。因此, 在今后研究中可再进一步完善马铃薯耐旱性形成的机理研究。

[参 考 文 献]

- [1] Monneveux P, Ramirez D A, Pino M T. Drought tolerance in potato (*S. tuberosum* L.): Can we learn from drought tolerance research in cereals? [J]. *Plant Science*, 2013, 205: 76–86.
- [2] Hijmans R J. The effect of climate change on global potato production [J]. *American Journal of Potato Research*, 2003, 80(4): 271–279.
- [3] Jansky S H, Jin L P, Xie K Y, *et al.* Potato production and breeding in China [J]. *Potato Research*, 2009, 52(1): 57–65.
- [4] 闫士朋, 焦润安, 张俊莲, 等. 灌溉量对马铃薯生理特性及块茎产量品质的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2019, 37(3): 41–51.
- [5] 石晓华. 非充分灌溉对滴灌马铃薯生长发育规律及养分利用效率的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [6] Obidiegwu J E, Bryan G J, Jones H G, *et al.* Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 542.
- [7] 徐欣. 马铃薯的田间管理技术 [J]. *现代畜牧科技*, 2020(3): 30–31.
- [8] Gervais T, Creelman A, Li X Q, *et al.* Potato response to drought stress: physiological and growth basis [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 698060.
- [9] 抗艳红, 赵海超, 龚学臣, 等. 不同生育期干旱胁迫对马铃薯产量及品质的影响 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(30): 16820–16822.
- [10] 张佳. 马铃薯干旱响应与耐旱性的基因型差异及其生理机制 [D]. 成都: 四川农业大学, 2010.
- [11] 李鑫, 孙超, 毕真真, 等. 不同干旱水平对马铃薯光合特性和耐旱性的影响 [J]. *植物生理学报*, 2019, 55(8): 1197–1210.
- [12] Noelia M, Ignacio C J, Marina F, *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(1–2): 137–152.
- [13] Rentsch D, Hirner B, Schmelzer E, *et al.* Salt stress-induced proline transporters and salt stress-repressed broad specificity amino acid permeases identified by suppression of a yeast amino acid permease-targeting mutant [J]. *The Plant Cell*, 1996, 8(8): 1437–1446.
- [14] Qadir G, Ishtiaq M, Ali I. Effect of earthing-up at different stages of growth on yield of potato cultivar Cardinal under the soil and climatic conditions of Peshawar [Pakistan] [J]. *Sarhad Journal of Agriculture (Pakistan)*, 1999, 15(5): 423–425.
- [15] Stalham M A, Allen E J. Water uptake in the potato (*Solanum tuberosum*) crop [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2004, 142(4): 373–393.
- [16] Zarzyńska K, Boguszewska-Mańkows D, Nosalewicz A. Differences in size and architecture of the potato cultivars root system and their tolerance to drought stress [J]. *Plant, Soil and Environment*, 2017, 64(4): 159–164.

- [17] Boguszewska-Mańkowska D, Zarzyńska K, Nosalewicz A. Drought differentially affects root system size and architecture of potato cultivars with differing drought tolerance [J]. *American Journal of Potato Research*, 2020, 97(1): 54–62.
- [18] Weisz R, Kaminski J, Smilowitz Z. Water deficit effects on potato leaf growth and transpiration: Utilizing fraction extractable soil water for comparison with other crops [J]. *American Potato Journal*, 1994, 71(12): 829–840.
- [19] Jefferies R A, Mackerron D K L. Responses of potato genotypes to drought. II. Leaf area index, growth and yield [J]. *Annals of Applied Biology*, 1993, 122(1): 105–112.
- [20] Kesiime V E, Tusiime G, Kashaija I N, *et al.* Characterization and evaluation of potato genotypes (*Solanum tuberosum* L.) for tolerance to drought in Uganda [J]. *American Journal of Potato Research*, 2016, 93(6): 543–551.
- [21] Deblonde P M K, Haverkort A J, Ledent J F. Responses of early and late potato cultivars to moderate drought conditions: Agronomic parameters and carbon isotope discrimination [J]. *European Journal of Agronomy*, 1999, 11(2): 91–105.
- [22] Chang D C, Jin Y I, Nam J H, *et al.* Early drought effect on canopy development and tuber growth of potato cultivars with different maturities [J]. *Field Crops Research*, 2018, 215: 156–162.
- [23] Deblonde P M K, Ledent J F. Effects of moderate drought conditions on green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield of potato cultivars [J]. *European Journal of Agronomy*, 2001, 14(1): 31–41.
- [24] Ávila-Valdés A, Quinet M, Lutts S, *et al.* Tuber yield and quality responses of potato to moderate temperature increase during tuber bulking under two water availability scenarios [J]. *Field Crops Research*, 2020, 251: 107786.
- [25] Banik P, Zeng W, Tai H, *et al.* Effects of drought acclimation on drought stress resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 126: 76–89.
- [26] 海梅荣, 陈勇, 周平, 等. 干旱胁迫对马铃薯品种生理特性的影响 [J]. *中国马铃薯*, 2014, 28(4): 199–204.
- [27] Ali M, Jensen C R, Mogensen V O. Early signals in field grown wheat in response to shallow soil drying [J]. *Functional Plant Biology*, 1998, 25(8): 871–882.
- [28] Bahrn A, Jensen C R, Asch F, *et al.* Drought – induced changes in xylem pH, ionic composition, and ABA concentration act as early signals in field-grown maize (*Zea mays* L.) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(367): 251–263.
- [29] Liu F, Jensen C R, Shahanzari A, *et al.* ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying [J]. *Plant Science*, 2005, 168(3): 831–836.
- [30] 焦志丽, 李勇, 吕典秋, 等. 不同程度干旱胁迫对马铃薯幼苗生长和生理特性的影响 [J]. *中国马铃薯*, 2011, 25(6): 329–333.
- [31] 尹智宇, 郭华春, 封永生, 等. 干旱胁迫下马铃薯生理研究进展 [J]. *中国马铃薯*, 2017, 31(4): 234–239.
- [32] Nadal M, Roig-Oliver M, Bota J, *et al.* Leaf age-dependent elastic adjustment and photosynthetic performance under drought stress in *Arbutus unedo* seedlings [J]. *Flora*, 2020, 271: 151662.
- [33] 刘溢健, 任建宏, 殷俐娜, 等. 马铃薯块茎膨大期不同程度干旱后复水的源库补偿效应 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(11): 3777–3786.
- [34] 龚静, 马海艳, 向竹清, 等. 四川地区马铃薯抗旱技术 [J]. *四川农业科技*, 2019(12): 11–12.
- [35] 秦天元, 刘玉汇, 孙超, 等. 马铃薯 *StIgt* 基因家族的鉴定及其对干旱胁迫的响应分析 [J]. *作物学报*, 2021, 47(4): 780–786.
- [36] 姜波, 张晓莉, 任珂, 等. 马铃薯不同品种抗旱评价及生化指标 [J]. *中国马铃薯*, 2017, 31(2): 71–76.
- [37] 邓仁菊, 卢扬, 曾宪浩, 等. 持续干旱胁迫对青薯9号幼苗生长及生理特性的影响 [J]. *西南农业学报*, 2017, 30(2): 291–295.
- [38] 张丽莉, 王庆祥, 石瑛, 等. 干旱胁迫对马铃薯叶肉和茎部细胞超微结构的影响 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2015, 46(1): 91–95.
- [39] Rudack K, Seddig S, Sprenger H, *et al.* Drought stress – induced changes in starch yield and physiological traits in potato [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2017, 203(6): 494–505.
- [40] 丛雪, 齐华, 孟凡超, 等. 干旱胁迫对玉米叶绿素荧光参数及质膜透性的影响 [J]. *华北农学报*, 2010, 25(5): 141–144.
- [41] 韩德鹏, 尹智宇, 杨蓓, 等. 干旱胁迫对冬播马铃薯现蕾期生理生化指标的影响 [J]. *中国马铃薯*, 2020, 34(2): 78–85.
- [42] 李健. *ScCBF1* 与 *StCBF1* 转录因子在马铃薯应答低温、干旱

- 及盐胁迫过程中存在功能差异 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [43] 苏亚拉其其格, 樊明寿, 陈玉珍, 等. 马铃薯非结构性碳水化合物含量对水分胁迫的响应 [J]. 植物生理学报, 2019, 55(12): 1839–1850.
- [44] 韩海霞, 刘亚婷, 梁婷, 等. 干旱胁迫下2个品种马铃薯抗氧化酶活性的对比 [J]. 南方农业, 2020, 14(24): 163–165.
- [45] 梁文君, 孙超, 毕真真, 等. 马铃薯 *DRO1* 基因的克隆和逆境响应分析 [J]. 植物生理学报, 2020, 56(11): 2448–2458.
- [46] Aliche E B, Oortwijna M, Theeuwens T P J M, *et al.* Drought response in field grown potatoes and the interactions between canopy growth and yield [J]. *Agricultural Water Management*, 2018, 206: 20–30.
- [47] Sun J, Zhang J, Larue C T, *et al.* Decrease in leaf sucrose synthesis leads to increased leaf starch turnover and decreased RuBP regeneration-limited photosynthesis but not Rubisco-limited photosynthesis in *Arabidopsis* null mutants of *SPSA1* [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2011, 34(4): 592–604.
- [48] 林必博, 王锋, 周济铭. 亚精胺提高植物抗旱性作用机理的研究进展 [J]. 贵州农业科学, 2020, 48(9): 6–10.
- [49] Hannah M A, Zuther E, Buchel K, *et al.* Transport and metabolism of raffinose family oligosaccharides in transgenic potato [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(14): 3801–3811.
- [50] Liu C C, Ahammed G J, Wang G T, *et al.* Tomato *CRY1a* plays a critical role in the regulation of phytohormone homeostasis, plant development, and carotenoid metabolism in fruits [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2018, 41(2): 354–366.
- [51] Aliche E B, Theeuwens T P J M, Oortwijn Marian, *et al.* Carbon partitioning mechanisms in potato under drought stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 216–219.
- [52] Noelia M G M, Ignacio C J, Marina F, *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(1–2): 137–152.
- [53] 苏亚拉其其格, 樊明寿, 贾沙沙, 等. 干旱胁迫对马铃薯移栽组培苗内源激素含量的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(1): 227–232.
- [54] 李鹏程. DNA甲基化参与调控马铃薯响应干旱胁迫的表观遗传学研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [55] 康乐, 可庆波. 过表达马铃薯气孔密度调节因子 *StEPF1* 增强拟南芥抗旱性 [J]. 分子植物育种, 2021, 19(11): 3698–3708.
- [56] van Muijen D, Anithakumari A M, Maliepaard C, *et al.* Systems genetics reveals key genetic elements of drought induced gene regulation in diploid potato [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2016, 39(9): 1895–1908.
- [57] 韩梯倩. 干旱胁迫下马铃薯根系 Aux/IAA 转录因子的挖掘 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [58] 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.
- [59] 梁文君. 马铃薯 *StDRO1* 基因的功能验证 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [60] 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.
- [61] 祁学红. 马铃薯 *StRFP2* 基因的遗传转化及其抗旱性研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [62] Zhang J, Zhang J, Wang L, *et al.* Roles of plasmalemma aquaporin gene *StPIPI1* in enhancing drought tolerance in potato [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 616.
- [63] 吴旺泽, 彭晓莉, 王晓明, 等. 马铃薯水通道蛋白基因 cDNA 克隆、序列分析及表达 [J]. 农业生物技术学报, 2007, 15(4): 677–683.
- [64] 章玉婷. 马铃薯宁蕨 182 干旱胁迫下的生理机制和蛋白质组学研究 [D]. 昆明: 昆明理工大学, 2013.
- [65] 聂利珍, 于肖夏, 李国婧, 等. Rd29A 启动子驱动 *AtCDPK1* 基因转化马铃薯的研究 [J]. 中国生物工程杂志, 2015, 35(11): 13–22.
- [66] 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, 2016.
- [67] 豆玲. 水分胁迫下小麦叶片类脱水素的表达与亚细胞定位的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [68] 白少星. 马铃薯 *StSF-2* 及 *StDH* 基因的耐旱功能研究 [D]. 银川: 宁夏大学, 2014.
- [69] 范敏, 金黎平, 黄三文, 等. 干旱胁迫对马铃薯类黄酮和类胡萝卜

- 卜素合成关键酶基因表达的影响 [J]. 园艺学报, 2008, 35(4): 535-542.
- [70] 武新娟, 魏峭嵘, 石瑛, 等. 马铃薯抗逆基因 *Fe-SOD* 的克隆与序列分析 [J]. 东北农业大学学报: 自然科学版, 2009, 40(4): 17-20.
- [71] Wang Y, Xie T, Zhang C, *et al.* Overexpression of the potato *StEPF2* gene confers enhanced drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2020, 14: 479-490.
- [72] 李鹏程, 毕真真, 梁文君, 等. DNA 甲基化参与调控马铃薯干旱胁迫响应 [J]. 作物学报, 2019, 45(10): 1595-1603.
- [73] Kitomi Y, Hanzawa E, Kuya N, *et al.* Root angle modifications by the *DRO1* homolog improve rice yields in saline paddy fields [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2020, 117(35): 21242-21250.
- [74] 梁文君, 孙超, 毕真真, 等. 马铃薯 *DRO1* 基因的克隆和逆境响应分析 [J]. 植物生理学报, 2020, 56(11): 2448-2458.
- [75] Romero A P, Alarcón A, Valbuena R I, *et al.* Physiological assessment of water stress in potato using spectral information [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1608.
- [76] Ramírez D A, Rolando J L, Yactayo W, *et al.* Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory [J]. *Plant Science*, 2015, 238: 26-32.
- [77] 汪波. 花前干旱锻炼对花后干旱逆境下小麦产量和品质形成的影响及其生理机制 [D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [78] 谭晓荣, 伏毅, 戴媛. 干旱锻炼提高小麦幼苗抗旱性的抗氧化机理研究 [J]. 作物杂志, 2009(5): 19-23.
- [79] 郝大海. 小桐子干旱锻炼及空气干旱过程中 microRNAome 分析及部分重要 miRNA 的功能解析 [D]. 昆明: 云南师范大学, 2019.
- [80] 徐超华, 张晓海, 李军营, 等. 循环干旱锻炼对在干旱胁迫下烟草植株光合参数及叶绿素荧光参数的影响 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40(28): 13685-13687, 13704.
- [81] 周芳, 刘恩世, 孙海彦, 等. 前期干旱锻炼对木薯根系内源激素及可溶性糖含量的影响 [J]. 热带作物学报, 2013, 34(3): 486-494.
- [82] 王金强, 李思平, 刘庆, 等. 喷施生长调节剂缓解甘薯干旱胁迫的机理 [J]. 中国农业科学, 2020, 53(3): 500-512.
- [83] 张明聪, 何松榆, 秦彬, 等. 外源褪黑素缓解干旱胁迫对春大豆苗期影响的生理调控效应 [J]. 大豆科学, 2020, 39(5): 742-750.
- [84] 程鸿燕. 独脚金内酯对干旱胁迫下谷子生理生化及转录组响应模式的影响 [D]. 晋中: 山西农业大学, 2019.
- [85] 徐雪风. 干旱锻炼及连作调控对马铃薯生长发育和抗性生理的影响 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [86] 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.
- [87] Betaw H, Hussein S, Mengistu F, *et al.* Combining ability of highland tropic adapted potato for tuber yield and yield components under drought [J]. *PLoS One*, 2017, 12(7): e0181541.
- [88] 余斌. 引进马铃薯种质资源表型多样性分析及块茎品质的综合评价 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [89] 邓珍. 二倍体马铃薯组培苗耐旱性相关性状 QTLs 定位与分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2014.
- [90] 刘燕清, 许庆芬, 佟卉, 等. 离体条件下马铃薯抗旱资源的评价和筛选 [J]. 天津农业科学, 2019, 25(9): 25-28.
- [91] 霍丹丹. 干旱胁迫对马铃薯淀粉积累及关键酶活性的影响 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
- [92] 聂利珍. 应用拟南芥 *CDPKI* 基因提高马铃薯抗旱性的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.