

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2020)05-0304-05

综 述

马铃薯抗旱性研究进展

李梦迪¹, 杨媛媛^{1,2}, 周 平^{1*}

(1. 云南农业大学农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201; 2. 昆明市呈贡区农业农村综合服务中心, 云南 昆明 650500)

摘 要: 马铃薯是全球第四大粮食作物, 在保障粮食安全方面起着重要作用。干旱是农业生产上频发的气象灾害, 影响马铃薯的生长发育、产量及品质。文章就干旱胁迫对马铃薯的影响、抗旱评价指标、抗旱机制等方面进行综述, 为以后马铃薯抗旱研究提供方向与依据, 为进一步促成马铃薯高产、优质、高效夯实理论基础。

关键词: 马铃薯; 抗旱; 评价指标; 机制

Research Progress on Drought Resistance of Potato

LI Mengdi¹, YANG Yuanyuan^{1,2}, ZHOU Ping^{1*}

(1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201, China;

2. Kunming Chenggong District Agricultural and Rural Integrated Service Center, Kunming, Yunnan 650500, China)

Abstract: As the fourth largest food crop in the world, potato plays an important role in ensuring food security. Drought is a frequent meteorological disaster in agricultural production, which affects the growth, yield and quality of potato. The effects of drought stress on potato, drought resistance evaluation index, drought resistance mechanism and other aspects were reviewed, which would provide the direction and basis for the future researches on potato drought resistance, and lays a solid theoretical foundation for further promoting potato as a crop of high yield, high quality and high efficiency.

Key Words: potato; drought resistance; evaluation index; mechanism

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是全球第四大重要的粮食作物, 其种植面积仅次于水稻、小麦和玉米^[1], 是一种粮、菜、饲和工业原料兼用型经济作物, 产量高, 营养丰富, 适应性强, 分布广, 增产潜力大^[2-4]。马铃薯又名地蛋、土豆、洋山芋等^[5]。原产于南美洲西海岸的智利和秘鲁的安第斯山区, 约公元前8000至5000年, 秘鲁印加古国的印第安人最早栽种马铃薯, 当地印第安人称其为“巴巴司”。中国、俄罗斯、印度、乌克兰、美国等是马铃薯的主要主产国^[6]。中国的马铃薯栽培面积和总产皆为全球第一^[7], 所以马铃薯在农业生产发展中占有重要地位。

近年来, 非生物胁迫是农业生产的制约因子之一。高温、冷害、盐碱、水分(旱、涝)、环境污染、有毒金属元素等非生物胁迫因子常影响马铃薯的生长发育, 导致作物严重减产, 这些逆境中旱害造成的损失位居第一^[8,9]。干旱是一个很复杂的生理生化过程, 影响生物大分子与小分子活动^[10]。当植株耗水多于水分吸收时, 体内产生水分短缺现象。植株体内呈现出水分极度短缺的特征, 叫做干旱(Drought)。旱害(Drought injury)则是指土壤水分不足或大气相对湿度较低, 造成植株萎蔫脱水死亡的现象。马铃薯抗旱性是指马铃薯对于干旱胁迫的适应

收稿日期: 2019-12-10

基金项目: 国家科技创新基地专项(CARS-10-21P)。

作者简介: 李梦迪(1994-), 女, 硕士研究生, 从事马铃薯糖苷生物碱研究。

*通信作者(Corresponding author): 周平, 教授, 主要从事气象学与气候学教学与研究, E-mail: 289793918@qq.com。

能力和抵御性,即在土壤干旱情况下,马铃薯受迫程度最轻、产量基本不受影响^[11]。干旱有大气干旱、土壤干旱、生理干旱3种类型^[8]。同时,马铃薯的抗旱性是一个相当复杂的特性,经过人工与自然界的多次选择,有御旱性、耐旱型与逃旱性3种适应方式^[12]。据统计,全球大概有50多个干旱半干旱国家和地区,其面积大致是大陆总面积的二十分之七^[13]。干旱因频发,时间持久,覆盖面广等特点,已成为世界各国农业发展最为关键的制约因素^[8]。

随着中国马铃薯主粮化战略的施行,栽植面积不断扩展,已达9 000万 hm^2 ^[14]。中国是传统的农业大国,干旱是农业生产面临的重要问题,由于干旱引起的主要农作物减产约为总产量的50%^[15],全国每年由于干旱导致的损失约为自然灾害总损失的50%^[13]。据有关数据统计,中国干旱、半干旱地区面积占全国土地面积的一半以上(52.5%),耕地面积约有3 800万 hm^2 ^[16]。中国马铃薯主栽区(60%)几乎遍布在环境恶劣、无霜期短、年降雨量200~400 mm的干旱、半干旱区域^[17,18]。马铃薯是典型的温带气候作物,性喜低温冷凉的生长条件,对水分短缺敏感,缺乏有效的耐旱机理^[7]。同时,随着全球气温升高,马铃薯种植区干旱日益严重,水分短缺严重制约马铃薯生长,造成严重的减产^[18,19]。因此,国内外愈来愈关注马铃薯抗旱性研究。

1 干旱胁迫对马铃薯的影响

马铃薯植株在干旱状态下很容易被察觉,干旱对植株的影响,最直接的是萎蔫,也就是因水分短缺,细胞紧张度丧失,造成叶子和茎秆的幼嫩部位低垂^[20],对其细胞以及内部组织造成一定的影响。萎蔫分暂时萎蔫与永久萎蔫2种。永久萎蔫时原生质体产生过度失水,导致一连串的生理生化变化,比如:膜结构与透性发生变化;光合作用减弱,受到抑制;呼吸作用在一段时间内加强;内源激素代谢失调;核酸代谢受到破坏;部分蛋白质明显被分解;大量积累脯氨酸;诱导蛋白增加等^[12]。同时,植株体内水分分配反常会导致植株的生长受限;如果干旱严重时,会造成植株机械性损害,从而促使植株的死亡^[21]。

1.1 干旱胁迫对马铃薯生长发育的影响

一般来说,制约马铃薯健康生长发育的因素很

多,干旱胁迫是最主要的限制因子^[22,23]。干旱胁迫下,植物株高、主茎、根系的生长,叶子数、叶面积、产量等基本受到抑制^[14,24]。张瑞玖等^[16]研究认为,马铃薯单株结薯数、单株结薯重、生物量等受干旱影响,均引起大幅度的降低。有学者认为,马铃薯植株在土壤水势下降至-25 kPa或者土壤相对田间持水量低于50%时,会遭遇干旱胁迫,各生育时期皆对干旱产生敏感^[25]。尤其在块茎膨大期若遇到干旱胁迫产量会受到影响,严重干旱时可导致产量大幅度下降。同时,会造成一连串的不良反应,导致马铃薯品质降低,如外观畸变、组织器官异常、代谢紊乱及空心薯等^[26,27]。王燕等^[18]研究说明,株高胁迫指数与抗旱指数呈反比,且达1%显著水平;干旱对株高的胁迫程度会随株高胁迫指数的下降而减轻,抗旱能力增强。

1.2 干旱胁迫对马铃薯生理代谢的影响

干旱胁迫下,马铃薯的生理代谢指标,如土壤含水量、游离脯氨酸含量、可溶性糖含量、叶绿素含量、根系拉力、ATP含量、叶水势、超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)活性、丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量等皆会产生变化,反映马铃薯的胁迫状况^[28,29]。一般情况下,低浓度的脯氨酸含量,表明胁迫程度低^[30]。尹智宇和肖关丽^[31]认为干旱胁迫导致马铃薯叶片内脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等大量增加,渗透压下降,促进马铃薯植株对干旱环境的适应能力及本身的抗旱性。赵媛媛等^[32]对干旱胁迫15 d与空白处理的马铃薯植株光合特性指标相对量进行分析,结果显示干旱胁迫在较大程度上影响马铃薯植株光合特性指标,导致马铃薯植株的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度皆下降。顾尚敬等^[33]研究干旱胁迫下马铃薯叶片部分和能量代谢指标,发现在受迫情况下叶片里的可溶性蛋白含量呈增加趋势,叶面积指数呈降低趋势,可溶性蛋白含量会随供水量的减少而增加。叶片失水率增加,抗旱性降低;反之,叶片失水率下降,抗旱能力增加^[17]。丁海兵等^[34]研究表明,品系抗旱性与叶片可溶性糖含量成正比且达1%的显著水平,与离体叶片失水速率、叶片含水量成反比且达5%的显著水平。梁丽娜等^[35]认为干旱胁迫造成马铃薯细胞内MDA的大量积聚;干旱

胁迫程度的加深, 会促使POD(Peroxidase, POD)活力增强, 从而及时清除过氧化氢(H_2O_2)来抵抗逆境。

2 马铃薯抗旱评价指标

干旱胁迫对马铃薯植株的生长发育、形态结构与生理代谢有巨大影响。马铃薯抗旱评价指标主要有产量指标、形态指标、生理指标、生化指标、综合指标等。

2.1 产量指标

干旱胁迫下, 马铃薯产量指标比较直观。抗旱性的强弱主要体现在产量部分, 能作为马铃薯抗旱品种判定的重要指标。Chionoy的抗旱系数法、Fish的干旱敏感指数(SI)法和胡福顺的抗旱指数(DI)法是其传统方法^[36]。顾尚敬等^[33]研究认为, 水分胁迫下, 马铃薯块茎产量的变化程度是抗旱能力大小的评价指标, 抗旱指数直观表现植株对干旱的敏感水平。

2.2 形态指标

用植株形态鉴定马铃薯抗旱能力是国内外广泛采用的研究方法。马铃薯根系拉力、根长、根重、根冠比、株高、茎粗、生物量、鲜重、叶重、气孔下陷程度、叶面积大小等形态特性与抗旱能力有关。

国内外对马铃薯抗旱形态特性的研究主要聚集在植株的根系。根系是马铃薯接收土壤水分信号及吸收土壤水分的器官。干旱胁迫下, 根系吸收量下降, 根系活力降低, 造成营养失衡^[36]。杜培兵等^[17]认为, 抗旱性强的品种在干旱条件下根系发达, 产量较高; 同时, 根系拉力与根重、根数、根长呈显著的正比关系, 是衡量根系发育程度的重要指标。

2.3 生理指标

植物抗旱性评价生理指标包括: 土壤含水量、叶片含水量、光合速率、水势、呼吸速率、干物质胁迫指数、渗透调节能力、水分胁迫指数、离体叶片持水力等。杜培兵等^[17]研究表明, 冠层覆盖度与产量呈正比, 达5%显著水平, 两者可作为抗旱评价的重要生理指标。有研究结果表明, 80%土壤含水量马铃薯植株长势最好, 60%土壤含水量为轻度干旱胁迫, 40%土壤含水量为中度干旱胁迫, 20%土壤含水量为重度干旱胁迫。因此, 土壤含水量可以作为评价马铃薯抗旱的生理指标之一^[31,37]。当马铃薯植株受干旱胁迫, 水分亏缺时, 会导致光合作用减弱、光合速率降低, 导致其作物减产^[38]。所以, 光合速率是马铃薯抗旱性评

价的重要指标^[39]。叶片保水能力是马铃薯抗旱性的一种体现。王燕等^[18]研究表明, 抗旱能力愈低的品种失水能力愈强, 也就相当于保水能力愈低; 抗旱系数会随失水力的升高而下降, 失水力与抗旱系数呈负相关性且达1%显著水平, 马铃薯产量降低。

2.4 生化指标

植物抗旱性生化指标包括: 可溶性糖含量、脯氨酸含量、甜菜碱含量、MDA含量、ATP酶活性、维生素C含量、SOD活性、过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性、过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性等。

在干旱胁迫、缺水条件下, 马铃薯植株体内会大量积累脯氨酸, 品种之间、胁迫时间有差异^[39]。丁玉梅等^[40]研究, 在干旱胁迫下, 不同品种马铃薯脯氨酸含量上升1.01~5.40倍, MDA含量上升1.10~1.91倍, 马铃薯叶片游离脯氨酸含量和MDA含量呈上升趋势, 可以作为马铃薯抗旱评价的生化指标。

可溶性糖是一种重要的渗透调节物质。在许多植物中, 可溶性糖含量几乎都会在干旱条件下累积增加^[4]。但是, 杨宏羽^[41]对‘大西洋’等6个马铃薯品种进行研究, 结果是可溶性糖含量与胁迫时间呈负相关关系。因此, 可溶性糖作为抗旱性指标有待进一步研究。

2.5 综合指标

采用综合指标法, 能准确地评价马铃薯抗旱能力。隶属函数法是对各品种所有抗旱指标的隶属值进行累加, 求其平均数以及进行品种间比较, 由此评价其抗旱能力的大小^[17]。王谧^[8]利用主成分分析法, 分析马铃薯的生理和产量等指标, 以此表明MDA含量是马铃薯抗旱评价的重要指标, 采用隶属函数法对马铃薯抗旱性进行概况评价, 评定成果与实践几乎相同。

3 马铃薯抗旱机制

现今, 随着社会科技的发展, 马铃薯抗旱研究已经由对生理指标、形态指标的研究, 发展到对其生理机制和分子机制的深入研究。

3.1 马铃薯抗旱生理机制

渗透调节、抗氧化、光合作用等是研究马铃薯抗旱生理机制的重要参数。渗透调节是马铃薯植株抵制干旱胁迫、维持渗透平衡、保障细胞正常结构的重要生理机制, 在抵抗干旱胁迫的过程中发挥着积极作用^[42]。提高吸水能力、稳定膨压能改进细胞

水分状况,从而改善水分胁迫植株的生理功能,维持植株的光合作用^[21]。脯氨酸和可溶性糖是植株体内参与渗透调节的重要物质,其中脯氨酸具有较强的水合能力,在干旱胁迫下脯氨酸累积能增强细胞的保水力,有益于马铃薯抗旱性的提高;可溶性糖含量的增长也可促进马铃薯渗透调节能力的提高。

当马铃薯植株处于干旱环境下,马铃薯植株体内活性氧和抗氧化之间的平衡会被打破,从而引起一系列生理代谢机制的变化。近几年随着深入研究,干旱胁迫除了影响马铃薯的抗氧化和渗透调节之外,还会影响到马铃薯的光合作用。周峰^[43]认为马铃薯在受旱状况下,会影响叶面光合方面的生理机制,如导气速率变慢、水分利用率降低、蒸腾速率降低和净光合速率降低。

3.2 马铃薯抗旱分子机制

随着分子生物学的快速发展,对植物抗旱的研究也在不断地深入,发现了很多抗旱基因。到2014年已在将近500种植物中发现了100多个与抗旱有关的基因,其中有68个基因在拟南芥和主要农作物中发现^[20,44],而马铃薯中发现与抗旱相关的基因却不多,只有 *WRKY1*、*DREB1* 和 *SnRK2*^[45]。

马铃薯抗旱的分子机制是:当马铃薯受到干旱胁迫时,会发生很多不良反应,本阶段是信号识别的重要阶段;感受到外界的刺激之后,可由信号传导调节成转录因子;转录因子的调控基因在经过调节之后,通过新陈代谢完成抗旱过程^[20,21]。当下,许多国内外学者逐步深入研究马铃薯抗旱分子机制,把精力集中于用现代分子生物学技术以及生物化学技术来增强马铃薯的抗旱能力。裴怀弟等^[46]对干旱胁迫下,马铃薯试管苗的转基因型 *GhABF2* 与野生型相比进行分析,结果表明转 *GhABF2* 基因马铃薯能够显著增加生物量,表现出较强的抗旱性。李葵花等^[15]认为转 *P5CS* 基因植株在干旱胁迫和盐胁迫下 SOD 活性加强,进而降低植株受迫的几率。杨文静等^[47]转入马铃薯的梭梭 NAC 家族基因 *HaNAC1*,发现其通过参与多种激素合成和信号转导以及调控下游逆境应答相关基因的表达,提高了马铃薯的抗旱性。

4 马铃薯抗旱性研究展望

近年来,中国马铃薯受干旱胁迫,导致各主产区

大幅度减产的情况越来越频繁^[48]。随着现代分子生物学技术的发展,人们对抗旱机理进行了大量的研究,提出了可在育种中采纳多种抗旱指标。但至今对马铃薯抗旱机制的了解并不透彻,抗旱指标的应用成效也不太明显^[29]。因此,要重视马铃薯抗旱生理机理和有关分子机制的研究,使用 QTL 定位、转基因技术、分子标记辅助育种等当代最新的生物分子技术手段^[1,49],挖掘与马铃薯抗旱相关的基因,选取恰当的抗旱性综合分析指标,运用到马铃薯育种生产实践中,培育出抗旱性强的优质马铃薯新品种。

[参 考 文 献]

- [1] 王加加. 马铃薯抗晚疫病基因 *R10* 的高分辨率遗传图谱构建 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2008.
- [2] 杜培兵, 杨文静. 马铃薯抗旱品种筛选及鉴定试验 [J]. 中国蔬菜, 2018(9): 29–34.
- [3] 罗世武, 程炳文, 岳国强, 等. 马铃薯抗旱节水品种筛选试验 [J]. 现代农业科技, 2009(14): 86–88.
- [4] 徐宗才, 田丰, 刘云. 不同品种马铃薯叶片生理特性与抗旱性研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2008(5): 153–155.
- [5] 颜谦, 黄萍, 童安毕, 等. 马铃薯脱毒微型薯高效生产技术 [J]. 贵州农业科学, 2004(3): 78–79.
- [6] 杨文钰, 屠乃美. 作物栽培学各论 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2017.
- [7] 秦军红, 简银巧, 卞春松, 等. 基于 RNA-seq 的马铃薯抗旱相关基因挖掘与分析 [C]//屈冬玉, 陈伊里. 马铃薯产业与健康消费. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2019.
- [8] 王谧. 马铃薯抗旱指标研究及抗旱性鉴定 [D]. 西宁: 青海大学, 2014.
- [9] 聂石辉. 大麦抗旱的生理生化机理研究及种质资源抗旱性评价 [D]. 石河子: 石河子大学, 2011.
- [10] 王小静. 不同基因型马铃薯对干旱及抗旱措施反应的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [11] 何丹丹, 贾立国, 秦永林, 等. 马铃薯抗旱鉴定研究进展 [C]//屈冬玉, 陈伊里. 马铃薯产业与中国式主食. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2016.
- [12] 毛自朝. 植物生理学 [M]. 武汉: 华中科技大学出版社, 2013.
- [13] 李倩. 马铃薯对水分胁迫的生理响应及抗旱调控措施研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011.
- [14] 杨宏羽, 平海涛, 王蒂, 等. 不同倍性马铃薯品种的抗旱性 [J]. 中

- 国沙漠, 2016, 36(4): 1041–1049.
- [15] 李葵花, 高玉亮, 吴京姬. 转 *P5CS* 基因马铃薯“东农 303”耐盐、抗旱性研究 [J]. 江苏农业科学, 2014, 42(11): 131–133.
- [16] 张瑞玖, 马恢, 籍立杰, 等. 不同马铃薯品种抗旱性比较筛选试验研究 [J]. 农业科技通讯, 2016(2): 49–51.
- [17] 杜培兵, 杜珍, 白小东, 等. 马铃薯品种抗旱性鉴定研究 [J]. 现代农业科技, 2012(5): 136–137.
- [18] 王燕, 杨克俭, 龚学臣, 等. 全国主栽马铃薯品种的抗旱性评价 [J]. 种子, 2016, 35(9): 82–85.
- [19] 徐建飞, 刘杰, 卞春松, 等. 马铃薯资源抗旱性鉴定和筛选 [J]. 中国马铃薯, 2011, 25(1): 1–6.
- [20] 李海珀. 马铃薯抗旱性研究进展 [J]. 种子科技, 2018, 36(3): 118–120.
- [21] 王彧超, 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.
- [22] 饶泽来. 干旱胁迫下马铃薯代谢研究 [J]. 乡村科技, 2019(5): 90–91.
- [23] 王建武, 相微微, 亢福仁. 过表达截形苜蓿液泡膜 $H^+-PPase$ 基因提高马铃薯的抗旱性 [J]. 分子植物育种, 2016, 14(6): 1500–1506.
- [24] 姚春馨, 丁玉梅, 周晓罡, 等. 水分胁迫下马铃薯抗旱相关表型性状的分析 [J]. 西南农业学报, 2013, 26(4): 1416–1419.
- [25] Schaffleitner R, Gutierrez R, Espino R, *et al.* Field screening for variation of drought tolerance in *Solanum tuberosum* L. by agronomical, physiological and genetic analysis [J]. Potato Research, 2007, 50(1): 71–85.
- [26] 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.
- [27] 秦天元, 孙超, 毕真真, 等. 马铃薯不同耐旱品系管栽苗及其根尖显微结构对干旱胁迫的响应 [J]. 生物技术通报, 2018, 34(12): 102–109.
- [28] 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.
- [29] 范敏, 金黎平, 刘庆昌, 等. 马铃薯抗旱机理及其相关研究进展 [J]. 中国马铃薯, 2006, 20(2): 101–107.
- [30] 任永峰, 赵举, 张永平, 等. 阴山北麓地区马铃薯品种抗旱特性的研究 [J]. 作物杂志, 2011(6): 53–56.
- [31] 尹智宇, 肖关丽. 干旱胁迫对冬马铃薯苗期生理指标及光合特性的影响 [J]. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2017, 32(6): 992–998.
- [32] 赵媛媛, 石瑛, 张丽莉. 马铃薯抗旱种质资源的评价 [J]. 分子植物育种, 2018, 16(2): 633–642.
- [33] 顾尚敬, 王朝贵, 王朝海, 等. 马铃薯盆栽控水抗旱性鉴定 [J]. 农业开发与装备, 2013(1): 104–105.
- [34] 丁海兵, 邓宽平, 李飞, 等. 贵州主栽马铃薯品种抗旱性评价 [J]. 江苏农业科学, 2011, 39(5): 79–80.
- [35] 梁丽娜, 刘雪, 唐勋, 等. 干旱胁迫对马铃薯叶片生理生化指标的影响 [J]. 基因组学与应用生物学, 2018, 37(3): 1343–1348.
- [36] 谢婉, 郑维列. 马铃薯抗旱评价指标及方法 [J]. 西藏农业科技, 2015, 37(4): 27–35.
- [37] 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.
- [38] 杨喜珍, 杨利, 覃亚, 等. PEG–8000 模拟干旱胁迫对马铃薯组培苗叶绿素和类胡萝卜素含量的影响 [J]. 中国马铃薯, 2019, 33(4): 193–202.
- [39] 李晓炜, 童婷. 茄科植物抗旱性生理机制研究进展 [J]. 农业开发与装备, 2018(4): 67–76.
- [40] 丁玉梅, 马龙海, 周晓罡, 等. 干旱胁迫下马铃薯叶片脯氨酸、丙二醛含量变化及与耐旱性的相关性分析 [J]. 西南农业学报, 2013, 26(1): 106–110.
- [41] 杨宏羽. 马铃薯种质资源的抗旱性评价和抗旱机理研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
- [42] 孙业民, 张俊莲, 李真, 等. 氯化钾对干旱胁迫下马铃薯幼苗抗旱性的影响及其机制研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(3): 29–34.
- [43] 周峰. 钾对干旱胁迫下马铃薯幼苗抗旱性的影响机制 [J]. 农技服务, 2015, 32(12): 27.
- [44] Blum A. Genomics for drought resistance—getting down to earth [J]. Functional Plant Biology, 2014, 41(11): 1191–1198.
- [45] 王晓斌, 胡开明, 范阿琪, 等. 作物抗旱基因研究进展及在马铃薯抗旱种质创新中的应用 [J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(1): 248–257.
- [46] 裴怀弟, 李忠旺, 陈玉梁, 等. 转 *GhABF2* 基因马铃薯植株的获得及抗旱性分析 [J]. 中国农业科技导报, 2019, 21(11): 35–42.
- [47] 杨文静, 巩榴, 张丽, 等. 马铃薯异源表达梭梭 *HaNAC1* 基因提高抗旱性的功能解析 [J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(4): 1020–1025.
- [48] 秦军红, 张婷婷, 孟丽丽, 等. 引进马铃薯种质资源抗旱性评价 [J]. 植物遗传资源学报, 2019, 20(3): 574–582.
- [49] Ottoman R J, Hane D C, Brown C R, *et al.* Validation and implementation of marker-assisted selection (MAS) for PVY resistance (*R_{Yadg}* gene) in a tetraploid potato breeding program [J]. American Journal of Potato Research, 2009, 86(4): 304–314.