

干旱胁迫下马铃薯生理研究进展

尹智宇¹, 郭华春¹, 封永生², 肖关丽^{1*}

(1. 云南农业大学农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201; 2. 云南省元江县农业技术推广站, 云南 元江 650033)

摘 要: 干旱是影响马铃薯产量及品质的重要因子, 马铃薯抗旱生理研究可为解决马铃薯生产上的干旱问题提供理论基础, 对马铃薯生产具有重要意义。综述了在干旱胁迫下, 马铃薯植株在农艺性状、生理指标、光合作用等方面的情况, 并提出了现阶段马铃薯抗旱生理研究中所存在的问题。

关键词: 马铃薯; 干旱胁迫; 存在问题

Research Progress of Potato Physiology Under Drought Tolerance

YIN Zhiyu¹, GUO Huachun¹, FENG Yongsheng², XIAO Guanli^{1*}

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

2. Yuanjiang Agricultural Technology Extension Station, Yuanjiang, Yunnan 650033, China)

Abstract: Drought is an important factor influencing the quality and yield of potato. Potato drought tolerance physiology research can provide a theoretical basis for solving the problem of drought on potato production. It has important significance in the production. The impacts on potato agronomic traits, physiological indexes, photosynthesis of drought stress were reviewed, and existing problems of potato drought physiology were pointed out.

Key Words: potato; drought tolerance; existing problem

马铃薯植株在生长发育过程中离不开水的支持, 季节性的干旱和难以预测的不定期干旱是制约马铃薯生长及影响马铃薯块茎产量、品质的重要因子^[1]。在干旱胁迫下, 受遗传、生理、代谢等多方面影响, 不同马铃薯品种对干旱的响应不同, 表现为株高、产量、显微结构等农艺性状发生变化, 物质能量代谢能力失调, 渗透调节机制、保护酶系统等生理生化指标发生变化, 光合作用降低, 光系统的光化学活性受到抑制等。不同指标下, 不同马铃薯品种对干旱的响应与环境条件、干旱胁迫时间和干旱胁迫程度有关。

1 马铃薯抗旱生理研究进展

1.1 干旱胁迫对农艺性状的影响

研究干旱胁迫下不同马铃薯品种的农艺性状最为直观。在干旱胁迫下, 马铃薯的产量、株高、叶面积大小及茎叶结构等均会受到影响^[2-5]。

1.1.1 干旱胁迫对产量的影响

产量是说明马铃薯品种抗旱性强弱的综合体现, Lahlou等^[6]通过研究4个不同熟期的马铃薯品种的植株对干旱胁迫的抵御能力, 认为那些在干旱条件下块茎膨大前3周仍能保持较高块茎生长

收稿日期: 2016-04-11

基金项目: 云南省教育厅重大专项(ZD2015006)。

作者简介: 尹智宇(1992-), 女, 硕士研究生, 主要从事马铃薯抗旱生理研究。

*通信作者(Corresponding author): 肖关丽, 博士, 教授, 硕士生导师, 主要从事作物栽培生理研究, E-mail: glxiao9@163.com。

速率的品种有较高的产量。现今对马铃薯产量的研究包括:块茎干重、块茎单株产量、单株块茎数、单位面积产量、收获指数、结薯率等。干旱胁迫下,块茎干重升高,马铃薯块茎串薯比例增加,块茎单株产量、单株块茎数、单位面积产量、收获指数和结薯率均降低^[6-8]。块茎比重能够间接反映块茎中淀粉含量,抗旱性强的马铃薯品种块茎比重下降,抗旱性弱的马铃薯品种块茎比重变化不大^[7,9]。丁海兵等^[4]认为,现蕾期干旱胁迫对块茎单株产量、单株块茎数的影响不大,但抗艳红等^[10]研究认为苗期与盛花期干旱胁迫利于马铃薯产量的提高,现蕾期干旱胁迫会减少单株块茎数、成薯率。Levitt^[11]认为抗旱性弱的马铃薯品种的产量甚至高于抗旱性强的马铃薯品种产量,抗旱性强的马铃薯品种在正常供水下也会表现较低产量。因此,干旱胁迫对马铃薯产量的影响因品种而异。

1.1.2 干旱胁迫对根系的影响

根系吸收水分,支持茎叶生长。正常供水的马铃薯植株根系拉力、根系活力、根系总吸收面积、根系活跃吸收面积和根系体积优于干旱胁迫下的马铃薯植株根系^[12-14]。在干旱胁迫下,根系越发达其植株生长情况越好,品种的抗旱性越强,块茎产量越高^[12]。干旱胁迫下,马铃薯植株根系的生长伸长比根系数量对水分亏缺更敏感^[15],Jefferies^[16]认为轻度干旱胁迫和正常灌水可增加马铃薯植株根长,但产量不变,要想增加马铃薯产量,需在中重度干旱胁迫下增加植株的根长。

根系拉力反映了马铃薯根系在土壤中的长度、深浅、密度以及对水分吸收的能力等^[3,13]。马铃薯苗期干旱胁迫使马铃薯植株根系拉力下降,抗旱能力降低,最终延迟块茎形成。干旱胁迫下,根系拉力越大,品种的抗旱性越强^[12,14]。

水分亏缺使马铃薯植株根系活力降低,影响地上部生长的同时,影响植株根系对水分、营养及矿物质的吸收和输送,最终影响块茎品质和产量水平^[13]。正常浇水的马铃薯植株根系吸收水分能力优于干旱胁迫的马铃薯植株根系吸收水分能力,但苗期差异不大^[5]。抗旱性强的马铃薯品种根系活力先上升后下降,抗旱性弱的马铃薯品种

根系活力下降,抗旱性越弱的马铃薯品种下降幅度愈大^[17]。

干旱胁迫下马铃薯植株根系有提水现象,但不同品种根系提水能力不同,与抗旱性有一定的联系^[18]。增施磷肥可促进马铃薯的根系生长,提高根系活力、根系拉力,增强其抗旱能力^[19]。

1.1.3 干旱胁迫对株高的影响

干旱胁迫抑制马铃薯植株的生长,对抗旱性强的马铃薯品种株高影响较小,对抗旱性弱的马铃薯品种株高影响较大^[2,5]。Deblonde和Ledent^[8]认为,轻度干旱胁迫下的马铃薯株高要高于正常供水的植株株高,也有研究认为,干旱胁迫下,早熟马铃薯品种株高要低于晚熟马铃薯品种的株高^[9]。

1.1.4 干旱胁迫对叶面积指数的影响

叶面积指数能够反映马铃薯植株群体的动态生长状况,与光合特性、产量密切相关^[19]。干旱胁迫下,马铃薯植株叶片通过气孔关闭、保持较小的总叶面积或减少叶面积、加速叶片衰老或脱落等来维持自身水分,以抵御干旱胁迫。干旱胁迫下,叶面积指数随干旱胁迫程度的增加而降低^[20],马丽娜^[21]研究认为,干旱胁迫下,马铃薯叶面积指数越大,品种的抗旱性越强,产量越高,维持适当的叶面积指数能够实现马铃薯高产。

1.1.5 干旱胁迫对茎叶结构的影响

通常马铃薯植株通过改变茎叶结构以响应干旱机制。干旱胁迫下的叶片干重、叶片鲜重、植物组织含水量、顶小叶长和宽、功能叶间距茎粗、单株茎重量、茎干重均较正常供水的植株茎叶下降^[5,14]。抗旱性强的马铃薯品种的植物组织含水量高于抗旱性弱的马铃薯品种的植物组织含水量^[4,5]。通过对比观察干旱胁迫与对照处理的马铃薯叶片显微结构发现,干旱胁迫下的马铃薯叶内细胞皱缩,组织排列混乱,细胞膜、细胞核、线粒体、叶绿体等不同程度破损,茎部细胞较叶部细胞的抗旱性强^[22,23]。

1.2 马铃薯抗旱生理研究

马铃薯植株叶内通过改变自身生理生化水平以适应和抵御干旱环境,不同品种表现不同的调节能力^[2]。干旱胁迫下,脯氨酸含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、叶片水势、超氧化物歧

化酶(Superoxide dismutase, SOD)活性、过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性、过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性、丙二醛(Malonyldialdehyde, MDA)含量、叶绿素a含量、叶绿素b含量、总叶绿素含量、叶绿素a/b、ATP含量和离体叶片失水速率均会发生变化^[23-40]。

1.2.1 干旱胁迫对脯氨酸的影响

干旱胁迫下, 马铃薯叶内通过增加脯氨酸含量的方式, 调节叶内渗透势以维持水分平衡, 从而起到保护作用^[24]。田丰等^[27]认为干旱胁迫下脯氨酸含量积累增加是品种耐旱性的标志, 宋志荣^[28]、李建武^[29]认为在干旱胁迫下, 脯氨酸含量的变幅越大, 说明马铃薯品种的抗旱性越强。但贾琼等^[30]研究认为在干旱胁迫下, 脯氨酸含量积累是马铃薯植株叶内受胁迫伤害的一个讯号, 脯氨酸含量更适合作为一个胁迫伤害指标。因此认为, 在干旱胁迫下, 脯氨酸含量积累在一定程度上反映了马铃薯植株叶片对干旱胁迫的忍耐和适应能力。

1.2.2 干旱胁迫对可溶性糖的影响

马铃薯植株叶内含有大量可溶性糖, 干旱胁迫下, 马铃薯植株叶内增加可溶性糖含量以维持细胞膨压, 修复维持体内水分平衡, 从而抵御干旱^[2], 随着干旱胁迫程度增加和时间延长, 可溶性糖含量呈上升趋势^[23], 但贾琼等^[30]认为苗期干旱胁迫下, 随着干旱胁迫程度增加和时间延长, 可溶性糖含量呈不规律变化。

1.2.3 干旱胁迫对可溶性蛋白的影响

可溶性蛋白含量是马铃薯叶内重要的渗透调节物质, 干旱胁迫下, 可溶性蛋白含量越高, 品种抗旱性越强^[31]。李建武^[29]认为轻度干旱胁迫下的可溶性蛋白含量增加, 中重度干旱胁迫下的可溶性蛋白含量变化不一, 可溶性蛋白含量变幅越大, 马铃薯品种的抗旱性越强。但贾琼等^[30]认为随着胁迫程度增加, 叶内合成高度亲水的新蛋白质, 可溶性蛋白含量呈上升趋势, 且不同马铃薯品种的可溶性蛋白含量变幅与品种抗旱性呈不显著负相关。

1.2.4 干旱胁迫对叶片水势的影响

正常供水的叶片水势较高, 随着干旱胁迫时间延长和胁迫程度的增加, 叶片水势值明显下降^[5], 马

铃薯叶片水势的高低一定程度上反映了品种的抗旱性^[27]。干旱胁迫下, 抗旱性强的马铃薯品种的叶片水势变幅较小^[5], 胡尊艳等^[25]认为随着控水水平和生育期加强, 叶片水势相对值增加。

1.2.5 干旱胁迫对SOD、POD、CAT的影响

在干旱胁迫下, 碳同化过程受阻, 活性氧过量累积, SOD酶清除细胞内多余的活性氧以适应干旱环境^[22,32], 但不同品种马铃薯于不同生育时期、不同程度干旱胁迫的SOD活性变化不同。在各生育时期干旱胁迫下, 喷施植物生长营养液可增加SOD活性^[35]。萨如拉^[33]认为在干旱胁迫下, 耐旱性强的根优系列的马铃薯品种的SOD活性降低, 抗艳红等^[34]认为SOD活性均表现先上升后下降, 李建武等^[26]和李建武^[29]认为SOD活性变化不一, 贾琼等^[30]认为一定干旱胁迫范围内, 抗旱性强的马铃薯品种的SOD活性增加, 抗旱性弱的马铃薯品种的SOD活性降低, 焦志丽等^[2]认为短期高强度的水分亏缺会破坏叶内SOD活性, 轻度干旱胁迫下SOD活性上升, 中重度干旱胁迫下SOD活性先上升后下降。龚学臣等^[19]认为可通过低磷诱导方式提高马铃薯品种的抗旱性。因此SOD活性的变化可作为马铃薯抗旱鉴定的参考指标。

POD酶是防止活性氧损害马铃薯植株细胞的重要的保护酶, 但干旱胁迫下POD活性变化存争议。焦志丽等^[2]认为短期干旱胁迫下POD活性上升, 中重度干旱胁迫下POD活性下降, 贾琼等^[30]认为在一定程度干旱胁迫下, 抗旱性强的马铃薯品种的POD活性升高, 抗旱性弱的马铃薯品种的POD活性降低, 李建武等^[26]和李建武^[29]认为干旱胁迫下, 试管苗试验中的POD活性未表现规律性变化, 但盆栽试验中, 抗旱性强的马铃薯品种的POD活性变幅较抗旱性弱的马铃薯品种的POD活性变幅大。

干旱胁迫下, H_2O_2 积累, CAT活性增加以分解过量过氧化氢对马铃薯植株的损害^[36], 于不同生育期喷施植物生长营养液, 能够提高各生育期的CAT活性^[35]。张武^[37]研究认为随着胁迫程度增加, CAT活性逐渐上升, 抗旱性强的马铃薯品种较不抗旱马铃薯品种的CAT活性下降缓慢。张磊^[35]研究认为半干旱地区的马铃薯植株, 长期适应干旱

环境,在不同程度干旱胁迫下CAT活性变化不显著。

1.2.6 干旱胁迫对MDA的影响

MDA是膜脂过氧化反应的终产物^[24]。研究表明,随着干旱胁迫时间延长和胁迫程度的加剧,马铃薯叶内MDA含量逐渐增加,MDA积累速率越高说明细胞膜脂过氧化作用越强,马铃薯品种抗旱能力越弱,抗旱性越强的马铃薯品种MDA含量增幅越小^[27]。

1.2.7 干旱胁迫对叶绿素的影响

叶绿素是光能吸收和转换的原初物质,因此,干旱胁迫下,叶绿素的代谢将直接影响马铃薯植物的生长发育及产量形成^[38]。干旱胁迫下,叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a/b及总叶绿素含量均降低^[39],李亚杰^[18]认为干旱胁迫下叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a/b、总叶绿素含量的变幅越小,马铃薯品种的抗旱性越强。Mescht等^[40]研究认为叶绿素a/b可评价干旱胁迫4周内的马铃薯品种的抗旱性,高占旺等^[5]认为干旱胁迫下,随着胁迫程度的增加,叶绿素a/b比值降低,但随着胁迫时间的延长,叶绿素a/b变化不明显。张武^[37]认为干旱胁迫下,叶绿素b/a与马铃薯品种的抗旱性呈极显著正相关,叶绿素b的含量越高,马铃薯的抗旱能力越强。在干旱胁迫下,增施磷营养对叶绿素含量的影响不大^[19],增施黄腐酸能有效缓解干旱胁迫下雾培马铃薯幼苗叶片中叶绿素含量减少的状况^[38]。

1.2.8 干旱胁迫对马铃薯其他生理指标的影响

ATP保证细胞内各项生命活动的能量供应。干旱胁迫下,ATP含量占对照处理植株叶片的ATP含量的百分率越高,马铃薯品种的抗旱性越强^[39]。离体叶片失水速率是评价马铃薯品种抗旱性的重要指标,干旱胁迫下,不同马铃薯品种的离体叶片失水速率较对照处理慢^[23]。李倩^[14]研究认为干旱胁迫下,马铃薯块茎中的氯原酸、总酚含量与产量呈显著正相关。宋志荣^[28]认为干旱胁迫下,ASA含量降幅越小,马铃薯品种的抗旱性越强。这些指标的变化都可作为评价马铃薯抗旱性的理论依据。

1.3 马铃薯抗旱的光合研究

不同马铃薯品种的光化学特征和光学特性不

同,光合作用是马铃薯植株对各种内外因子最敏感的生理过程之一,光合气体交换测定的是暗呼吸阶段(碳同化),而叶绿素荧光检测的是光能吸收与利用阶段(光反应)。

1.3.1 干旱胁迫对光合指标的影响

干旱胁迫严重影响植株叶片的光合作用,净光合速率是光合作用的一个重要指标,被视为选育马铃薯高产品种的指标之一^[41]。干旱胁迫使净光合速率值降低,但原因不同。在干旱胁迫下,蒸腾速率和气孔导度同时降低,说明净光合速率降低是由于叶内发生气孔限制,干旱胁迫引起气孔关闭,导致气孔导度下降和CO₂底物供应不足,最终导致净光合速率下降,产生过剩光合和光抑制^[42]。在干旱胁迫下,胞间CO₂浓度升高,蒸腾速率、气孔导度降低,说明净光合速率降低是由于叶内发生非气孔限制,干旱使光合色素量减少,叶绿体结构被破坏等,导致净光合速率降低^[43]。不同马铃薯品种于不同胁迫程度下光合指标的变化不同,王婷等^[7]研究认为干旱胁迫下,抗旱性强的马铃薯品种的光合指标降幅较小。

1.3.2 干旱胁迫对荧光参数的影响

叶绿素荧光作为光合作用研究的探针,可以快捷、灵敏、无损伤的评价不同马铃薯品种在干旱胁迫下光化学反应。Mescht等^[44]研究认为叶绿素荧光值仅能作为早熟马铃薯品种抗旱性的评价指标,而卢福顺等^[45]认为叶绿素荧光值可以评价熟期不同的马铃薯品种的抗旱性。干旱胁迫会抑制光系统的光化学活性,使光合结构功能失活或遭受破坏,伴随着电子传递速率(ETR)、实际光化学量子产量(Fv'/Fm')、光化学猝灭系数(qP)、最大荧光(Fm)、稳态荧光(Fs)、可变荧光(Fv)、光系统II潜在活性(Fv/Fo)、最大光化学量子效率(Fv/Fm)的降低,非光化学猝灭系数(qN、NPQ)的增加^[46,47],在干旱胁迫下,Fo降低说明光合色素热耗散增加,Fo增加说明光系统II反应中心受损或失活^[42]。Mescht等^[44]认为干旱胁迫下虽然Fv/Fm降低,但品种间差异不大,无法评定马铃薯抗旱性强弱,徐建飞等^[9]也认为干旱胁迫下Fv/Fm的变化不明显。Sarijeva等^[48]研究认为在干旱胁迫下,马铃薯各生育时期的Fo、Fv/

Fm、NPQ 和 ETR 的动态变化与干旱胁迫存在相关性, 而 Fm、qP 的动态变化与干旱胁迫的相关性不显著。因此干旱胁迫下, 可作为马铃薯品种抗旱性评价的叶绿素荧光参数还有待于进一步研究。

2 马铃薯抗旱生理研究中存在的问题

2.1 马铃薯生育时期研究不够全面

在马铃薯生长发育过程中, 任何一个生育时期干旱胁迫都会影响马铃薯的品质与产量, 多数文献只研究单一生育时期不同马铃薯品种生理指标对干旱胁迫的响应, 不足以为马铃薯的旱地栽培提供理论指导。因此, 应对各个生育时期干旱胁迫下不同马铃薯品种的生理指标进行测定分析, 找到不同马铃薯品种受干旱胁迫影响最大的生育时期。

2.2 熟期不同的品种对干旱响应不明确

目前的研究大多针对不同品种间马铃薯的抗旱性进行评价, 缺乏不同熟期马铃薯的抗旱性评价, 有待于进一步分析比较不同熟期的马铃薯对干旱胁迫的响应。

2.3 缺乏统一的抗旱鉴定指标

生理生化指标间矛盾较多, 且涉及表型性状和显微结构的研究较少。有研究者认为通过测产来衡量马铃薯的抗旱性较为可靠, 但该法必须在收获后才能评价, 且不能区分不同生育时期的抗旱性, 不利于马铃薯抗旱性的早期鉴定研究。由此, 应加强对鉴定指标的研究, 总结出能够作为马铃薯生理抗旱鉴定的简便易行的指标并应用于生产。

2.4 缺乏冬播马铃薯抗旱研究报道

集中于干旱胁迫对大春马铃薯的研究, 缺乏干旱胁迫对冬播马铃薯生理指标影响的研究。冬季栽培马铃薯是未来马铃薯产业的发展趋势, 因此, 关于冬播马铃薯于不同生育时期、不同生理指标对干旱胁迫的影响, 及冬播马铃薯与春播马铃薯对干旱胁迫的响应差异有待于进一步研究。

[参 考 文 献]

[1] Schapendonk A, Spritts C T, Groot P J. Effect of water stress on photo synthesis and chlorophyll fluorescence of five potato

cultivars [J]. Potato Research, 1989, 32: 17-32.

- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] 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(5): 79-80.
- [5] 高占旺, 庞万福, 宋伯符, 等. 水分胁迫对马铃薯的生理反应 [J]. 马铃薯杂志, 1995, 9(1): 1-5.
- [6] Lahlou O, Ouattar S, Ledent J F. The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato [J]. Agronomie, 2003, 23(3): 257-268.
- [7] 王婷, 海梅荣, 罗海琴, 等. 水分胁迫对马铃薯光合生理特征和产量的影响 [J]. 云南农业大学学报, 2010, 25(5): 737-742.
- [8] 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.
- [9] 徐建飞, 刘杰, 金黎平, 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.
- [10] 抗艳红, 龚学臣, 赵海超, 等. 不同生育时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.
- [11] Levitt J. Response of plants to environmental stress [M]. New York: Academic Press, 1980.
- [12] 孙慧生. 马铃薯育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003.
- [13] 杨明君, 樊民夫. 旱作马铃薯根系拉力与冠层覆盖度对块茎膨大及产量的影响 [J]. 华北农学报, 1995, 10(1): 76-81.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Jefferies R A. Drought and chlorophyll fluorescence in field-grown potato (*Solanum tuberosum*) [J]. Physiologia Plantarum, 1994, 90(1): 93-97.
- [17] Kondo M, Pablico P P, Aragonés D V, et al. Gendypic and environmental variations in root morphology in rice genotypes under upland field condition [J]. Plant Soil, 2003, 255: 189-200.
- [18] 李亚杰. 不同马铃薯品种根系提水能力与抗旱性研究 [D]. 兰

- 州: 甘肃农业大学, 2013.
- [19] 龚学臣, 抗艳红, 赵海超, 等. 干旱胁迫下磷营养对马铃薯抗旱性的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(4): 48–52.
- [20] Li J K, Chen S L, Zhong B X, *et al.* Optimizing royal jelly production – good queens are a must [J]. *American Bee Journal*, 2003, 143(3): 221–223.
- [21] 马丽娜. 不同马铃薯品种叶片水分利用效率差异及生理学机制 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [22] 张丽莉, 石瑛, 祁雪, 等. 干旱胁迫对马铃薯叶片超微结构及生理指标的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(2): 75–80.
- [23] 卢福顺. 水分胁迫对马铃薯生理指标和叶片结构的影响 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013.
- [24] 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.
- [25] 胡尊艳, 李志新, 肖本彦, 等. 马铃薯克新 13 叶片游离脯氨酸含量和水势与抗旱性关系的研究 [J]. 黑龙江农业科学, 2011(6): 19–21.
- [26] 李建武, 王蒂, 雷武生, 等. 干旱胁迫对马铃薯叶片膜保护酶系统的影响 [J]. 江苏农业科学, 2007, 9(3): 100–103.
- [27] 田丰, 张永成, 张凤军, 等. 不同品种马铃薯叶片游离脯氨酸含量、水势与抗旱性的研究 [J]. 作物杂志, 2009(2): 73–76.
- [28] 宋志荣. 马铃薯对旱胁迫的反应 [J]. 中国马铃薯, 2004, 18(6): 330–332.
- [29] 李建武. 水分胁迫对马铃薯生理生化特性的影响 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2005.
- [30] 贾琼, 张冬红, 蒙美莲, 等. PEG6000 渗透胁迫对马铃薯生理特性的影响 [J]. 中国马铃薯, 2009, 23(5): 263–267.
- [31] 刘娥娥, 汪沛洪, 郭振飞. 植物干旱诱导蛋白 [J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(2): 155–160.
- [32] Carlos A, Martinez, Marcelo E, *et al.* Differential responses of superoxide dismutase in freezing resistant *Solanum curtilobum* and freezing sensitive *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress [J]. *Plant Science*, 2001, 160: 505–515.
- [33] 萨如拉. 水分胁迫下不同马铃薯品种的耐旱生理研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [34] 抗艳红, 龚学臣, 赵海超, 等. 不同生育时期干旱胁迫对马铃薯生理生化指标的影响 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(15): 97–101.
- [35] 张磊. 植物生长营养液对马铃薯抗旱增产生理调控机制 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [36] 尹贻鹏, 孙孟超, 商志伟, 等. 光合菌对干旱胁迫下欧李幼苗膜质和叶绿素荧光特性的影响 [J]. 经济林研究, 2011, 29(4): 41–45.
- [37] 张武. 马铃薯叶绿素含量、CAT 活性与品种抗旱性关系的研究 [J]. 农业现代化研究, 2007, 28(5): 622–624.
- [38] 邱孟柯, 回振龙. 黄腐酸对雾培马铃薯幼苗抗旱性的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2013, 31(3): 155–161.
- [39] 刘玲玲, 李军, 李长辉, 等. 马铃薯可溶性蛋白、叶绿素及 ATP 含量变化与品种抗旱性关系的研究 [J]. 中国马铃薯, 2004, 18(4): 201–204.
- [40] Mescht, Anette, Ronde D, *et al.* Changes in free proline concentrations and polyamine levels in potato leaves during drought stress [J]. *South African Journal of Science*, 1998, 94(7): 347–354.
- [41] 海梅荣, 郭华春, 周华芬, 等. 叶片老化对甘薯品种光合特性与产量的影响 [J]. 云南农业大学学报, 2008(4): 447–451.
- [42] 田再民, 龚学臣, 抗艳红, 等. 2 个马铃薯品种生长、光合特性及产量的比较 [J]. 江苏农业科学, 2014, 42(6): 82–83.
- [43] 李春晓, 石瑛, 王凤义, 等. 马铃薯主要光合特性与产量及品质性状相关性的研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2011.
- [44] Mescht V D, Ronde J A D, Rossouw F T. Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato [J]. *South African Journal of Science*, 1999, 95: 407–412.
- [45] 卢福顺, 石瑛, 王凤义. 干旱和复水对马铃薯叶绿素荧光参数的影响 [J]. 中国马铃薯, 2013, 27(4): 203–207.
- [46] Bush P S, Ashoo S, Sukumaran N P. Photo synthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress [J]. *Photo Synthetica*, 1998, 35(1): 13–19.
- [47] Basu P S, Sharma A, Garg, *et al.* Tuber sink modifies photosynthetic response in potato under water stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1999, 42: 25–39.
- [48] Sarijeva G, Knapp M, Lichtenthaler H K. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of Ginkgo and Fagus [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(7): 950–955.