

马铃薯抗旱机理及其相关研究进展

范 敏¹, 金黎平², 刘庆昌¹, 屈冬玉^{1,2*}

(1. 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100094; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘 要: 主要介绍了目前国内外学者在马铃薯的抗旱性评价、抗旱性生理机制、抗旱基因工程、抗旱与其它胁迫的关系、抗旱性遗传等方面的研究进展。抗旱性评价主要采用以产量为基础的抗旱系数为标准, 另外还可结合碳同位素分辨率等生理指标、形态指标进行抗旱性综合评价; 马铃薯的抗旱性与渗透调节、抗氧化作用、光合作用、生物碱代谢、物质运输与分配、植物激素、脱水保护蛋白代谢等多种生理反应紧密相关。马铃薯抗旱与其它生物和非生物胁迫相互交叉, 其抵抗机制既有共同的部分又有不同的部分。

关键词: 马铃薯; 抗旱机理; 研究进展

干旱是一个世界性的问题, 目前, 世界干旱地区约占土地面积的 36%, 占总耕地面积的 42.9%, 其它地区也常受季节性干旱或难以预测的不定期干旱而减产。据统计, 世界性的干旱导致的减产可超过其它因素所造成减产的总和。我国是世界主要的干旱国家之一, 干旱半干旱地区占国土面积的 47%, 占总耕地面积的 51%; 全国水资源总量 2.8 亿万 m³, 但人均水源占有量仅 2300 m³, 不足世界人均水平的 1/4, 居世界 109 位, 被世界水资源与环境发展联合会列为 13 个贫水国家之一^[1]。

马铃薯是重要的粮食、蔬菜及经济作物, 栽培范围遍布全球, 由于它自身的优势, 使其播种面积不断扩大。近年来我国马铃薯的种植面积得到迅速发展, 2004 年我国马铃薯种植面积占全球种植面积的 20% 以上。然而干旱严重影响着马铃薯生产, 为此人们作了大量研究。

1 抗旱性评价方法研究

1.1 产量及形态指标鉴定抗旱性

抗旱性鉴定的目的之一是培养干旱条件下能够高产、稳产的品种, 因此, 干旱条件下作物的产量

和减产百分率常被用作抗旱性鉴定的一项重要指标。抗旱系数是目前公认的抗旱性鉴定综合指标, 它是水分胁迫下产量与正常供水条件下产量的比值, 常与多种生理生化指标相结合用于马铃薯抗旱性鉴定。Deblonde 等^[2]用块茎干重、收获指数、干物质含量等构成的农艺参数和碳同位素分辨率对早熟品种和晚熟品种对干旱的忍耐能力进行了评价, 用碳同位素法反应的水分利用效率可作为抗旱性评价的使用方法。

Deblonde 等^[3]在块茎形成前测定了 6 个品种在干旱条件下茎高、叶片数、叶长, 发现这些指标对水分较敏感; 在干旱条件下产量和块茎数都明显减少, 认为它们可作为抗旱性鉴定的指标。Ouiam 等^[4]调查了 4 个不同熟性的栽培马铃薯品种在田间和温室的抗旱能力。在干旱条件下最大根干重减少, 匍匐茎数量增加但其长度减小。干旱条件下匍匐茎上不定根数量减少并与根干重成负相关。在田间条件下块茎产量明显与根重相关, 田间条件下抗旱指数明显与根深度呈正相关, 认为匍匐茎上不定根数量可作为抗旱性鉴定的指标。Lahlou 等^[5]调查了 4 个不同成熟期的马铃薯栽培种对干旱的抵抗能力, 干旱可减少产量 11%~53%, 干旱减少了叶片的干重。早熟品种在干旱时减少块茎数, 而晚熟品种则减少叶面积和叶面积指数, 那些在干旱条件下最初 3 周块茎保持较好生长的品种可获得较好产量。认为早

收稿日期: 2005-11-09

作者简介: 范敏 (1964-), 男, 中国农业大学植物遗传育种系在读博士生。

* 通讯作者: E-mail: dyqu@mail.cass.net.cn

熟和晚熟品种对干旱的反应机制不同,但其机理还不清楚。Richards^[6]回顾了在干旱条件下提高产量的方法,认为干旱时的开花数、蒸腾效率、早期发育叶面积可作为抗旱育种的选择指标。

1.2 生理指标鉴定抗旱性

碳同位素分辨率、冠层温度(天棚温度)、叶绿素荧光、叶绿素含量、根系拉力、ATP含量、叶水势、电导率、离体叶片抗脱水能力、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、丙二醛(MDA)含量等生理指标也可用于抗旱性鉴定^[7-9],抗旱性鉴定指标的确定为抗旱育种工作提供了理论依据和方法。Mescht等^[10]通过测定干旱条件下12个马铃薯品种叶绿素荧光值和叶绿素a、叶绿素b含量发现,叶绿素荧光值仅能作为早熟品种抗旱性的指标,叶绿素a、叶绿素b的比值可作为早熟、中熟、晚熟马铃薯品种干旱4周内的抗旱性的指标。Ranalli等^[11]测定了种植在田间的包括Desiree和5个无性系在内的6个基因型马铃薯正常浇水和干旱条件下叶片叶绿素荧光和天棚温度。认为叶绿素荧光和天棚温度可作为筛选马铃薯种质资源的工具。Jefferies^[12]采用生理指标为主的参数评价马铃薯的抗旱性,试验发现,一般情况下(正常浇水和轻微干旱条件下)增加根长和增加水分利用效率并不能增加产量,只有在严重缺水条件下增加根长和增加水分利用效率才增加产量。认为在严重缺水条件下根系长度和水分利用效率可作为抗旱性评价的指标。Ekanayake等^[13]以250个不同马铃薯品种为试验材料,测定了定植45d后各参试品种的产量,试验结果为,在干旱条件下马铃薯产量与根系拉力呈正相关。认为根系拉力可作为抗旱性评价的指标。杨明君和樊民夫^[14]1992年研究结果为:旱作马铃薯根系拉力与冠层覆盖度及块茎产量均呈极显著正相关,即根系拉力越大,冠层越旺盛,块茎产量越高。认为根系拉力和冠层覆盖度可作为干旱条件下选择块茎高产的有效指标。刘玲玲等^[15]对水分胁迫下马铃薯叶片部分物质和能量代谢指标的研究结果表明:在水分胁迫下叶片中可溶性蛋白含量明显增加;叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量及叶绿素a/b比值与对照相比均有所下降;ATP含量有增有减,但品种抗旱性愈强,ATP含量愈高。叶片中可溶性蛋白含量、叶绿素a/b比值、ATP含量与品种抗旱性之间的相关性较高。因此,

这些指标可用于马铃薯不同品种抗旱性的评定。

碳同位素分辨率与细胞内CO₂浓度C_i呈正相关,而C_i有与水分使用效率WUE呈负相关,因而推理与WUE呈负相关,这就是碳同位素分辨率作为作物WUE的间接指标的理论基础。碳同位素分辨率是作为作物水分使用效率的一个间接指标,在其它作物试验中由于使用材料不同、环境不同、取样部位和时间不同而有较大差异。Jefferies等^[16]测定了干旱和正常浇水条件下马铃薯植株体内碳同位素分布,在灌溉条件下出苗21~63d随着叶片膨大叶中碳同位素分辨率增加,在成熟叶中碳同位素分布没有明显差异。在干旱条件下上部叶片中碳同位素含量连续下降。碳同位素分布在品种之间有较大差异,品种之间的差异与茎叶气孔水势差异一致。在两种水处理中碳同位素品种间的差异没有反应出干物质产量的差异,所以碳同位素没有提供一种干旱条件下筛选干物质产量的简单的选择方法。

2 抗旱生理机制研究

2.1 渗透调节与抗旱性

渗透调节是抗旱性的一种重要机制。在干旱条件下叶片和根系渗透调节能力的生理效应主要是:一是增加水分吸收、保持膨压,改善细胞水分状况;二是改善水分胁迫植物的生理功能,维持一定的生长和光合能力,提高植物在低水势条件下的生存能力。

研究较多的渗透调节物质是脯氨酸。除脯氨酸外其它渗透调节物质在干旱胁迫下也起重要作用,Sonia等^[17]发现,马铃薯悬浮细胞在受到干旱胁迫(PEG处理)时细胞中腐胺和亚精胺含量增加,腺苷甲硫氨酸脱羧酶和二胺氧化酶活力增加2~3倍,细胞乙烯含量也增加。Anna等^[18]调查了不同胁迫条件对儿茶酚胺途径的影响,酪氨酸脱羧酶(TD)、酪氨酸羟化酶(TH)、L-多巴脱羧酶(DD)在盐胁迫和干旱胁迫条件下的变化:在高盐条件下TD活力增加,在干旱条件下TH、DD活力增加。在所有胁迫条件下儿茶酚胺代谢明显减少,说明儿茶酚胺在逆境中起重要作用。Kopka等^[19]研究了干旱条件下气孔开闭情况,干旱胁迫后蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶mRNA水平分别增加5.5倍和1.4倍。试验证明,它们的产物在调控保卫细胞渗透变化中起作用。Menke等^[20]叶片和茎秆中保卫细胞与表皮

细胞明显不同, 它们可以感应植物体内和环境信号调节气孔大小。在马铃薯保卫细胞中作者发现了一个新的基因, 它编码 54KD 脯氨酸丰富蛋白, 命名为 StGCP-PRP, 其 C 端含有 46% 的脯氨酸。StGCP-PRP 基因受干旱等环境因子调控, 在干旱条件下其表达量下降。Rorat 等^[21] 从马铃薯 (*S. soganandinum*) 中分离到 24 个反应冷诱导的 cDNA, 按它们对冷、NaCl、山梨糖、干旱和 ABA 的反应分为 4 类。

2.2 抗氧化作用

在植物细胞正常代谢过程中, 活性氧可由多种途径产生, 如叶绿体、线粒体和质膜上的电子传递产生了一个不可避免的结果: 即电子传递至分子氧上, 随之产生活跃的、具有毒性的活性氧。生物和非生物的胁迫都可使活性氧的水平上升。

已有的研究表明, 高等植物叶绿体光合电子传递链 PSI 的受体存在大量的自动氧化酶类, 能够通过米勒反应将氧气氧化成超氧化物, 这些超氧化物可参与 PSI 电子循环, 或从类囊体腔扩散至基质膜表面, 在那里超氧根阴离子可通过酶促反应歧化成 H_2O_2 和 O_2^- ; 或在 Fe^{2+} 或 Cu^{2+} 的存在下通过 Fenton 反应产生 OH^- 和 O_2 。

在植物遭到干旱时, 这种平衡被打破, 自由基积累, 导致膜脂过氧化水平增高, 膜结构和功能改变, 从而引起一系列生理代谢的变化。超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT) 和过氧化物酶 (POD) 3 种酶是细胞抵御活性氧伤害的重要保护性酶。它们在清除 O_2^- 、 H_2O_2 和过氧化物, 阻止或减少羟基自由基形成, 从而保持膜系统免受损伤方面起着重要作用。

Van Der Mescht 等 1998 研究了 12 个马铃薯品种在干旱条件下 Cu/Zn 超氧化物歧化酶、谷胱甘肽还原酶、抗坏血酸过氧化物酶的变化情况, 试验结果认为 Cu/Zn 超氧化物歧化酶对干旱耐受可能更重要。Carlos 等^[22] 发现, 在植物光合组织中超氧化物歧化酶 (SOD) 在清除叶绿体中自由基时起重要作用。用两个安第斯种 (*Solanum curtilobum*, 抗霜冻) 另一个不抗霜冻 (*Solanum tuberosum*) 用 PEG 处理使其受旱, *Solanum tuberosum* 中 SOD FeSOD 活力几乎不变, 而 *Solanum curtilobum* 以上两种酶活力可增加 3~4 倍, 说明他们在抗旱中起重要作用。Silvana 等^[23] 纯化了马铃薯块茎线粒体中抗坏血酸过氧化物酶 (APX), 此酶定位在线粒体内部, 认为

mAPX 在清除马铃薯块茎线粒体中活性氧的毒害起重要作用。花色素葡 (萄) 糖基转移酶 (GT) 在花色素稳定方面是个关键的调控酶。Alina 等^[24] 将具有 GT 启动子的 - 葡糖苷酸酶融合体转化马铃薯植株。转基因马铃薯植株用 UV、冷、热、盐和 ABA 处理, 分别使其酶活力表达增加 5.5、6、5、5、和 8 倍。UV 和冷诱导其启动子说明它的功能可能是在类黄酮稳定以防止其受非生物胁迫。Melanie 等^[25] 研究发现, 一种新的硫氧还蛋白 (CDSPS2, 叶绿体干旱诱导胁迫蛋白), 在干旱、氧胁迫时可保持叶绿体结构稳定免受其害。Ghisline 等^[26] 研究发现, 马铃薯在干旱条件下在类囊体中可诱导产生一种 34KD 的蛋白, 功能可能是增加叶绿体稳定性。Eymery 等^[27] 对马铃薯叶绿体干旱诱导蛋白 CDSP32 和 CDSP34 进行了细胞免疫学定位, 发现这两个蛋白主要分布在叶绿体基质和类囊体片层中, 在维持叶绿体稳定方面起作用。

2.3 光合作用与抗旱性

近年来, 人们已就干旱逆境对马铃薯光合作用各过程的影响进行了详细的研究, 并对其原因进行了分析, 干旱对植物的伤害常常是由于造成光合作用电子传递发生紊乱引起活性氧伤害。Bush 等^[28] 马铃薯净光合率 (P_N) 在水胁迫下明显下降, 光化学能电子产量 (F_v/F_m)、相对电子输出率 (ETR)、光化学猝灭 (Q_y) 在高辐射下明显被抑制。脱水叶片单位叶面积可溶性糖的量明显增加, 复水后 P_N 、 F_v/F_m 又恢复到对照植物的值。Jefferies 以种植在正常浇水和干旱条件下的马铃薯为材料, 分别测定了它们的光拦截、气孔导度以及叶绿素荧光, 并比较了灌溉和干旱处理光拦截和气孔导度, 两个处理中荧光产量与光合电子密度呈负相关。光合电子猝灭和 PSII 产量没有受干旱影响, 认为干旱导致气孔导度下降限制了光合作用, 多余的能量被光化学猝灭增加了光呼吸。植物抗旱性状是复杂性状, 由多基因控制, 干旱胁迫条件下很多基因的表达被诱导。Elena 等^[29] 采用 RNA 差异显示技术 (DDRT-PCR) 从马铃薯中分离出一个 cDNA 克隆: C40.4, 该 cDNA 所对应 mRNA 和蛋白是光诱导型的。序列分析显示它与干旱诱导的类囊体蛋白 CDSP34 几乎一致, 并且与类胡萝卜素相关蛋白 fibrillin、ChrB、辣椒果实中的 PAP, 黄瓜花中的 CHRC 高度同源, 通过使用抗辣椒 fibrillin 抗体, 证明 C40.4 蛋白与

类囊体膜有关, 类囊体色素蛋白复合体双向电泳 C40.4 蛋白与光系统 (PS) 多亚基复合体有关。减少 C40.4 在叶中的积累的反义植株显示出生长迟滞、块茎减产、叶绿素 a 荧光非光化学猝灭值降低。这些结果说明, C40.4 蛋白与光系统天线色素复合体有关。

2.4 生物碱与抗旱性

次生代谢物质在生物抵抗多种逆境中具有重要作用, 生物碱在植物抗旱中的重要作用也逐渐引起人们的重视。Fokion 等^[30]研究了低温、高温、水涝、干旱等逆境对马铃薯块茎生物碱含量的影响, 干旱可增加品种 British Queen 的生物碱含量, 而品种 Rocket 的生物碱含量不受逆境环境的影响。Liliana 等^[31]研究了干旱对 6 个品种生物碱的影响。试验发现干旱可明显增加块茎中 - 茄碱、- 卡茄碱含量, 并且生物碱主要分布在薯皮中, 抗旱品种 Pampera 生物碱含量无论是正常浇水还是干旱条件都是最低。

2.5 物质运输、分配与抗旱性

植物在长期的进化中形成了一系列的适应机制, 在逆境条件下物质运输发生变化以保证种性延续。在干旱条件下马铃薯物质运输和分配发生明显变化。Basu 等^[32]研究了马铃薯在干旱条件下块茎库的模式发生变化, 调整光合作用产物分配的情况, 干旱条件下茎叶碳水化合物积聚而向块茎库中输送的少。Jefferies^[33]试验研究了干旱条件下马铃薯茎和根的相互作用, 单茎植物 Cara 和 Desiree 种植在有基质的 1.5 m 管中, 试验研究了干旱条件下茎、根、块茎产量以及根在土壤中的分布。幼芽明显影响根、茎以及块茎中干物质的分配, Cara 品种拥有较大的根、茎但块茎分配较少。在干旱和正常浇水时叶片的电导率明显受幼芽影响, Desiree 幼芽的电导率明显高于 Cara, 干旱诱导干物质向块茎运输, 干旱也增大根冠比, 说明干旱条件下根的生长超过茎的生长。Alessandra 等^[34]调查发现, 干旱条件下马铃薯线粒体膜的通透性明显增加, ATP 敏感的钾离子通道、琥珀酸盐/苹果酸盐、ADP/ATP 交换都增加, 该调查显示适应干旱的植株线粒体膜的通透性增加。Bruria 和 Arie^[35]调查了马铃薯在盐和干旱胁迫下的生理反应: 在胁迫条件下叶片水势和渗透势明显下降, 在盐胁迫下主要是靠聚集氯化物和脯氨酸来调节渗透势, 在干旱胁迫

下植株可能是靠改变细胞壁弹性和细胞大小。Kopka 等^[36]证明, 马铃薯叶保卫细胞在土壤干旱时除气孔开闭作出反应外, 细胞内很多与碳水化合物代谢有关的基因表达发生明显变化。Peter 等^[37]在野生型块茎中水胁迫刺激蔗糖合成而抑制淀粉合成。采用反义和共抑制马铃薯转化减少蔗糖磷酸合成酶 SPS 表达, 用于分析 SPS 在调控水胁迫条件下物质分配中的重要性。采用标记葡萄糖的方法发现, 在块茎中没有水胁迫条件下 SPS 活力减少 70%~80%, 蔗糖合成减少 30%~50%, 淀粉合成增加 10%~20%。在水胁迫条件下明显刺激蔗糖合成, 抑制淀粉合成。

2.6 植物激素与抗旱性

脱落酸 (ABA) 是植物体内的一种代谢产物, 作为内源激素, 正常情况下含量很少, 但在干旱等逆境下含量明显增加。ABA 在调控很多逆境相关基因的表达中具有作用。Liu 等^[38]温室条件下在马铃薯发育的两个阶段 (块茎开始形成、块茎膨大期) 调查了土壤逐渐干旱情况下以及正常浇水时叶片相对含水量、叶片水势、根系水势、气孔导度、光合作用速率、木质部伤流液中 ABA 含量。试验发现, 在中度缺水条件下, 伤流液中 ABA 含量增加, 叶片气孔导度受木质部中 ABA 的调控, 光合作用没有气孔导度对土壤干燥那么敏感, 在中度缺水时光合水使用效率增加。

Røbert 等^[39]研究发现, 干旱诱导的 DS2 基因是 ASR (Absciscic acid, Stress and Ripening) 家族的一个成员, 以前的研究显示 DS2 基因是马铃薯叶干旱特别的基因, 它不被冷、热、盐、缺氧或氧胁迫所诱导, 独立于 ABA 之外。现在又发现它也不受蔗糖、植物激素的影响。SD2 基因的这种唯一调控模式的保守性在茄科植物中进行了研究。SD2 的同源基因在番茄和辣椒中发现但在烟草中没有发现。在番茄中发现的 LeDS2 启动子同极为相似只有 45bp 的插入序列不同。LeDS2 启动子、StDS2 启动子在转基因烟草中都不能被肯定表达, 说明 DS2 表达必须的转录因子在烟草中是不保守的。这些结果表明, DS2 类基因在茄属中具有较窄的种特异性。

2.7 脱水保护蛋白

植物在遭受水分胁迫时, 叶片和根、种子等其它器官中会诱导产生一些抗逆蛋白, 逆境蛋白对植

物的逆境适应起保护作用, 它们的诱导是植物对环境的一种适应。可提高植物对逆境的忍耐能力。干旱诱导蛋白的种类很多, 根据干旱诱导基因表达的信号途径来分, 有 3 类: 一是只能被干旱所诱导; 二是既能被干旱所诱导, 又能被 ABA 诱导; 三是只能被 ABA 诱导。干旱诱导蛋白的产生不仅与植物的种类和品种有关, 还与植物的器官组织差异有关, 与胁迫强度、时间及发育阶段有关。

Maria 等^[40]从野生马铃薯 *Solanum commersonii* 中分离出一个编码 RNA- 结合甘氨酸丰富蛋白 SCRGP-1 的 cDNA, 推导的氨基酸序列包括保守的 RNA- 结合结构域, 具有甘氨酸丰富的 C 端结构域。在 *Solanum commersonii* 和 *Solanum tuberosum* 种中相关基因可被低温、ABA、伤害、干旱所诱导。Silhavy 等^[41]从马铃薯野生种 (*S. chacoense*) 中分离到一个 ScDS2 基因, 该基因被干旱诱导, 但不被 ABA 诱导表达, 该基因与从番茄中获得的成熟诱导基因 ASR 同源性很高。Doczic 等^[42]从栽培种 (*S. tuberosum*) 中分离到一个 StDS2 基因, 该基因只被干旱所诱导, 而不被冷、热、盐、缺氧或氧胁迫所诱导, 并与 ABA 无关, StDS2 表达蛋白时可被放线菌酮所抑制, 该基因的 1140 bp 和 498 bp 两个启动子被分离, 这两个启动子都能在干旱时诱导 GUS 活力, 并证明 498 bp 启动子上游有一个干旱特别的顺式作用元件。Susely 等^[43]用地钱 *sdh4* 基因探针进行异源杂交筛选出马铃薯线粒体基因簇 *cox3/sdh4*, 这个马铃薯基因簇被克隆、测序, 并且研究了干旱条件下它的表达情况。Schneider 等^[44]研究了马铃薯冷贮藏诱导基因 Cl21A 的表达方式及启动子活力, Cl21A 可被干旱诱导表达, 但仅能在叶中表达而不能在块茎中表达。Kopka 等^[45]研究了马铃薯磷酸肌醇特异的 3 个磷脂酶基因在干旱时的表达情况, 发现该酶在叶、花、块茎、根不同组织中表达存在明显差异。Van 等^[46]用差减的方法从马铃薯冷诱导文库中选出 16 个 cDNA 片段, 测序后推测其蛋白组成发现, 很多与脱水蛋白、ABA 响应蛋白有较高的同源性。Jan 等^[47]分离了 6 个马铃薯编码 14-3-3 蛋白的全长 cDNA, 并对其进行了测序, 用编码 14-3-3 蛋白同源的 16R cDNA 筛选马铃薯基因组文库。分析 16R 基因启动子发现其具有多个重要的基因表达调控 box, 说明其启动子活力可被蔗糖、IAA、ABA、水杨酸所诱导。

3 抗旱基因工程

Yeo 等^[48]进行了马铃薯抗旱基因工程将来自酵母的海藻糖-6-磷酸合成酶基因 TPS1 连在 CaMV35S 启动子下游组成型表达, 用 Ti 农杆菌将此基因转入马铃薯, TPS1 基因在马铃薯组织中表达后, 明显提高抗旱能力, 但引起生长迟缓, 形态异常: 如形成黄色刀形叶、矮化、根发育异常。Francoise 等^[49]采用抑制马铃薯甲酸脱氢酶的方法, 增加了细胞中甲酸盐并使叶和块茎中脯氨酸含量在渗透胁迫时积累, 提高了植株对干旱的适应能力。Bussis 等^[50]将来自酵母的蔗糖酶转入马铃薯中, 它主要分布在细胞溶质、液泡和非原生质体中, 使叶中可溶性糖含量增加, 对植株抗旱性无明显影响。

4 抗旱与其它胁迫的关系

植物对干旱胁迫与其它逆境胁迫的反应有很多部分是相同的。马铃薯对干旱等多种逆境的反应也存在共同的机制。Georg 等^[51]从马铃薯叶片中克隆到一个质体脂相关纤维蛋白 CDSP34 基因, 该蛋白的基因表达除了响应干旱、低温、紫外线、除草剂氧化胁迫外, 作者用胡萝卜软腐病欧氏杆菌浸染马铃薯, 对应的 mRNA 和蛋白表达都增加。Kirch 等^[52]从冷贮藏的马铃薯块茎中克隆了冷诱导转录的 mRNA Cl7, 它不仅可被冷诱导还可被干旱、高盐和外源 ABA 所诱导。Jeong 等^[53]进行了马铃薯抗盐基因工程, 将来自凤尾菇的 3-磷酸甘油醛 (GPD) 基因 (该基因在菌丝体中表达可明显提高抗盐、抗旱能力) 导入马铃薯可提高植株抗盐能力。Ochatt 等^[54]研究离体马铃薯再生体系, 抗盐细胞系的特点, 发现抗盐系不能耐受 PEG6000 引起的水胁迫。

5 抗旱性遗传

等^[55]选用 9 个马铃薯块茎一代组合, 采用测定叶片萎蔫前后电阻的方法, 快速鉴定马铃薯的抗旱性。结果表明, 马铃薯抗旱性状是以基因加性作用为主的多基因遗传的性状。

6 抗旱性研究展望

从 20 世纪 50~60 年代起, 人们对植物的抗旱机理进行了大量的研究, 并提出了可在育种中应用的

多种抗旱指标。但至今对植物抗旱机理的认识并不深入, 提出的抗旱指标也在运用中效果并不理想, 这其中既有植物抗旱本身的原因, 也有研究技术方面的原因, 这从侧面反映了抗旱机制的复杂性。

植物抗旱性是由多基因控制的, 基因的表达有时空性。利用传统的细胞遗传和基因定位和分子标记 QTL 分析, 是难以发现大量的抗旱基因, 利用功能基因组研究方法如 EST、cDNA 微阵列和基因芯片等技术, 利用模式植物 (拟南芥、水稻、番茄等) 基因库、蛋白库中信息对比等方法, 可以全面研究抗旱基因, 以及马铃薯重要农艺性状的控制基因。我们相信随着基因组研究的深入发展, 马铃薯抗旱基因的数量和功能研究将会取得更多的信息, 特别是为搞清抗旱性机理、抗旱基因的分离、克隆、和转基因打下良好基础。

近年来有关植物抗旱相关基因的克隆和转抗旱基因的研究报道不断快速增加, 特别是转抗旱和抗盐相关基因水稻、小麦的应用研究已有较大的发展。从分子水平上阐明作物抗旱性的物质基础及其生理功能, 从而通过基因工程手段进行抗旱基因重组以创造抗旱新种质材料, 并用这种基因的表达形式研究抗旱机理, 为最终掌握可靠的抗旱鉴定指标, 培育抗旱新品种服务于生产是一个发展方向。然而, 水分胁迫对植物生长发育的影响是非常复杂的, 它不仅与植物本身的遗传背景有关, 还包括植物生理、代谢和细胞结构等多方面的因素。将单个基因导入植物获得的抗旱性还是远不能达到满意的效果。我们认为转基因新技术诚可贵, 但传统杂交育种不能丢, 传统杂交育种是转基因作物培育的基础, 将来必须是传统的作物常规杂交育种和转基因紧密结合。

[参 考 文 献]

- [1] 唐绍忠. 新的农业科技革命与 21 世纪我国节水农业的发展 [J]. 干旱地区农业研究, 1998, 16(1): 11-17.
- [2] Deblonde P M K, Haverkort A J, Ledent J F, et al. Responses of early and late potato cultivars to moderate drought conditions: agronomic parameters and carbon isotope discrimination [J]. European Journal of Agronomy, 1999, 1: 91-105.
- [3] 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: 31-41.
- [4] Ouïam L, Jean-François L. Root mass and depth, stolons and roots formed on stolons in four cultivars of potato under water stress [J]. Europ J Agronomy, 2005, 22: 159-173.
- [5] 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.
- [6] Richards R A. Defining selection criteria to improve yield under drought [J]. Plant Growth Regulation, 1996, 20(2): 157-166.
- [7] Vander M Anette. Drought-tolerant potatoes? A strategy for the development of a screening method [J]. South African Journal of Science, 1997, 93(6): 257-258.
- [8] Bansal K C, Nagarajan S, Sukumaran N P. A rapid screening technique for drought resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Potato Res, 1991, 34: 241-248.
- [9] Vander M A, Visser A F, Ronde J A, et al. Protein profiles during drought stress in potato [J]. J S Afr. Soc Hort Sci, 1992, 2(1): 55-57.
- [10] Mescht, Anette, Ronde D, et al. Changes free proline concentrations and polyamine levels in potato leaves during drought stress [J]. South African Journal of Science, 1998, 94(7): 347-354.
- [11] Ranalli P, Candilo D, Bagatta M. Drought tolerance screening for potato improvement [J]. Plant Breeding, 1997, 116(3): 290-292.
- [12] Jefferies R. A. Drought and chlorophyll fluorescence in field-grown potato [J]. Physiologia Plantarum, 1994, 90(1): 93-97.
- [13] Ekanayake I J, Midmore D J. Genotypic variation for root pulling resistance in potato and its relationship with yield under water-deficit stress [J]. Euphytica, 1992, 61(1): 43-53.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] Jefferies R A, Mackerron D K L. Carbon isotope discrimination in irrigated and droughted potato [J]. Plant, Cell and Environment, 1997, 20: 124-130.
- [17] Sonia S, Stefania B, Antonella L, et al. Acclimation to low water potential in potato cell suspension cultures leads to changes in putrescine metabolism [J]. Plant Physiol. Biochem, 2000, 38(4): 345-351.
- [18] Anna W V, Katarzyna L K, Aleksandra S, et al. The catecholamine biosynthesis route in potato is affected by stress [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2004, 42: 593-600.
- [19] Kopka J, Nicholas J, Provart, et al. Potato guard cells respond to drying soil by a complex change in the expression of genes related to carbon metabolism and turgor regulation [J]. Plant Journal, 1997, 11(4): 871-82.
- [20] Menke U, Nathalie R, Bernd M R. StGCPRP, a potato gene strongly expressed in stomatal guard cells, defines a novel type of repetitive proline-rich proteins [J]. Plant physiology, 2000, 122(3): 677-86.
- [21] Rorat T, Wojciech J G, Pierre B, et al. Isolation and expression of cold specific genes in potato (*Solanum tuberosum*) [J]. Plant Science, 1998, 133(1): 57-67.
- [22] Carlos A, Martinez, Marcelo E, et al. Differential responses of superoxide dismutase in freezing resistant *Solanum tuberosum* and freezing sensitive *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress [J]. Plant Science, 2001, 160: 505-515.
- [23] Silvana D, Nunzio D, Silvio D, et al. Purification and characterization of an ascorbate peroxidase from potato tuber mitochondria [J]. Plant Physiol Biochem, 2000, 38: 773-779.
- [24] Alina K, Anna A, Marcin L, et al. The potato glucosyltransferase gene promoter is environmentally regulated [J]. Plant Science, 2005, 168: 339-348.

- [25] Melanie B, Stéphan C, Gilles P R, et al. Involvement of CDSP 32, a drought-induced thioredoxin, in the response to oxidative stress in potato plants [J]. FEBS Letters, 2000, 467: 245-248.
- [26] Ghislaine P, Jacqueline M, Gilles P, et al. Effects of low temperature, high salinity and exogenous ABA on the synthesis of two chloroplastic drought induced proteins in *Solanum tuberosum* [J]. Physiologia Plantarum, 1996, 97(1): 123-131.
- [27] Eymery F, Rey P. Immunocytochemical localization of two chloroplastic drought induced stress proteins in well watered or wilted *Solanum tuberosum* L. plants [J]. Plant Physiol Biochem, 1999, 37: 305-312.
- [28] Bush P S, Ashoo S, Sukumaran N P. Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress [J]. Photosynthetica, 1998, 35(1): 13-19.
- [29] Elena M, Dolores L, Salome P. Leaf C40.4: a carotenoid-associated protein involved in the modulation of photosynthetic efficiency [J]. The Plant Journal, 1999, 19(4): 399-410.
- [30] Fokion P, Samuel H M, Sally W, et al. Effect of environmental stress during tuber development on accumulation of glycoalkaloids in potato [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 1999, 79: 1183-1189.
- [31] Liliana B, Eric M, Andre D, et al. Glycoalkaloids in potato tubers: the effect of variety and drought stress on the α -solanine and α -chaconine contents of potatoes [J]. J Sci Food Agric, 2000, 80: 2096-2100.
- [32] Basu P S, Ashoo S, Garg I D. Tuber sink modifies photosynthetic response in potato under water stress [J]. Environmental and Experimental Botany, 1999, 42: 25-39.
- [33] Jefferies R A. Cultivar responses to water stress in potato: effects of shoot and roots [J]. New Phytologist, 1993, 123(3): 491-497.
- [34] Alessandra F, Donato P, Maria L P, et al. Increase of membrane permeability of mitochondria isolated from water stress adapted potato cells [J]. Bioscience Reports, 2001, 21: 283-287.
- [35] Bruria H, Arie N. Physiological response of potato plants to soil salinity and water deficit [J]. Plant Science, 1998, 137: 43-51.
- [36] Kopka J, Nicholas J P, Bernd M R, et al. Potato guard cells respond to drying soil by a complex change in the expression of genes related to carbon metabolism and turgor regulation [J]. The Plant Journal, 1997, 11(4): 871-882.
- [37] Peter G, Ralph R, Deiting U, et al. Decreased expression of sucrose phosphate synthase strongly inhibits the water stress-induced synthesis of sucrose in growing potato tubers [J]. The Plant Journal, 1999, 19(2): 119-129.
- [38] Liu F I, Christian R J, Ali S, et al. ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum*) during progressive soil drying [J]. Plant Science, 2005, 168: 831-836.
- [39] Róbert D, Mihály K, Gabriella K, et al. Conservation of the drought-inducible DS2 genes and divergences from their ASR paralogues in solanaceous species [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2005, 43: 269-276.
- [40] Maria M B, Leonardo A, Meza Z, et al. Isolation of a cDNA corresponding to a low temperature and ABA-responsive gene encoding a putative glycine rich RNA-binding protein in *Solanum Commersonii* [J]. Journal of experimental botany, 1999, 50(341): 1867-1868.
- [41] Sihavy D, Hutvagner G, Barta E, et al. Isolation and characterization of a water-stress-inducible cDNA clone from *Solanum chacoense* [J]. Plant Molecular Biology, 1995, 27: 587-595.
- [42] Doczi R, Csanaki C, Banfalvi. Expression and promoter activity of the desiccation-specific *Solanum tuberosum* gene, SD2S2 [J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 5: 1197-1203.
- [43] Susely F, Siqueira, Dias Sandra G, et al. Transcription of succinate dehydrogenase subunit 4 (sdh4) gene in potato: detection of extensive RNA editing and co-transcription with cytochrome oxidase subunit III (cox3) gene [J]. Curr Genet, 2002, 41: 282-289.
- [44] Schneider A, Salamini F, Gebhardt C. Expression patterns and promoter activity of the cold-regulated gene ci21A of potato [J]. Plant physiology, 1997, 113 (2): 335-45.
- [45] Kopka J, Pical C, Gray J E, et al. Molecular and enzymatic characterization of three phosphoinositide specific phospholipase C isoforms from potato [J]. Plant physiology, 1998, 116 (1): 239-50.
- [46] Van B J, Salamini F, Gebhardt C. Transcripts accumulating during cold storage of potato (*Solanum tuberosum* L) tubers are sequence related to stress-responsive genes [J]. Plant physiology, 1994, 104(2): 445-52.
- [47] Jan S, Marcin L, Anna A, et al. Structural organisation, expression, and promoter analysis of a 16R isoform of 14-3-3 protein gene from potato [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2003, 41: 417-423.
- [48] Yeo E T, Hawk-bin K, Sang-Eun H, et al. Genetic engineering of drought resistant potato plants by introduction of the trehalose-6-phosphate synthase (TPS1) gene from *Saccharomyces cerevisiae* [J]. Molecules and Cells, 2000, 10(3): 263-268.
- [49] Françoise A B, Céline S, Fabrice R, et al. Repression of formate dehydrogenase in *Solanum tuberosum* increases steady-state levels of formate and accelerates the accumulation of proline in response to osmotic stress [J]. Plant Molecular Biology, 2003, 52: 1153-1168.
- [50] Büssis D, Heineke D, Sonnwald U, et al. Solute accumulation and decreased photosynthesis in leaves of potato plants expressing yeast-derived invertase either in the apoplast, vacuole or cytosol [J]. Planta, 1997, 202 (1): 126-36.
- [51] Georg L K, M Nathalie, B Melanie, et al. Accumulation of plastid lipid associated proteins (fibrillin/CDSP34) upon oxidative stress, ageing and biotic stress in Solanaceae and in response to drought in other species [J]. Journal of Experimental Botany, 2001, 52 (360): 1545-1554.
- [52] Kirch H H, Jochen V B, Heike G, et al. Structural organization, expression and promoter activity of a cold-stress-inducible gene of potato (*Solanum tuberosum* L) [J]. Plant Molecular Biology, 1997, 33: 897-909.
- [53] Jeong M J, Park S C, Byun M O. Improvement of salt tolerance in transgenic potato plants by glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase gene transfer [J]. Molecules and cells, 2001, 12 (2): 185-189.
- [54] Ochatt S J, Marconi P L, Radice S, et al. In vitro recurrent selection of potato: production and characterization of salt tolerant cell lines and plants [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 1999, 55: 1-8.
- [55] . 马铃薯抗旱性状的遗传 [J]. 陶金萍, 张相英, 译. 杂粮作物, 2000, 20(6): 11-13.