

## 甘薯对干旱胁迫的生理响应及分子机理研究进展

钟月仙<sup>1,2,3</sup>, 黄伟群<sup>4</sup>, 林赵森<sup>1,2,3</sup>, 张鸿<sup>1,2,3</sup>, 李国良<sup>1,2,3</sup>, 邱思鑫<sup>1,2,3</sup>, 邱永祥<sup>1,2,3\*</sup>

(1. 福建省农业科学院作物研究所, 福建福州 350013; 2. 农业农村部南方薯类科学观测实验站, 福建福州 350013; 3. 福建省特色旱作物品种选育工程技术研究中心, 福建福州 350013; 4. 福建省种子总站, 福建福州 350003)

**摘要** 甘薯作为一种较为耐旱的作物, 在干旱胁迫下能够调节相关的生理生化反应来抵御干旱胁迫。综述了甘薯的光合系统、抗氧化系统、渗透调节系统以及一些重要的抗性基因在干旱胁迫下的响应, 以期为提高甘薯产量、增加甘薯种植产业的经济效益提供参考。**关键词** 甘薯; 干旱胁迫; 光合系统; 抗氧化系统; 渗透调节系统; 抗性基因

中图分类号 S531 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2023)01-0001-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2023.01.001



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

**Advances in Physiological Response and Molecular Mechanism of Sweet Potato to Drought Stress****ZHONG Yue-xian<sup>1,2,3</sup>, HUANG Wei-qun<sup>4</sup>, LIN Zhao-miao<sup>1,2,3</sup> et al** (1. Crop Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou, Fujian 350013; 2. Scientific Observing and Experimental Station of Tuber and Root Crops in South China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Fuzhou, Fujian 350013; 3. Fujian Engineering Research Center for Characteristic Dry Crop Variety Breeding, Fuzhou, Fujian 350013; 4. Fujian Provincial Seed Station, Fuzhou, Fujian 350003)**Abstract** As a drought-tolerant crop, sweet potato can regulate physiological and biochemical reactions to resist drought stress. This paper reviewed the photosynthetic system, antioxidant system, osmotic regulation system and the response of some important resistance genes to drought stress in sweet potato, in order to provide reference for improving the yield of sweet potato and increasing the economic benefits of sweet potato planting industry.**Key words** Sweet potato; Drought stress; Photosynthetic system; Antioxidant system; Osmotic control system; Resistance genes

甘薯(*Ipomoea batatas* Lam.)是世界重要粮食作物,因其适应性强,在热带及温带地区得到广泛的种植,中国作为世界上最大的甘薯生产国,2014年甘薯种植面积达到337.3万hm<sup>2</sup>,鲜薯产量达到了7130.5万t<sup>[1]</sup>。中国地形复杂,甘薯在中国地区作为补充性粮食作物常常种植于缺乏良好灌溉条件土地上,因此甘薯生长过程中常面临水分亏缺的问题。探究甘薯应对干旱胁迫的响应机制对于提高甘薯产量、增加甘薯种植产业的经济效益具有重要意义。

**1 甘薯光合作用对干旱胁迫的响应**

水分的变化对甘薯的各个生理代谢过程都会产生重要的影响<sup>[2]</sup>。其中,最直接的体现是对光合作用的影响。在甘薯的生长过程中,水分是参与光合作用必不可少的成分。甘薯通过叶片以水和二氧化碳为原料进行光合作用,产生氧气和糖类,而糖类则作为储能物质直接输送到甘薯的根系,从而使甘薯根系膨大。土壤水分作为甘薯植株中水分的最主要来源,土壤湿度与甘薯产量直接相关<sup>[3]</sup>。姜增辉等<sup>[4]</sup>的研究表明,甘薯的高产需要适宜的土壤湿度,70%的田间最大持水量较利于甘薯的高产,而当土壤含水量低于60%的田间最大持水量时会影响甘薯的产量。土壤水分过多或者过少会影响甘薯的光合作用,通过对甘薯叶片的研究发现,干旱和淹水都会使甘薯叶片的气孔导度、蒸腾速率和净光合速率降低<sup>[5]</sup>。

通常情况下,植物刚开始受到干旱胁迫后,关闭气孔以减少水分的蒸腾速率,此时外界二氧化碳进入叶片受到阻碍,胞间二氧化碳被光合作用所消耗,叶片二氧化碳供应不

足导致了光合作用速率降低。当水分充足时,气孔可迅速打开,植物体内光合系统能够继续正常进行光合作用。在这一过程中,植物通过主动调节气孔的开闭来响应干旱胁迫。光合速率的降低只受气孔因素的影响。当植物受到较严重的干旱胁迫时,叶肉细胞上的光合系统受到破坏,光合能力降低,细胞呼吸的二氧化碳释放量大于光合作用的吸收量,二氧化碳不断积累导致胞间二氧化碳浓度上升。在这一过程中,植株主要是由于光合系统受到破坏从而导致光合速率的降低<sup>[6]</sup>。研究表明<sup>[7-8]</sup>,干旱胁迫下影响光合速率的因素包括气孔限制因素和非气孔限制因素,气孔因素导致的光合速率下降是指在干旱胁迫下植物叶片的气孔关闭使光合速率降低,表现为胞间二氧化碳浓度降低;非气孔因素是指干旱胁迫破坏了植物叶片中叶肉细胞的光合系统从而导致光合速率下降,具体表现为胞间二氧化碳浓度升高<sup>[9]</sup>。龚秋等<sup>[10]</sup>的研究发现,即使在相同程度的干旱胁迫下,不同甘薯品种对胁迫的响应方式也不完全相同。其研究表明,在干旱胁迫20d后,徐紫薯6号、徐紫薯1号、徐薯33号等甘薯品种是由于气孔限制因素导致的光合速率降低,而徐紫薯4号、徐紫薯2号、徐紫薯3号则是由于非气孔因素导致了光合速率的下降。这也说明了不同甘薯品种间存在着明显的抗旱性差异。

干旱胁迫对植物光合作用的影响是多方面的,不仅能直接对叶肉细胞中的光合结构造成损伤,同时也能影响光合电子传递。卢从明等<sup>[11]</sup>对甘薯叶肉细胞的光合电子传递的研究发现,干旱胁迫能够促进甘薯叶肉细胞解偶联的光合电子传递,产生解偶联效应,降低ATP的合成。叶绿素荧光诱导动力学是目前研究植物内部光合作用机理的重要方法<sup>[12]</sup>。

**基金项目** 公益类科研院所专项(2019R1031-5)。**作者简介** 钟月仙(1993—),男,福建诏安人,硕士,从事栽培生理研究。\*通信作者,研究员,从事薯类育种与栽培研究。**收稿日期** 2022-01-26

叶绿素荧光参数能够反应植物体在环境胁迫下其光合系统的受损程度<sup>[13]</sup>。初始荧光量( $F_0$ )作为PSII光化学反应的光辐射部分,其大小与叶绿素浓度有关。当反应中心失活或者遭到破坏时, $F_0$ 上升。可变荧光量( $F_v$ )是参与PSII光化学反应的光能辐射部分,反映了PSII原初电子受体QA的还原情况。最大荧光量( $F_m$ )反映了通过PSII的电子传递情况。PSII的最大量子产量( $F_v/F_m$ )反映了植物的潜在最大光合能力,高等植物的叶片在经过15~30 min的暗处理后, $F_v/F_m$ 值一般在0.80~0.84,当植物受到胁迫时, $F_v/F_m$ 显著下降<sup>[14-16]</sup>。张云华等<sup>[17]</sup>利用叶绿素荧光动力学对甘薯的研究发现,干旱胁迫破坏了甘薯的光合机构,使原初光化学效率下降,此时甘薯叶片的叶绿素含量降低也说明光合系统受到破坏。因此,利用叶绿素荧光参数对甘薯抗旱品种的鉴定与选育具有十分重要的意义<sup>[18]</sup>。

## 2 甘薯抗氧化系统对干旱胁迫的响应

在植物受到干旱胁迫后,细胞中的叶绿体、线粒体、过氧化物酶体、质外体等部位会产生大量的活性氧(ROS)<sup>[19]</sup>。生物体内适量的ROS可以作为细胞内信号传导通路的第二信使,激活免疫细胞、使细胞增生和程序性死亡<sup>[20]</sup>。但是ROS的大量积累可使类脂中的不饱和脂肪酸发生过氧化反应,产生丙二醛,破坏生物膜结构,并且对蛋白质、DNA、RNA等造成氧化伤害<sup>[21]</sup>。因此,及时清除过度积累的ROS,使ROS维持在低水平的平衡状态,是植物体保护自身免受ROS毒害的重要防御机制。植物清除ROS的抗氧化系统包括超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)、谷胱甘肽转硫酶(GST)和过氧化氢酶(CAT)等,其中SOD、过氧化物酶(POD)和CAT是植物体内清除活性氧的重要保护酶,其活性与植物的抗旱性呈正相关关系<sup>[22]</sup>。

POD是植物抵御逆境伤害的一种关键酶,它能够与SOD和CAT协同配合,共同清除植物体内多余的 $H_2O_2$ 。研究表明<sup>[23]</sup>,甘薯的抗旱性与其细胞中的POD活性相关。POD不仅可以清除细胞在逆境或衰老过程中产生的 $H_2O_2$ ,还能够植物衰老的末期阶段参与活性氧的生成、叶绿素的降解<sup>[24]</sup>。在通常情况下,甘薯叶片中丙二醛(MDA)含量与过氧化物酶活性呈负相关,过氧化物酶活性越低则叶片细胞脂膜的过氧化程度越高<sup>[25-26]</sup>。而干旱胁迫常常会使POD的活性提高<sup>[27]</sup>,刘恩良等<sup>[28]</sup>的试验研究表明,在干旱胁迫下,抗旱和非抗旱品种的POD活性和MDA含量都较大幅度地先增后减。抗旱性强的甘薯品种在干旱胁迫各阶段均具有较高的POD活性,但只在干旱胁迫早期具有较高水平的MDA,且最终MDA能恢复到相对较低的水平。而抗旱性较弱的甘薯品种,干旱早期的MDA较少,但最终积累的却较多,这进一步说明POD对MDA的清除能力以及对质膜的保护作用。耐旱性越强的甘薯品种,在干旱胁迫下过氧化物和超氧阴离子生成速率越低,抗氧化酶活性增加的幅度越大<sup>[29-30]</sup>。

CAT作为植物防御系统中重要的保护酶,在提高植物对

盐碱、干旱、冻害等非生物胁迫的抗性有着显著的作用<sup>[31-33]</sup>。SOD是细胞内第一道抗氧化防线,在保护细胞免受氧自由基的伤害中起到关键的作用。目前研究认为,SOD根据其结合的金属离子可以分为Cu/Zn-SOD、Mn-SOD、Fe-SOD和Ni-SOD<sup>[34]</sup>。其中Cu/Zn-SOD存在于植物体细胞的线粒体、叶绿体、过氧化物酶体等结构中,在生物体中含量最多,被认为是SOD家族中最重要的一类酶,也是清除活性氧的最主要执行者。在甘薯叶片中转入Cu/Zn-SOD基因能够显著提高甘薯的抗旱性,缓解逆境对甘薯质膜的氧化伤害<sup>[35]</sup>。SOD通过歧化反应把超氧阴离子转化为过氧化氢,过氧化氢再被CAT和POD催化成无毒害的 $O_2$ 和 $H_2O$ ,从而使细胞中的超氧阴离子维持在较低水平,缓解植物受到的伤害<sup>[36]</sup>。

何冰等<sup>[37]</sup>对甘薯不同抗性品种的研究发现,随着干旱胁迫程度的加重,过氧化物酶活性在耐旱与不耐旱的品种中都呈下降趋势;超氧化物歧化酶在耐旱性品种中呈波浪式先下降后上升再下降的趋势,在不耐旱品种中呈下降趋势;而过氧化氢酶则在耐旱与不耐旱的甘薯品种中都呈上升趋势。但是也有研究认为,干旱胁迫会使过氧化氢酶活性急剧下降,只是相对于不耐旱的品种,耐旱甘薯品种的过氧化氢酶活性下降速率会比较缓慢<sup>[38]</sup>。这可能是由于不同的试验材料以及不同方式的干旱胁迫处理导致研究结果有分歧。进一步在甘薯的细胞水平进行研究<sup>[39]</sup>,发现甘薯愈伤组织在干旱胁迫24 h内,愈伤组织的SOD活性随着胁迫程度的增大而升高,但随着时间的延长,SOD活性会出现下降趋势。这与个体水平上的研究结果类似<sup>[40]</sup>。

植物体除了能够利用自身的抗氧化物质抵御干旱胁迫外,还能通过外源物质来响应水分的胁迫。如抗旱节水剂对甘薯的渗透调节物质和膜保护系统酶具有显著的影响,都能显著地减少作物在干旱胁迫下的游离脯氨酸、丙二醛含量,提高POD、SOD和CAT的活性<sup>[41]</sup>。外源施加ABA能够降低甘薯的叶片相对电导率,抑制叶片和根系中丙二醛的积累,提高根系活力,提高叶片和根系中SOD、POD、CAT、APX和GR的活性。外源ABA显著提高了抗氧化酶活性从而提高甘薯苗期叶片和根系的抗氧化酶系统的防御能力<sup>[42]</sup>。植物生长调节剂缩节胺能够提高甘薯根系的POD活性,降低甘薯根系的丙二醛浓度,而烯效唑和生根粉能不同程度降低甘薯根系的POD活性和丙二醛浓度;与烯效唑和缩节胺不同,生根粉提高甘薯根系中的SOD活性。显然,不同植物生长调节剂对干旱条件下甘薯苗期根系的抗氧化系统都具有显著的影响,但是存在调节剂种类和甘薯品种之间的特异性<sup>[43-44]</sup>。

## 3 甘薯渗透调节物质对干旱胁迫的响应

植物在干旱胁迫下,为了防止细胞过度的失水,植物体主动地提高胞内溶质浓度,维持细胞内低渗透压,从而使细胞能够继续从胞外吸水,该过程称为渗透调节。植物通过代谢用于降低胞内渗透压的溶质称为渗透调节物质。在植物体中渗透调节物质一般分为2种,一种是无机离子,包括 $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Na^+$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Cl^-$ 等;一种是有有机物质,如游离氨基酸、可溶性糖、可溶性蛋白、甜菜碱等物质。在不同程度的干旱胁迫

下,这些渗透调节物质都有不同程度的变化<sup>[45]</sup>。

脯氨酸作为游离氨基酸中最主要的渗透调节物质,在调节胞内渗透压的同时还能够增加蛋白质的水合度,提高其可溶性,避免蛋白质大量沉淀,从而维持蛋白质结构的完整及功能的稳定性。因此,脯氨酸常常作为检测植物抗旱性的重要指标<sup>[46]</sup>。植物体内可溶性糖主要有蔗糖、葡萄糖、果糖等,它不但是一种渗透调节物质,也是一种储能物质。目前研究认为,在干旱胁迫下,植物体内大分子碳水化合物加快分解为小分子的可溶性糖,并且光合产物在形成过程中不合成淀粉而是直接转化为低分子量的蔗糖。蔗糖通过玻璃态化作用来保护细胞,蔗糖的大量积累能够产生具有固体机械特性的超饱和液体,从而防止胞内生成结晶,使细胞不易塌陷,限制大分子物质的混合,让细胞处在稳定的静止状态<sup>[47]</sup>。在干旱胁迫下,甘薯叶片中脯氨酸含量会随着胁迫程度的加重而上升<sup>[48-49]</sup>,对于甘薯的近缘野生种同样也表现出相同的变化趋势<sup>[50]</sup>。田间抗旱性较强的甘薯品种在干旱胁迫下,游离脯氨酸的含量有较大的提高,即游离脯氨酸的相对值与抗旱指数呈显著正相关<sup>[51]</sup>。有些研究则表明,抗旱性较强的甘薯品种渗透调节物质的积累均高于抗旱性弱的品种,但脯氨酸积累的数量与甘薯品种的抗旱性无关,对渗透调节的贡献由高至低依次为总游离氨基酸>K<sup>+</sup>>可溶性糖>脯氨酸<sup>[52]</sup>。张明生等<sup>[53]</sup>对不同抗性甘薯品种的研究同样表明,甘薯叶片中可溶性糖、总游离氨基酸和K<sup>+</sup>的相对值与品种抗旱性均呈极显著正相关;而游离脯氨酸含量在干旱胁迫下虽有提高,但其相对值与品种抗旱性间的相关性不显著。

#### 4 甘薯在干旱胁迫下的分子响应机理研究

由于不同甘薯品种的抗旱能力不同,许多具有优良性状的品种可通过一些含有较强抗性基因的野生种杂交而来<sup>[54]</sup>。对甘薯抗旱相关基因的挖掘分析显得尤为重要。对干旱胁迫下的甘薯转录组数据进行分析常常作为挖掘相关抗性基因的重要手段<sup>[55-56]</sup>。为了探究甘薯对干旱胁迫复杂的遗传响应机制,许多学者重点对抗逆相关基因的功能进行研究分析。这些抗性基因有的直接编码抗旱相关的功能蛋白,例如,*XoSap1* 基因编码与细胞壁稳定相关的蛋白,能够显著提高甘薯的耐旱性,具体表现为,水分胁迫下转基因植株的叶绿素含量、游离脯氨酸含量、相对含水量均高于野生型,脂质过氧化作用明显降低<sup>[57]</sup>;液泡Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup>逆向转运基因*IbNHX2* 编码的蛋白能够协助将钠离子从细胞质转运到液泡中从而提高甘薯植株的耐盐性和耐旱性<sup>[58]</sup>。

许多抗旱基因虽然没有直接编码抗逆功能的蛋白,但是作为植株体内抗旱物质合成的关键酶,在干旱胁迫中也起着重要的作用。*IbLCYB2* 是编码类胡萝卜素合成酶的基因,甘薯的*IbLCYB2* 基因超表达体植株中涉及类胡萝卜素和脱落酸生物合成途径和非生物胁迫反应的基因均发生了上调表达。在非生物胁迫下,ABA、脯氨酸含量和超氧化物歧化酶活性显著升高,而丙二醛和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量显著降低。这表明,*IbLCYB2* 基因通过调控甘薯类胡萝卜素和ABA的生物合成途径,提高甘薯类胡萝卜素的含量和抗非生物胁迫能力<sup>[59]</sup>。

苯丙氨酸代谢途径中的肉桂酸-4-羟化酶是多种次生代谢物合成的关键酶,甘薯基因*IbC4H* 在烟草中的超表达显著提高了烟草植株的抗旱性,并且许多逆境胁迫相关基因也在超表达植株中发生了上调表达<sup>[60]</sup>。肌醇合成的限速酶编码基因*IbMIPS1* 在甘薯植株中超表达使其肌醇的生物合成提高,光合作用及活性氧清除系统等相关的基因都发生了上调表达,并在田间条件下表现出耐盐耐旱性<sup>[61]</sup>。

甘薯的抗旱基因除了能够提高自身的抗逆性,某些抗性基因在其他物种的表达也能对干旱胁迫产生积极的响应。例如甘薯*IbOr* 基因转入马铃薯中可以显著提高马铃薯的耐旱性和块茎产量,从而改善重要的农艺性状<sup>[62]</sup>。而将其转入紫花苜蓿中,转基因植株也表现出更强的耐旱能力以及更高的类胡萝卜素水平<sup>[63]</sup>。除了这些编码功能蛋白的基因具有抗旱作用外,一些转录因子在干旱胁迫过程中也具有重要的调节作用。如转录因子*bZIP* 在植物中起着调控花的发育、种子的成熟、病原体的防御和胁迫信号的作用。甘薯*IbbZIP1* 基因在拟南芥中的过表达显著提高了耐盐性和耐旱性,在盐胁迫和干旱胁迫下,转基因拟南芥植株ABA和脯氨酸生物合成及活性氧清除系统相关基因显著上调,ABA和脯氨酸含量显著升高,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量显著降低<sup>[64]</sup>。*DREB/CBF* 转录因子对植物适应低温环境具有重要调节作用,甘薯中的*IbCBF3* 基因同样能够受到干旱胁迫的诱导表达,其超表达体在干旱胁迫下表现出较高的光合效率以及较低的过氧化氢水平<sup>[65]</sup>。

#### 5 结语

甘薯作为我国重要的粮食作物,由于其具有较好的生态适应性,是旱地种植粮食作物的首要选择,干旱胁迫也是甘薯生长过程中重要的限制因素,因此甘薯耐旱性一直是产业关注的重点。甘薯的耐旱机理的研究,对提高耐旱材料的筛选、抗旱品种的育种及开展高效耐旱栽培技术研发均能起到重要的推动作用。目前,对甘薯的耐旱性研究主要是在田间试验条件下对甘薯产量等农艺性状的变化进行表面的趋势分析,缺乏对其内部响应机制的研究,而对于甘薯的生理生化响应机制的研究则较多地停留在实验室受控的条件下进行单因素分析。甘薯对干旱胁迫的响应机制是多基因参与的在各个层次上与环境相互作用,共同调节的复杂网络。因此,在田间条件下对甘薯的生化与分子遗传机制进一步进行研究十分必要。

#### 参考文献

- [1] 齐萌萌,王士海. 世界甘薯进出口贸易格局的演变分析:兼论中国甘薯国际贸易的发展趋势[J]. 世界农业,2018(1):92-99.
- [2] DELAZARI F T, ASSIA I R, CABRERA D F V, et al. Morpho-physiological characteristics by sweet potato cultivars as function of irrigation depth[J]. An Acad Bras Cienc, 2018, 90(4): 3541-3549.
- [3] 张海燕,解备涛,段文学,等. 不同时期干旱胁迫对甘薯光合效率和耗水特性的影响[J]. 应用生态学报,2018,29(6):1943-1950.
- [4] 姜增辉,吕雅芳. 甘薯高产栽培技术[J]. 杂粮作物,2010,30(3):225-226.
- [5] 吴海云,郭琪琳,王金强,等. 不同水分供应对甘薯叶片光合与荧光特性的影响及其光响应模型比较[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019,27(6):908-918.
- [6] 龚婷. 不同生态因子对烟草生长及光合特性的影响研究[D]. 重庆:西南大学,2013.
- [7] 王春艳,庞艳梅,李茂松,等. 干旱胁迫对大豆气孔特征和光合参数的

- 影响[J]. 中国农业科技导报, 2013, 15(1): 109-115.
- [8] 胡义, 胡庭兴, 胡红玲, 等. 干旱胁迫对香樟幼树生长及光合特性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(4): 675-682.
- [9] 周忠, 李杨, 马代夫, 等. 干旱胁迫对甘薯幼苗光合作用的影响[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(6): 2215-2216.
- [10] 龚秋, 王欣, 后猛, 等. 干旱胁迫对不同品种紫甘薯光合特性及干物质积累的影响[J]. 华北农学报, 2015, 30(3): 111-116.
- [11] 卢从明, 张其德, 匡廷云, 等. 水分胁迫对甘薯叶肉细胞光合电子传递的影响[J]. 植物学通报, 1994, 11(1): 43-47.
- [12] 胡丰姣, 黄鑫浩, 朱凡, 等. 叶绿素荧光动力学技术在胁迫环境下的研究进展[J]. 广西林业科学, 2017, 46(1): 102-106.
- [13] HAZRATI S, TAHMASEBI-SARVESTANI Z, MODARRES-SANAVY S A M, et al. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. [J]. Plant Physiol Biochem, 2016, 106: 141-148.
- [14] MOYA I, LOAYZA H, LÓPEZ M L, et al. Canopy chlorophyll fluorescence applied to stress detection using an easy-to-build micro-lidar[J]. Photosynth Res, 2019, 142(1): 1-15.
- [15] 吕芳德, 徐德聪, 栗彬. 水分胁迫对美国山核桃叶绿素荧光参数的影响[J]. 中南林业学院学报, 2006, 26(4): 27-30.
- [16] 杨锐, 郎莹, 张光灿, 等. 野生酸枣光合及叶绿素荧光参数对土壤干旱胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2018, 38(5): 922-931.
- [17] 张云华, 王荣富, 阮龙. 水分胁迫对甘薯叶绿素荧光和光合特性的影响[J]. 中国农学通报, 2005, 21(8): 208-210.
- [18] 陈义红, 阮龙, 张玮, 等. 甘薯叶绿素荧光参数与品种抗旱性的关系[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(36): 7883-7884.
- [19] NOCTOR G, FOYER C H. Intracellular redox compartmentation and ROS-related communication in regulation and signaling [J]. Plant Physiol, 2016, 171(3): 1581-1592.
- [20] RANI V, YADAV U C S. Free radicals in human health and disease [M]. New Delhi: Springer, 2015: 1-14.
- [21] HOSSAIN M A, BHATTACHARJEE S, ARMIN S M, et al. Hydrogen peroxide priming modulates abiotic oxidative stress tolerance: Insights from ROS detoxification and scavenging [J]. Front Plant Sci, 2015, 6: 1-19.
- [22] 李少锋, 李志辉, 刘友全, 等. 水分胁迫对椿叶花椒抗氧化酶活性等指标的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2008, 28(2): 29-34.
- [23] 马福刚, 韩笑, 金平, 等. 6个甘薯品种抗旱性的比较筛选与综合评价[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(21): 50-51, 71.
- [24] 尹永强, 胡建斌, 邓明军. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J]. 中国农学通报, 2007, 23(1): 105-110.
- [25] 王梅, 丁祥, 何素兰, 等. 甘薯不同品种叶片中抗氧化相关活性成分的动态变化研究[J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 2012, 33(4): 330-337.
- [26] 陈传信, 唐君, 高海峰, 等. 不同品种间甘薯抗旱性差异分析[J]. 安徽农学通报, 2019, 25(1): 49-50, 72.
- [27] 李雪妹, 刘畅, 单羽, 等. PEG 预处理对水分胁迫下水稻根系抗氧化酶同工酶及其表达的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(7): 54-57.
- [28] 刘恩良, 曹清河, 唐君, 等. 甘薯抗旱鉴定及生理响应研究[J]. 新疆农业科学, 2016, 53(6): 999-1005.
- [29] JIANG Y, WANG B Q, XIE B T, et al. Analysis of antioxidant characteristics in seedling roots of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) with different drought tolerance under simulated drought stress [J]. Agric Sci Technol, 2016, 17(2): 245-250, 255.
- [30] 周志林, 唐君, 金平, 等. 甘薯抗旱鉴定及早胁迫对甘薯叶片生理特性的影响[J]. 西南农业学报, 2016, 29(5): 1052-1056.
- [31] 刘铎, 丛日春, 高卫东, 等. 盐碱胁迫对柳树抗氧化酶的影响[J]. 水土保持通报, 2017, 37(5): 53-57.
- [32] 陈珂. 四种木本植物对冬涝旱的适应性比较研究[D]. 重庆: 西南大学, 2017.
- [33] 马骊, 孙万仓, 刘自刚, 等. 白菜型与甘蓝型冬油菜抗寒机理差异的研究[J]. 华北农学报, 2016, 31(1): 147-154.
- [34] ZEINALI F, HOMAEI A, KAMRANI E. Sources of marine superoxide dismutases; Characteristics and applications [J]. Int J Biol Macromol, 2015, 79: 627-637.
- [35] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 等. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应[J]. 生态学报, 2015, 35(7): 2155-2160.
- [36] MILLER G, SHULAEV V, MITTLER R. Reactive oxygen signaling and abiotic stress [J]. Physiol Plant, 2008, 133(3): 481-489.
- [37] 何冰, 许鸿源, 陈京. 干旱胁迫对甘薯叶片质膜透性及抗氧化酶类的影响[J]. 广西农业大学学报, 1997, 16(4): 287-290.
- [38] 钮福祥, 华希新, 郭小丁, 等. 甘薯品种抗旱性生理指标及其综合评价初探[J]. 作物学报, 1996, 22(4): 392-398.
- [39] 王兰兰, 张立军, 陈贵, 等. 甘薯愈伤组织对干旱胁迫和盐胁迫的生理反应对比[J]. 生态学杂志, 2006, 25(12): 1508-1514.
- [40] 解备涛, 王庆美, 张立明. 不同水分条件下植物生长调节剂对甘薯移栽后根系的影响[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2008, 25(4): 247-252.
- [41] 李保证. 抗旱节水剂对“薯/玉/苕”套种作物的生理调控研究[D]. 重庆: 西南大学, 2010.
- [42] 张海燕, 段文学, 董顺旭, 等. 苗期干旱胁迫条件下外源 ABA 对甘薯膜透性和抗氧化酶系统的影响[J]. 华北农学报, 2018, 33(2): 177-181.
- [43] 杜召海, 汪宝卿, 解备涛, 等. 模拟干旱条件下植物生长调节剂对夏薯苗期根系生理生化特性的影响[J]. 西北农业学报, 2014, 23(10): 97-104.
- [44] 袁振, 汪宝卿, 姜瑶, 等. 烯效唑对不同耐旱性甘薯苗期根系生理生化特性的影响(英文)[J]. 农业科学与技术, 2015, 16(4): 629-633, 638.
- [45] 段敏敏, 张向向, 孙宗玖, 等. 水分胁迫下两种抗旱类型狗牙根种质的生理生态响应差异[J]. 中国草地学报, 2018, 40(3): 8-13.
- [46] 郭华军. 水分胁迫过程中的渗透调节物质及其研究进展[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(15): 7750-7753, 7760.
- [47] 陈丽, 艾军, 王振兴, 等. 干旱胁迫对葡萄生理特性及显微结构影响的研究进展[J]. 北方园艺, 2011(6): 205-209.
- [48] 吴巧玉, 何天久, 夏锦慧. 干旱胁迫对甘薯生理特性的影响[J]. 贵州农业科学, 2013, 41(6): 52-54, 58.
- [49] 龚秋, 王欣, 后猛, 等. PEG-6000 模拟干旱胁迫对紫甘薯幼苗生理生化指标的影响[J]. 江西农业学报, 2015, 27(3): 6-10.
- [50] 曹清河, 李雪花, 戴习彬, 等. PEG-6000 模拟干旱胁迫对甘薯近缘野生种 *Ipomoea trifida* (Kunth) G. Don 幼苗生理生化指标的影响[J]. 西南农业学报, 2016, 29(11): 2536-2541.
- [51] 周志林, 刘恩良, 金平, 等. 甘薯抗旱初步鉴定及渗透胁迫对抗氧化生理指标的影响[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(5): 1128-1134.
- [52] 陈京, 周启贵, 张启堂. PEG 处理对甘薯叶片渗透调节物质的影响[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 1995, 20(1): 73-78.
- [53] 张明生, 彭忠华, 谢波, 等. 甘薯离体叶片失水速率及渗透调节物质与品种抗旱性的关系[J]. 中国农业科学, 2004, 37(1): 152-156.
- [54] 安婷婷, 汤佳立, 孙健英, 等. 甘薯栽培种及其近缘野生种的 DAPI 核型及 rDNA-FISH 分析[J]. 西北植物学报, 2012, 32(4): 682-687.
- [55] LAU K H, DEL ROSARIO HERRERA M, CRISOVAN E, et al. Transcriptomic analysis of sweet potato under dehydration stress identifies candidate genes for drought tolerance [J]. Plant Direct, 2018, 2(10): 1-13.
- [56] 王娇, 李雪花, 戴习彬, 等. 模拟干旱对甘薯近缘野生种 *Ipomoea trifida* (Kunth) G. Don 生理特性和基因表达谱的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(5): 881-888.
- [57] MBINDA W, DIXELIUS C, ODUOR R. Induced expression of *Xerophyta viscosa* *XaSap1* gene enhances drought tolerance in transgenic sweet potato [J]. Front Plant Sci, 2019, 10: 1-11.
- [58] WANG B, ZHAI H, HE S Z, et al. A vacuolar  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  antiporter gene, *IbNHX2*, enhances salt and drought tolerance in transgenic sweetpotato [J]. Sci Hort, 2016, 201: 153-166.
- [59] KANG C, ZHAI H, XUE L Y, et al. A lycopene  $\beta$ -cyclase gene, *IbLCYB2*, enhances carotenoid contents and abiotic stress tolerance in transgenic sweetpotato [J]. Plant Sci, 2018, 272: 243-254.
- [60] WANG A M, ZHU M K, LUO Y H, et al. A sweet potato cinnamate 4-hydroxylase gene, *IbC4H*, increases phenolics content and enhances drought tolerance in tobacco [J]. Acta Physiol Plant, 2017, 39(12): 1-12.
- [61] ZHAI H, WANG F B, SI Z Z, et al. A *myo*-inositol-1-phosphate synthase gene, *IbMIPS1*, enhances salt and drought tolerance and stem nematode resistance in transgenic sweet potato [J]. Plant Biotechnol J, 2016, 14(2): 592-602.
- [62] CHO K S, HAN E H, KWAK S S, et al. Expressing the sweet potato orange gene in transgenic potato improves drought tolerance and marketable tuber production [J]. Comptes Rendus Biol, 2016, 339(5/6): 207-213.
- [63] WANG Z, KE Q B, KIM M D, et al. Transgenic alfalfa plants expressing the sweetpotato orange gene exhibit enhanced abiotic stress tolerance [J]. PLoS One, 2015, 10(5): 1-17.
- [64] KANG C, ZHAI H, HE S Z, et al. A novel sweetpotato *bZIP* transcription factor gene, *IbbZIP1*, is involved in salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant Cell Rep, 2019, 38(11): 1373-1382.
- [65] JIN R, KIM B H, JI C Y, et al. Overexpressing, *IbCBF3*, increases low temperature and drought stress tolerance in transgenic sweetpotato [J]. Plant Physiol Biochem, 2017, 118: 45-54.