

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.54076

二倍体马铃薯抗旱资源鉴定及抗旱基因初步筛选

王雅致 杨 飏 季香林 石 瑛* 张丽莉*

东北农业大学农学院, 黑龙江哈尔滨 150030

摘 要: 本研究对 75 份二倍体马铃薯栽培种 PHU-STN 杂种后代无性系组培苗进行抗旱棚控水种植, 测定其在干旱胁迫下的生物量、根系相关指标和生理指标等 7 个性状表征值, 计算各指标抗旱胁迫指数, 并利用综合隶属函数法进行主成分分析和聚类分析, 将所有材料分为 4 个抗旱等级, 筛选出高抗旱材料 2 份(A90、A204)。以 A90 (高抗旱性) 与 A163 (干旱敏感) 为试验材料, 利用转录组测序技术研究抗旱性差异较大的二倍体马铃薯材料在 PEG-6000 胁迫下的差异表达基因, 基于差异表达基因的 GO 功能注释和 KEGG 通路富集分析, 利用生长素与乙烯信号传导途径的关键节点基因差异表达水平变化量和相关基因 qRT-PCR 表达量初步筛选到 6 个抗旱候选基因, 这些基因均与生长素和乙烯信号传导通路相关。

关键词: 马铃薯; 二倍体; 干旱胁迫; 综合评价; 抗旱候选基因

Identification of drought-resistant resources and preliminary screening of drought resistant genes in diploid potatoes

Wang Ya-Zhi, Yang Biao, Ji Xiang-Lin, Shi Ying*, and Zhang Li-Li*

College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, Heilongjiang, China

Abstract: In this study, drought-shelter controlled irrigation experiments were conducted on 75 tissue-cultured seedling clones derived from hybrid progeny of the diploid cultivated species PHU-STN. Seven traits, measurements including biomass, root-related indicators, and physiological indices under drought stress, were measured for each potato accession. Drought stress indices were calculated for each trait, and a comprehensive evaluation was performed using membership function analysis combined with principal component and cluster analyses. Based on the results, the materials were classified into four levels of drought resistance, and two highly drought-resistant clones (A90 and A204) were identified. Subsequently, A90 (high drought resistance) and A163 (low drought resistance) were subjected to PEG-6000-induced drought stress for sampling and analysis. Transcriptome sequencing was employed to explore the regulatory mechanisms underlying drought response and to identify drought-resistance-related genes. Differentially expressed genes (DEGs) were analyzed in A90 and A163 under PEG-6000 stress. GO functional annotation and KEGG pathway enrichment analyses revealed key regulatory genes involved in ethylene and auxin signaling pathways. Based on differential expression patterns and qRT-PCR validation, six candidate drought-resistance genes were identified, all associated with auxin and ethylene signaling pathways.

Keywords: potato; diploid; drought stress; comprehensive evaluation; drought resistant candidate genes

由于全球气候变化的影响, 植物在田间条件下面临着多种非生物胁迫。目前, 世界上有一半的国家和地区均不同程度地受到干旱问题的影响, 因其发生范围广、持续时间长且危害程度深, 已成为威

胁农业生产力的主要环境限制因素之一^[1]。马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 为茄科茄属的一年生草本块茎植物, 是仅次于水稻、小麦和玉米的全球第四大粮食作物^[2], 也是浅根系作物^[3], 被认为是一种对干

本研究由国家自然科学基金项目(31601355)和财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-09)资助。

This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31601355) and the China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-09).

* 通信作者(Corresponding authors): 石瑛, E-mail: yshi@neau.edu.cn; 张丽莉, E-mail: zhanglizw@163.com

第一作者联系方式: E-mail: wyazhi123456@126.com

Received (收稿日期): 2025-06-19; Accepted (接受日期): 2025-09-10; Published online (网络出版日期): 2025-09-24.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20250924.1534.014>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

旱敏感的作物^[4],在不同时期缺水均会影响生长发育,尤其在块茎膨大期缺水对马铃薯的产量与质量具有严重的危害^[5]。

近年来,随着转录组测序(RNA-Seq)技术和转录组学分析技术的发展,及其在植物领域的应用,加速了对植物在逆境下分子机制的研究进程。目前,转录组测序技术已经广泛应用于马铃薯的干旱胁迫研究中,例如,在干旱后,下叶片差异表达基因(differential expressed genes, DEGs)主要富集于次生代谢生物合成途径、植物激素信号转导、淀粉和蔗糖代谢等过程,在复水后,与吸水能力相关的基因大幅度上升^[6];还有研究发现,干旱胁迫后,差异表达基因主要富集在角质、木栓质和蜡质合成与亚油酸代谢中^[7]。与之相比,二倍体马铃薯的相关研究较少,二倍体资源中不仅具有大量的抗各种病虫害和不良环境的抗性基因,是丰富的遗传资源宝库^[8],而且较四倍体栽培种遗传背景简单,更易定位目标基因及解析其功能^[9],可作为马铃薯抗旱资源评价与分子机制研究的重要供体材料。因此,本研究采用盆栽控水与生理指标综合评价二倍体马铃薯材料抗旱等级及筛选抗旱资源,基于筛选出的A90(高抗旱性)与A163(干旱敏感),通过转录组测序技术研究二倍体材料对干旱胁迫响应的分子机制来挖掘抗旱相关基因,并通过实时荧光定量逆转录聚合酶链式反应(qRT-PCR)技术研究抗旱候选基因在干旱胁迫下的表达特性,以期对马铃薯抗旱相关基因的鉴定和抗旱新种质的创制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本研究所用材料为马铃薯二倍体栽培种富利亚(*S.phureja*)与窄刀薯(*S.stenotomum*)杂种群体(PHU-STN)经12次轮回选择获得的75份杂种后代无性系组培苗(材料代号:A1、A2、A4、A7、A9、A15、A20、A21、A33、A38、A42、A45、A46、A48、A52、A59、A72、A74、A77、A82、A83、A85、A88、A90、A92、A93、A94、A99、A105、A111、A114、A115、A116、A126、A132、A133、A134、A139、A142、A147、A152、A152-1、A152-2、A153、A162、A163、A167、A169、A173、A174、A179、A180、A181、A187、A194、A195、A199、A200、A203、A204、A210、A215、A219、A220、A221、A225、A227、A229、A230、A231、A232、A233、

A239、A260、A265),以及四倍体马铃薯品种费乌瑞它(F6)(干旱敏感)和冀张薯8号(JZS8)(抗旱性强)组培苗,以上均来自东北农业大学马铃薯研究所。

1.2 试验设计

将扩繁生长20 d后的75份二倍体材料与2份四倍体马铃薯组培苗移至网棚内,室温炼苗5 d后进行盆栽种植,苗盆规格为70 cm×45 cm×20 cm,每盆种植同一品系材料15株,基质选用椰糠和草炭按3:1混合,一次性施23 g复合肥(尿素:重过磷酸钙:硫酸钾=10:15:20)。试验采用随机区组设计,在块茎膨大期进行水分胁迫处理15 d,设置2个水处理:正常浇水(基质相对含水量保持在75%~85%之间)和控水处理(基质相对含水量保持在30%~35%之间)。胁迫组控水15 d,取样进行生理指标与表型测定后复水,每个处理为2个盆栽,进行3次重复,复水后常规管理至收获,收获时进行产量测定,通过生理、表型和产量指标对材料进行抗性评价及抗旱资源筛选。

将生长20 d的组培苗在1/2液体MS培养基中恢复7 d,然后用20% PEG-6000的1/2MS液体培养基进行胁迫处理,将胁迫前与胁迫24 h后的植株取样进行转录组测序,最后分析并筛选抗旱候选基因。

1.3 试验方法

1.3.1 测定指标、方法及相关性分析 每2 d测定1次基质含水量,采用烘干称重法测定^[10]。

控水第15天,每个处理随机选择3株长势相同植株的倒三、四叶进行生理指标的测定。采用酸性茚三酮比色法^[11]测定脯氨酸含量,采用硫代巴比妥酸法^[12]测定丙二醛含量,采用氮蓝四唑法^[13]测定超氧化物歧化酶活性,采用愈创木酚法^[14]测定过氧化物酶活性,采用丙酮-乙醇浸提法^[15]测定叶绿素含量,采用紫外分光光度计法^[16]测定过氧化氢酶活性。马铃薯植株枯黄后,各品种不同处理的每个重复分别取3株,用电子天平测量其单株产量。

通过隶属函数算法^[17]求出各指标的隶属函数值,利用标准差系数与各指标的权重系数^[18],最终得出抗旱性综合评价D值。

1.3.2 抗旱性不同的二倍体马铃薯转录组测序

在超净工作台中,将A90与A163试管苗放到20%的PEG-6000 1/2 MS液体培养基中,胁迫处理0 h与24 h后取样(3株整株)。将不同胁迫时间处理后的植株从培养液中取出,用无菌滤纸吸干根上残

留的培养液,放入无菌无酶的冻存管中,迅速放入液氮中速冻,进行转录组测序。应用在线数据分析平台(www.biocloud.Net)进行差异基因分析、基因功能注释、GO 与 KEGG 富集分析和二倍体马铃薯响应干旱胁迫关键通路分析,并对显著富集在通路上的差异基因进行转录因子的预测,筛选抗旱相关基因。

1.3.3 差异表达基因验证 使用 RNA-Solv Re-agent (购自广州飞扬生物工程有限公司)提取试验材料的 RNA,采用杭州新景生物试剂开发有限公司的反转录试剂盒将 RNA 反转录为 cDNA,相应操作步骤参见各自说明书。将 cDNA 稀释至 100 ng μL^{-1} 作

为模板备用。差异基因引物序列见表 1。根据 Ultra SYBR Mixture 试剂盒(购自北京康为公可)说明书配置反应体系,反应体系含 cDNA 1 μL 、正反引物各 0.2 μL 、2 $\times$ Ultra SYBR Mixture 10 μL 、ddH₂O 8.6 μL ,总体积为 20 μL 。反应程序为 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 10 min; 95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 10 s, 56 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 32 s, 共 40 个循环。在实时定量 PCR 仪(型号 Line Gene 9620)上检测内参及目的基因的表达量。

1.3.4 数据处理 使用 SPSS 17.0^[19]和 Microsoft Excel (2019)进行数据分析,采用单因素方差分析和独立样本 *t* 检验评估统计显著性,使用 Graphpad Prism 8^[20]绘制统计图。

表 1 实时荧光定量基因引物序列

Table 1 Primer sequences used for qRT-PCR

基因名称 Gene name	正向引物 Forward primer (5'-3')	反向引物 Reverse primer (5'-3')
<i>Elfa</i>	GGTTGGTAATGTGTTGCCGC	GCTCTGGTGGCAGAGTTTCT
<i>StIAA20-like</i>	TTGGGGCTTGCTCTATGTGG	GGCTTGTAATCTTCTTCAGGCTT
<i>StIAA17-like</i>	AAACAGAGCTCACTCTCGGC	GATCCCCCTGGTGTCTTGG
<i>StSAUR71-like</i>	CCAGAGGAAGAGCCAAAGAGG	TTCAGTGTGTAAGGCGGACG
<i>StERF2-like</i>	TGTATTCGAATTGTGAAC	TTATTGCTCTCTGTTC
<i>StABR1-like</i>	AGGATCATGGGCTGGACAGA	GGCTTGTAATCTTCTTCAGGCTT
<i>StERF7-like</i>	AGGGAACAGAGCAATAA	GCATGTCTCGATGCCTC
<i>StERF37-like</i>	ATGATAATAATGTCTA	TTTTCGAATTGATTGCGG
<i>StERF8-like</i>	ACTGAAAATGGCGCCC	ACGTACCTAACCAAACACGG
<i>StIAA13-like</i>	GCAGTCAGGTTGTGGGAT	TCACCTTTACAATCTACATCAT

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对马铃薯生理指标的差异分析

对干旱胁迫后 75 份二倍体马铃薯材料的变化量进行频数分布作图。由图 1 与附图 1 可知,脯氨酸(Pro)含量的变化量高于冀张薯 8 号的材料有 25 份,变化量介于冀张薯 8 号与费乌瑞它之间的材料有 48 份,低于费乌瑞它的材料有 2 份;叶绿素含量的变化量高于冀张薯 8 号的材料有 4 份,介于冀张薯 8 号与费乌瑞它之间的材料有 69 份,低于费乌瑞它的材料有 2 份;丙二醛(MDA)含量的变化量高于费乌瑞它的材料有 12 份,介于冀张薯 8 号与费乌瑞它之间的材料有 30 份,低于冀张薯 8 号的材料有 33 份;超氧化物歧化酶(SOD)活性的变化量高于冀张薯 8 号的材料有 2 份,介于冀张薯 8 号与费乌瑞它之间的材料有 63 份,低于费乌瑞它的材料有 10 份;过氧化物酶(POD)活性的变化量高于冀张薯 8 号的材料有

44 份,介于冀张薯 8 号与费乌瑞它之间的材料有 3 份,低于费乌瑞它的材料有 28 份;过氧化氢酶(CAT)活性的变化量高于冀张薯 8 号的材料有 2 份,介于冀张薯 8 号与费乌瑞它之间的材料有 71 份,低于费乌瑞它的材料有 2 份;单株产量变化量高于费乌瑞它的材料有 2 份,介于冀张薯 8 号与费乌瑞它之间的材料有 13 份,低于冀张薯 8 号的材料有 60 份。

2.2 干旱胁迫对马铃薯各指标的影响

对 77 份马铃薯材料的各项指标进行方差分析(Duncan 新复极差法)发现,干旱胁迫处理组与对照组的各项指标均有差异,胁迫组的丙二醛含量、抗氧化保护酶活性、脯氨酸含量、叶绿素含量值均极显著高于对照组,而胁迫组的单株产量极显著低于对照组。干旱胁迫后,脯氨酸的变化量最大,胁迫组的脯氨酸含量相较于对照组增加 36 倍,过氧化物酶活性增幅平均为 79.61%,丙二醛含量增幅平均为 35.92%,过氧化氢酶活性增幅平均为 31.19%,

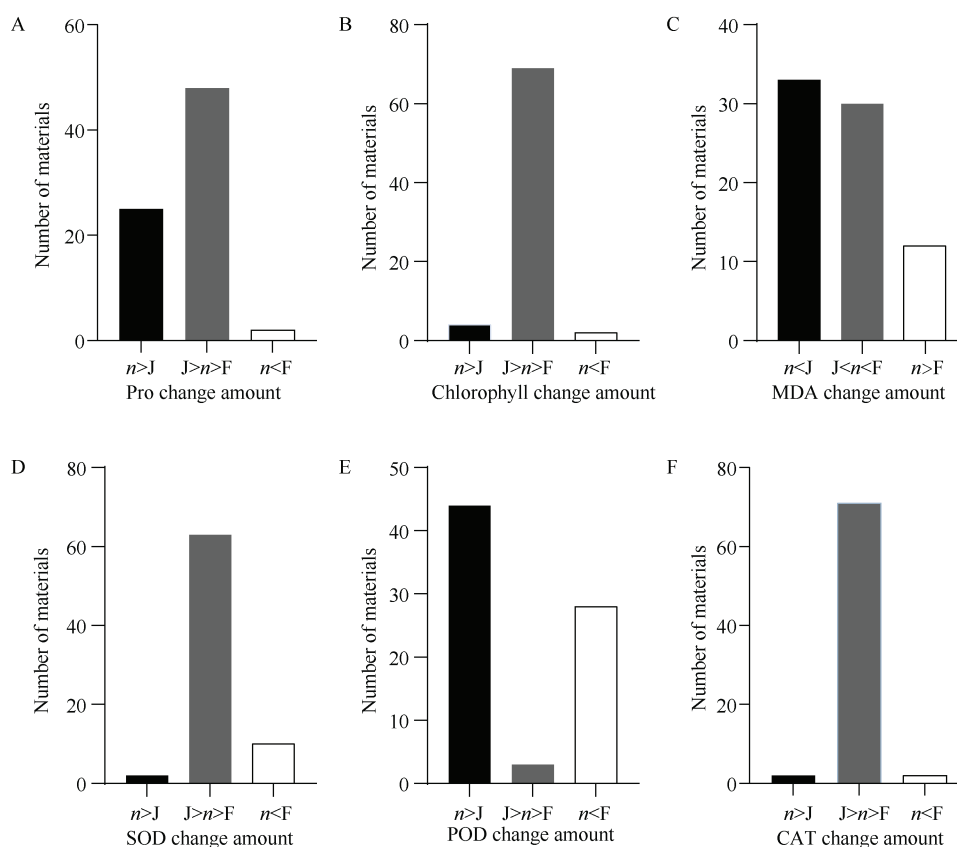


图 1 75 份材料的生理指标变化量频数分布图

Fig. 1 Frequency distribution of physiological index changes across 75 potato accessions

n : 材料的生理指标变化量; J : 冀张薯 8 号的生理指标变化量; F : 费乌瑞它的生理指标变化量; Pro: 脯氨酸; MDA: 丙二醛; SOD: 超氧化物歧化酶; POD: 过氧化物酶; CAT: 过氧化氢酶。

n : changes in physiological index of each accession; J : changes in physiological index of Jizhangshu 8; F : changes in physiological index of Favorita; Pro: proline; MDA: malondialdehyde; SOD: superoxide dismutase; POD: peroxidase; CAT: catalase.

叶绿素含量增幅平均为 21.10%, 超氧化物歧化酶活性增幅平均为 22.90%, 单株产量下降幅度平均达 54.03% (表 2)。材料间的各项指标也存在极显著差异, 并且各项指标具有较高的变异系数。说明二倍体马铃薯受干旱胁迫后, 体内各指标均受到不同程度的影响。

2.3 干旱胁迫下马铃薯抗旱鉴定指标的筛选

对正常水分与干旱条件下马铃薯材料的各项指标进行相关性分析(表 3)发现, 除脯氨酸外的 6 项指标在不同条件下的测定值均具有极显著的相关性。其中, 在正常水分和干旱胁迫条件下的 CAT 活性的相关性最高, 相关系数为 0.90; SOD 活性的相关系数为 0.89; MDA 含量的相关系数为 0.85; 叶绿素含量的相关系数为 0.80; POD 活性的相关系数为 0.69; 单株产量的相关性为 0.83。这说明在正常条件下表现较好的材料很有可能在干旱条件下表现也较好。在同一条件

下各指标之间也具有一定的相关性, 在正常条件下 Pro 含量与产量具有极显著的相关性, 在干旱胁迫条件下两者的相关性也达到极显著水平。剩余其他指标之间相关性较低, 说明马铃薯基因型的不同会导致其不同指标上的差异。因此, 需要进一步对各指标进行统计分析后进行抗旱性的综合评价。

将马铃薯的各指标转换为抗旱系数, 并对各指标的抗旱系数做进一步的相关性分析。由图 2 可知, 各材料的 MDA 抗旱系数与 Pro 含量、SOD 活性、CAT 活性、叶绿素含量和单株产量的抗旱系数均呈极显著负相关, 相关系数分别为-0.47、-0.38、-0.48、-0.33 和-0.31, 但与 POD 活性的抗旱系数无显著相关。此外, 不同酶类指标之间也存在显著的相关性。对各指标的抗旱系数与综合评价 D 值进行相关性分析(图 2-A)发现, 除 POD 活性的抗旱系数外, D 值与其余各指标均呈极显著相关。其中 Pro 的相关系数最大,

表 2 干旱胁迫对马铃薯各指标的影响
Table 2 Effects of drought stress on various indicators of potato

水分含量 Moisture content		丙二醛含量 MDA content (nmol g ⁻¹)	超氧化物歧 化酶活性 SOD activity (U g ⁻¹ min ⁻¹)	过氧化物 酶活性 POD activity (U g ⁻¹ min ⁻¹)	过氧化氢 酶活性 CAT activity (U g ⁻¹ min ⁻¹)	叶绿素含量 Chlorophyll content (mg g ⁻¹)	脯氨酸含量 Pro content (μg g ⁻¹)	单株产量 yield per plant (g)
正常水分 Normal moisture content	均值 Mean	53.59	14.98	1150.30	19.40	3.65	26.13	51.01
	标准偏差 SD	35.70	6.17	310.37	3.99	0.86	19.48	12.17
	变异系数 CV (%)	66.62	41.17	26.98	20.57	23.42	74.58	23.86
干旱胁迫 Drought stress	均值 Mean	72.84	18.41	2066.06	25.45	4.42	976.86	23.45
	标准偏差 SD	42.95	7.01	479.66	5.03	0.93	648.54	7.07
	变异系数 CV(%)	58.96	38.06	23.22	19.76	21.01	66.39	30.15
方差分析 ANOVA	M	**	**	**	**	**	**	**
	T	**	**	**	**	**	**	**
	M×T	**	**	**	*	**	**	**

M: 材料; T: 处理; M×T: 材料与处理互作。MDA: 丙二醛; SOD: 超氧化物歧化酶; POD: 过氧化物酶; CAT: 过氧化氢酶; Pro: 脯氨酸。*、**分别表示在 0.05 和 0.01 水平差异显著。
M: material; T: treatment; M×T: interaction between material and treatment. SD: standard deviation; CV: coefficient of variation. MDA: malondialdehyde; SOD: superoxide dismutase; POD: peroxidase; CAT: catalase; Pro: proline. *, ** indicate significant differences at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 3 正常条件与干旱条件下马铃薯各指标的相关性分析
Table 3 Correlation analysis of potato physiological indices under normal and drought conditions

性状 Trait	Pro	MDA	SOD	POD	CAT	叶绿素含量 Chlorophyll content	单株产量 Yield per plant
Pro	0.11	-0.27*	0.21	0.36**	0.01	0.17	0.47**
MDA	-0.08	0.85**	-0.11	-0.10	-0.25*	-0.15	0.34**
SOD	0.26*	-0.09	0.89**	0.10	-0.21	0.01	0.16
POD	0.02	-0.01	0.11	0.69**	0.06	-0.04	0.22
CAT	-0.01	-0.11	-0.23*	0.14	0.90**	0.18	0.34**
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.07	0.01	-0.03	-0.15	0.09	0.80**	0.33**
单株产量 Yield per plant	0.31**	-0.02	-0.06	0.11	0.15	0.05	0.83**

缩写同表 2。*、**分别表示在 0.05 和 0.01 水平相关性显著。
Abbreviations are the same as those given in Table 2. *, ** indicate significant correlation at the 0.05 and 0.01 probability level, respectively.

为 0.92; 丙二醛的相关系数最小, 为-0.47。对 *D* 值与每个指标的相关系数进行从大到小的排序, 结果为 Pro 含量> SOD 活性>叶绿素含量> CAT 活性>单株产量> MDA 含量。综合以上结果, 脯氨酸含量、超氧化物歧化酶活性、过氧化氢酶活性、叶绿素含量和丙二醛含量均可以作为鉴定马铃薯抗旱性的相关指标。
通过计算隶属函数值、标准差系数和指标权重得到综合评价 *D* 值, 利用系统聚类分析的组间连接(平方欧式距离)法对每份材料的综合评价 *D* 值进行聚类分析(图 2-B)。统计分析得出, 材料 A90 与 A204 属于第 I 类高抗旱材料类群(*D* ≥ 0.58), 占供试材料

的 2.67%; 材料 A233、A83、A59、A52 和 A200 属于第 II 类抗旱材料类群(0.58 > *D* ≥ 0.45), 占供试材料的 6.67%; A232、A2、A42、A239 和 A152-1 等 33 份材料属于第 III 类中抗材料类群(0.45 > *D* ≥ 0.23), 占供试材料的 44.0%; A93、A163、A134、A7 和 A82 等 35 份材料属于第 IV 类抗旱敏感材料类群(*D* < 0.23), 占供试材料的 46.66%。
2.4 RNA-Seq 数据转录组数据分析
对处理后的样品进行整株的转录组测序, 共获得 12 个样品的转录组测序数据。由表 4 可知, RNA 序列过滤后得到的有效数据为 20,766,821~23,781,477 个, Q30 碱基百分比(测序错误率< 0.1%)

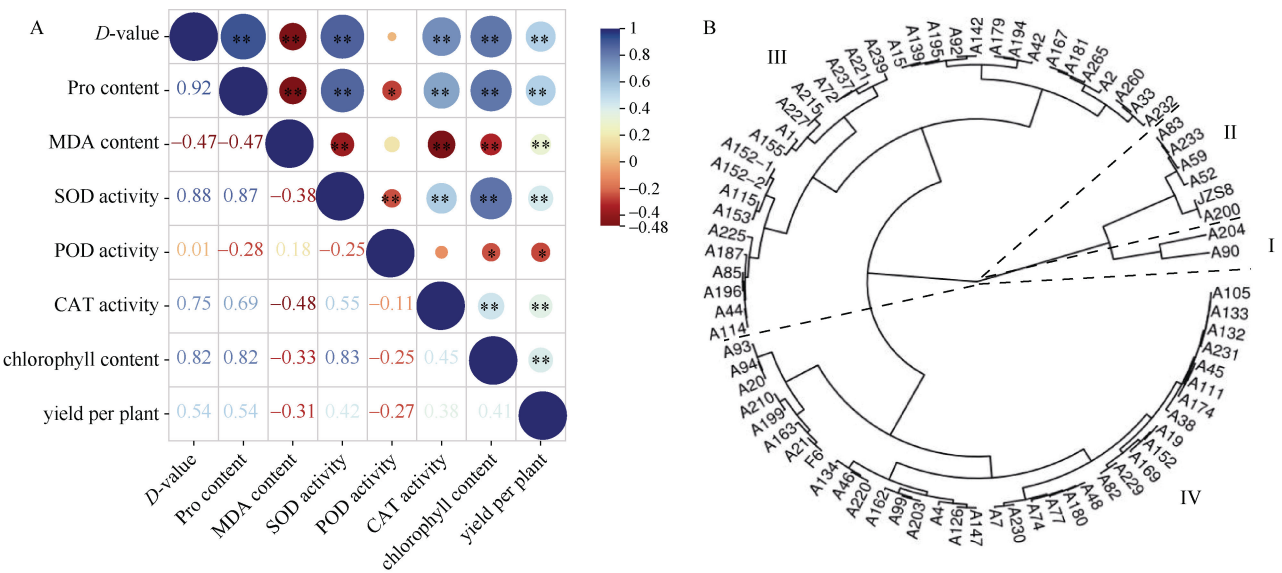


图 2 马铃薯材料各性状的抗旱系数与抗旱综合评价值(D)值的相关性分析(A)及聚类分析图(B)
Fig. 2 Correlation analysis (A) and cluster analysis (B) of drought resistance coefficients and comprehensive evaluation value (D) across potato traits
缩写同表 2。*、**分别表示在 0.05 和 0.01 水平相关性显著。
Abbreviations are the same as those given in Table 2. *, ** indicate significant correlations at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

表 4 测序数据质量统计
Table 4 Summary statistics of sequencing data quality

样品名称 Sample name	有效数据 Clean reads	总碱基数 Clean bases (G)	Q30 (%)	GC 含量 GC content (%)	映射读数 Mapped reads	映射率 Mapping rate (%)
T0A90a	21,717,792	6.5	93.98	42.80	40,013,630	92.12
T0A90b	23,271,762	7.0	93.95	42.69	42,716,607	91.78
T0A90c	20,766,821	6.2	94.80	42.78	38,276,615	92.16
T0A163a	22,087,763	6.6	94.19	42.66	36,569,218	82.78
T0A163b	22,191,182	6.6	93.85	42.44	37,408,864	84.29
T0A163c	21,340,959	6.4	94.75	42.57	35,602,740	83.41
T24A90a	21,331,288	6.4	94.70	42.50	38,618,685	90.52
T24A90b	21,578,809	6.5	94.14	43.88	37,343,483	86.53
T24A90c	23,657,586	7.1	94.73	42.58	43,117,670	91.13
T24A163a	21,150,182	6.3	94.66	42.57	35,024,331	82.80
T24A163b	21,298,612	6.4	94.89	42.47	34,429,343	80.83
T24A163c	23,781,477	7.1	94.20	42.45	38,534,448	81.02

均在 93.85%以上, GC 含量均高于 42.44%, 说明测序结果准确可靠。分别将各样品的唯一映射数据比对至参考基因发现, 总映射率为 80.83%~92.16%, 说明测序后的数据质量高、数据量丰富, 可满足后续生物信息学分析的要求。

为阐明差异表达基因在干旱胁迫下对马铃薯生

长发育的影响机制, 本研究对 A90 与 A163 的 RNA-Seq 数据进行分析, 发现 2 份材料中共有 2680 个共表达差异基因(图 3-A)。在 A90 中, 1186 个基因上调, 1494 个基因下调; 在 A163 中, 1179 个基因上调, 1501 个基因下调(图 3-B), 表明这些基因是抗旱性差异的关键调控基因。

2.5 GO 和 KEGG 对 DEGs 的功能富集结果

进一步对上述 2680 个 DEGs 进行 GO 与 KEGG 富集分析。GO 富集分析(图 4-A)表明, 在生物过程中, DEGs 共富集到 17 个通路, 其中主要富集在代谢过程、细胞过程、单一生物过程中; 在细胞成分中, DEGs 共富集到 15 个通路, 其中主要富集在膜、细胞、细胞组分、细胞器中; 在分子功能方面, DEGs 共富集到 12 个通路, 其中主要富集

在结合、催化活性中。KEGG 富集结果(图 4-B)显示, DEGs 主要富集在苯丙酸生物合成、植物激素信号传导、光合作用-天线蛋白、角质层、木栓层和蜡的生物合成、 α -亚麻酸代谢、甘油脂质代谢等通路中。A90 与 A163 相比, DEGs 可能通过影响信号传导、代谢途径、光合作用、修复物理屏障等方面导致基因表达发生变化, 从而调控二倍体马铃薯材料的抗旱性。

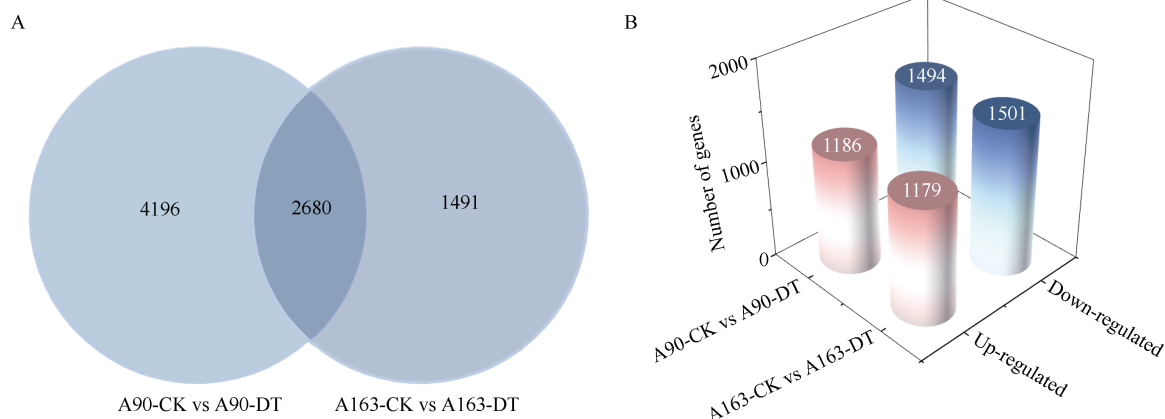
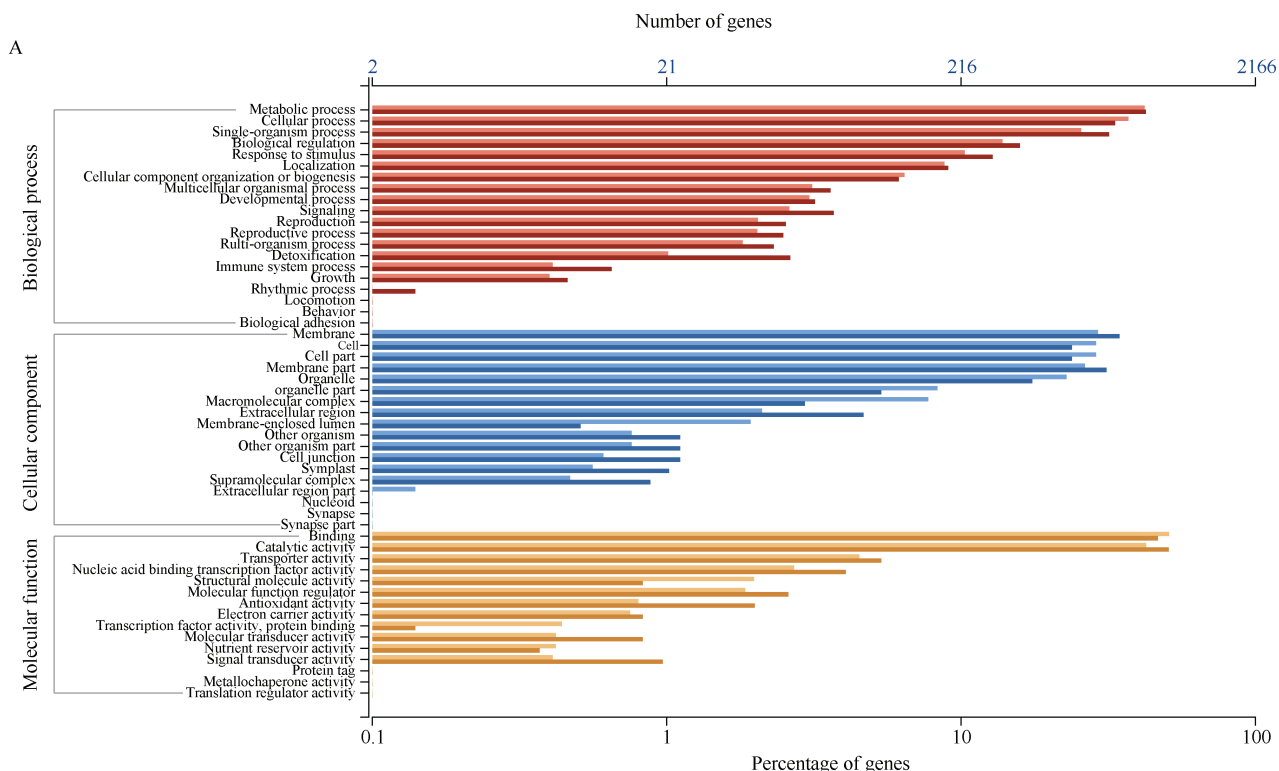


图 3 抗旱性不同的马铃薯材料转录组结果

Fig. 3 Transcriptome results of potato accessions with differing drought resistance

CK: 干旱胁迫 0 h 的材料转录组结果; DT: 干旱胁迫后的材料转录组结果。

CK: transcriptome data at 0 h of drought stress; DT: transcriptome data after drought stress.



(图 4)

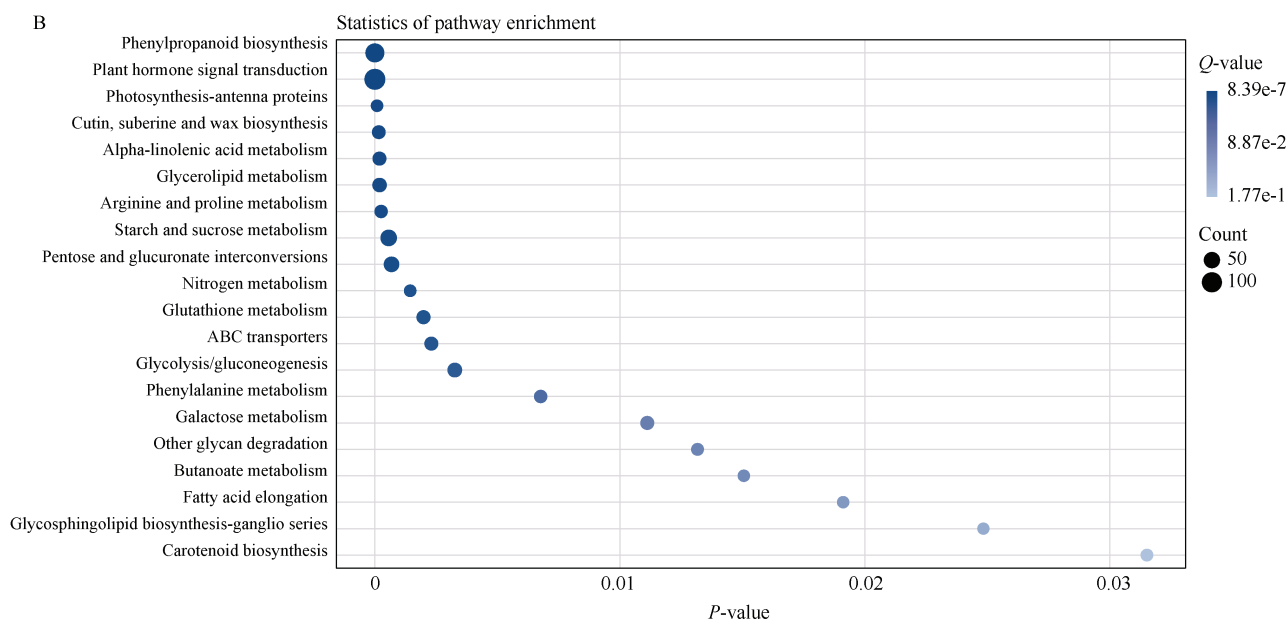


图 4 GO (A)与 KEGG (B)富集统计结果

Fig. 4 GO (A) and KEGG (B) enrichment statistical results

2.6 抗旱候选基因的筛选

根据功能注释筛选出的 DEGs, 发现在信号传导中 DEGs 富集较多, 本研究进一步筛选信号传导通路中的抗旱候选基因。结果表明, 在 IAA 信号传导途径中, 共有 29 个 DEGs 参与其调控网络, 涵盖

多个基因家族, 如图 5-A 所示, 主要包括 small auxin-up RNA (SAUR)、auxin-induced protein (AUX/IAA)、auxin transporter-like protein (LAX)、auxin-repressed 12.5 kD protein-like (APR)、auxin-responsive protein (IAA)、auxin-binding protein (ABP)、auxin

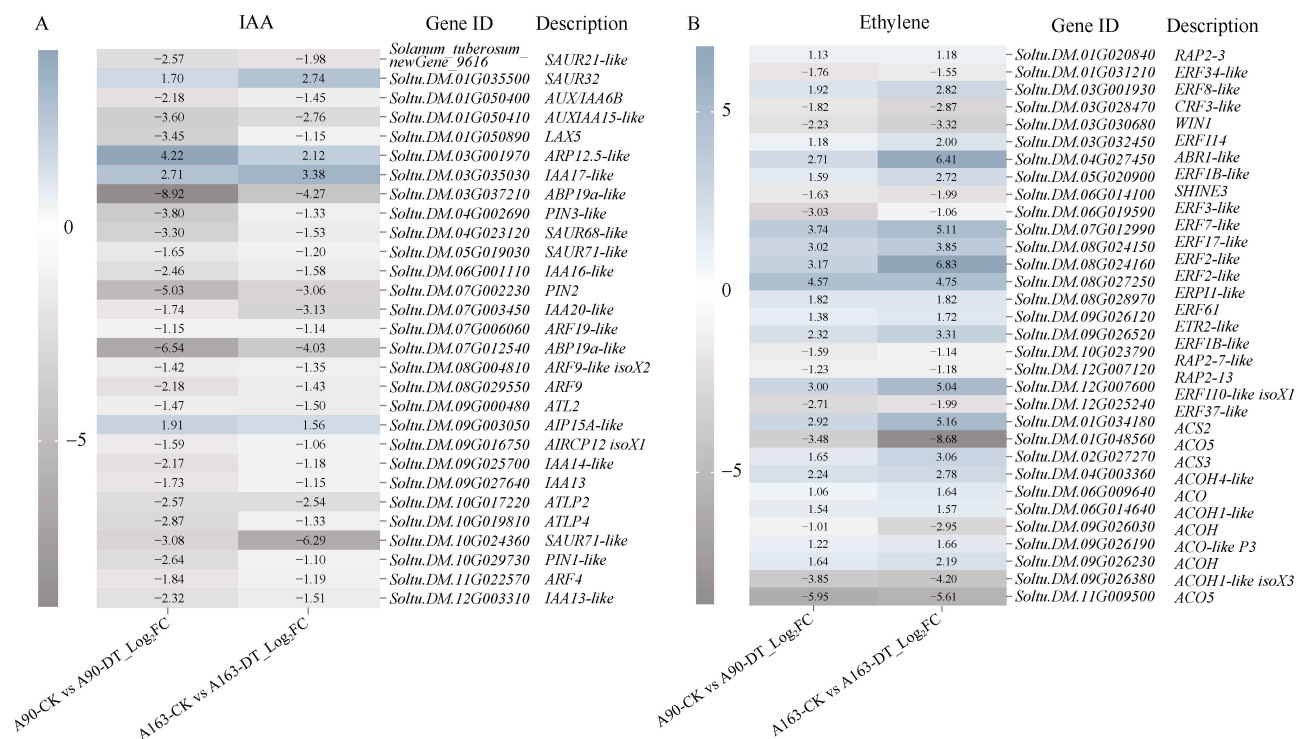


图 5 A90 与 A163 转录组中 IAA 与乙烯信号通路差异表达基因热图

Fig. 5 Heatmap of differentially expressed genes involved in IAA and ethylene signaling pathways in A90 and A163

CK: 干旱胁迫 0 h 植株; DT: 干旱胁迫 24 h 植株。Description is gene ID 的注释。

CK: plants under drought stress for 0 h; DT: plants under drought stress for 24 h. Description is a comment for the gene ID.

efflux carrier component (PIN), 以上基因家族在 IAA 信号传导途径中发挥着关键作用, 涉及植物生长发育等方面。在乙烯信号传导通路中, 共有 32 个 DEGs 参与其调控网络, 如图 5-B 所示, 主要涉及以下基因家族: ethylene-responsive transcription factor (ERF、WIN、SHINE)、1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase (ACO)、1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase homolog (ACOH)。为了验证 RNA-Seq 数据准确性, 选取 9 个表达差异大的基因进行 qRT-PCR 验证。

2.7 抗旱候选基因的 qRT-PCR 验证

为验证 RNA-Seq 研究中的表达模式, 本研究从候选基因中选择差异表达不同的 9 个基因(3 个 IAA 家族、1 个 SAURs 和 5 个 ERFs 基因), 利用 qRT-PCR 进行验证分析, 结果见图 6。上述 9 个基因与转录组测序结果的表达量变化虽存在一定差异, 但基因整体变化趋势基本一致, 表明转录组数据真实有效,

证明生长素与乙烯信号通路参与马铃薯植株抗旱性的调控。其中 *SAUR71-like*、*ERF2-like*、*ABR1-like* (*ABA repressor 1*)、*ERF7-like* 不仅在转录组测序中差异表达量大, 而且在 qRT-PCR 中的基因差异表达量也大。

3 讨论

马铃薯是全球第四大粮食作物, 属于浅根系作物, 对水分亏损十分敏感。当马铃薯受到干旱胁迫时, 其生长发育和产量将受到严重影响^[21]。而二倍体马铃薯材料遗传背景简单, 筛选抗旱材料, 研究其转录组差异, 对解析马铃薯抗旱机制、培育马铃薯抗旱品种具有重要意义。

本研究发现, 干旱胁迫与正常生长的二倍体马铃薯植株相比, Pro、叶绿素、MDA 含量, 以及抗氧化酶活性(POD、SOD、CAT)均显著升高, 复水后单株产量与 MDA 含量整体呈负相关, 与叶绿素

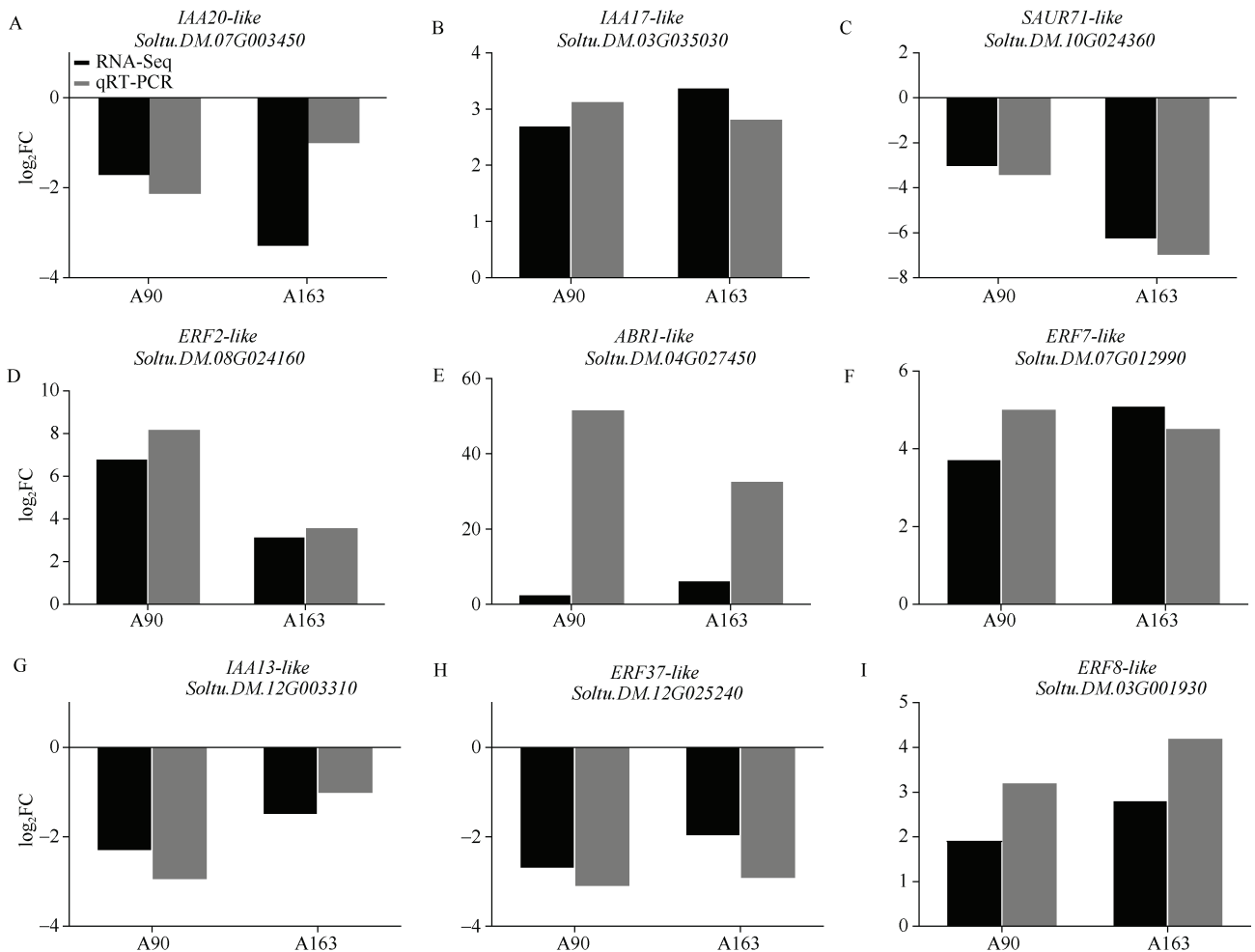


图 6 转录组数据的 qRT-PCR 验证

Fig. 6 qRT-PCR validation of transcriptome data

含量、抗氧化酶活性、Pro 含量呈正相关, 这与人研究结果一致^[22-24]。在干旱胁迫条件下, 上述 7 个指标的变异系数均有明显变化, 可通过这些指标辅助评价抗旱等级, 更有利于抗旱马铃薯材料的筛选。采用多个指标进行综合评价才能全面地评价作物抗旱性的强弱, 结果更具有说服力, 目前大部分研究是通过计算隶属函数综合评价作物的抗旱性, 如利用抗氧化酶活性、脯氨酸含量等 19 个指标的隶属函数值综合评价了 8 份小麦品种抗旱耐盐胁迫等级^[25]; 通过发芽率、发芽势等 8 个指标的隶属函数值综合评价了 20 种国内外紫花苜蓿品种抗旱等级^[26]; 运用 15 个主要农艺性状、产量性状和品质性状的隶属函数综合评价了 80 份四倍体种质抗旱等级^[27]; 通过产量相关性分析评估了 121 份马铃薯二倍体材料^[28], 但通过多个指标综合评价二倍体马铃薯的抗旱性研究较少。本研究表明, 脯氨酸含量、超氧化物歧化酶活性、过氧化氢酶活性、叶绿素含量、丙二醛含量、单株产量与抗旱综合评价值 D 之间呈极显著相关, 进一步利用聚类分析对材料进行分类, 成功筛选出抗旱材料 A90 与 A204。

对抗旱材料 A90 与对干旱敏感的材料 A163 整株进行转录组测序与差异基因 GO 和 KEGG 富集分析。GO 富集分析表明, DEGs 主要富集在代谢途径、细胞过程、结合、催化活性中, 这与李慧楠等^[29]在干旱胁迫下对芋头转录组 GO 功能分类结果相似, 表明这些功能在马铃薯植株响应干旱胁迫中确实发挥着重要作用。KEGG 富集分析显示, 在干旱胁迫下, DEGs 参与了许多与植物抗旱性相关的代谢通路、信号传导、苯丙类生物合成、碳代谢, 表明马铃薯在受到干旱胁迫时, 其响应机制复杂多样, 涉及许多信号传导和代谢途径。进一步分析发现, 在生长素与乙烯信号通路传导中涉及的 DEGs 最多。

ERF 是受乙烯信号调节的转录因子^[30], 目前研究表明, 该家族转录因子可通过参与激素、脂质、代谢物合成、活性氧清除等多种生物过程提高植物的抗逆性, 如小麦 *TaERF3*、水稻 *OsERF101*、苹果 *MdERF38*、甘蔗 *SodERF3* 可响应干旱胁迫^[31-34]。通过转录组数据分析发现, 乙烯信号传导通路中大部分基因为 ERFs 家族基因, 说明 ERF 家族基因可响应干旱胁迫。进一步分析发现, *ERF2-like*、*ABR1-like* (*ABA repressor 1*)、*ERF7-like* 在 A90 与 A163 中表达差异较大, 其中 *ABR1* 正向调控植物的抗旱性^[35-36];

ERF2 参与乙烯信号传导、调控种子萌发、提高植物抗病性^[37-38]; *ERF7* 虽然抗旱功能尚不明确, 但其在 RNA-Seq 中差异表达显著。因此, 推测 *ERF2*、*ABR1*、*ERF7* 在干旱胁迫下通过表达量上调来调节信号传导, 从而正调控马铃薯抗旱性, 所以这 3 个基因可作为抗旱候选基因。

AUX/IAA 是生长素早期响应的基因家族, 其转录翻译成的蛋白质可以与生长素响应因子特异结合来调控生长素响应基因的表达, 在植物信号转导过程中具有重要作用^[39]。目前研究发现, AUX/IAA 转录因子表达受干旱胁迫诱导。在水稻中, *OsIAA4*、*OsIAA20* 和 *OsIAA18* 参与抗旱调控^[40-42]; 在白三叶草中, *TrIAA18* 可增强拟南芥抗旱性^[43]; 在马铃薯中, *StIAA2* 与 *StIAA9* 分别调控植株生长发育与块茎形成^[44-45]。但对 AUX/IAA 响应干旱胁迫的研究十分匮乏, 本研究发现, *IAA20-like*、*IAA17-like* 在 A90 与 A163 中存在显著差异, 已有研究表明 *IAA20* 可参与抗旱调控, *IAA17* 可以通过黄醇酮的生物合成来提高植物耐盐性^[46], 但在马铃薯上尚未有研究表明这 2 个基因与抗旱有关, 因此推测 *IAA20-like* 与 *IAA17-like* 可通过生物合成、信号传导、根系发育来响应马铃薯干旱胁迫, 所以上述 2 个基因初步定为抗旱候选基因。SAURs 也是植物生长素早期响应基因家族中的重要成员, 参与生长素信号转导。目前研究发现, 花生 *AhSAUR3*、杨树 *PtSAUR8*、小麦 *TaSAUR75* 等可响应干旱胁迫^[47-49], 而对马铃薯 SAUR 家族在干旱胁迫中的功能研究较少。本研究中 *SAUR71-like* 在干旱胁迫下有显著响应, 尽管目前对该基因研究尚不明确, 但其也是值得深入研究的抗旱关键基因。

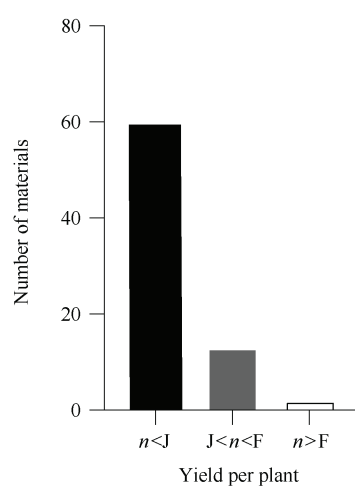
4 结论

从马铃薯二倍体栽培种 PHU-STN 杂种后代中筛选出了抗旱材料 A90 与 A204, 并对 A90 (抗旱性强) 与 A163 (抗旱性弱) 进行 RNA-Seq 分析, 结合 qRT-PCR 进一步筛选得到 IAA 感受蛋白基因 *IAA20-like* (*Soltu.DM.07G003450*)、*IAA17-like* (*Soltu.DM.03G035030*)、*SAUR71-like* (*Soltu.DM.10G024360*) 及乙烯信号通路转录因子基因 *ERF2-like* (*Soltu.DM.08G024160*)、*ABR1-like* (*Soltu.DM.04G027450*)、*ERF7-like* (*Soltu.DM.07G012990*), 这些基因在干旱胁迫下通过信号传导响应干旱胁迫, 可作为抗旱候选基因进一步深入研究。

References

- [1] Nadeem M, Li J J, Yahya M, et al. Research progress and perspective on drought stress in legumes: a review. *Int J Mol Sci*, 2019, 20: 2541.
- [2] Liu N, Zhao R M, Qiao L, et al. Growth stages classification of potato crop based on analysis of spectral response and variables optimization. *Sensors*, 2020, 20: 3995.
- [3] Nasir M W, Toth Z. Effect of drought stress on potato production: a review. *Agronomy*, 2022, 12: 635.
- [4] Obidiegwu J E, Bryan G J, Jones H G, et al. Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 542.
- [5] Fang G N, Yang S W, Ruan B P, et al. Research progress on physiological, biochemical, and molecular mechanisms of potato in response to drought and high temperature. *Horticulturae*, 2024, 10: 827.
- [6] 郑太波, 张一宁, 李红兵, 等. 马铃薯块茎膨大期叶片响应干旱与复水的转录组分析. *西北农业学报*, 2024, 33: 1448–1461. Zheng T B, Zhang Y N, Li H B, et al. Transcriptome analysis of leaf response to drought and rehydration in potato tuber during bulking stage. *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2024, 33: 1448–1461 (in Chinese with English abstract).
- [7] 李世贵. 马铃薯响应干旱胁迫的染色质可及性分析及 *StNF-Y* 基因功能研究. 甘肃农业大学博士学位论文, 甘肃兰州, 2022. Li S G. Analysis of Chromatin Accessibility Response to Drought Stress and Functional Study of *StNF-Y* Gene in Potato. PhD Dissertation of Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu, China, 2022 (in Chinese with English abstract).
- [8] 简银巧, 李广存, 段绍光, 等. 马铃薯双单倍体产生的研究进展. In: 马铃薯产业与美丽乡村, 2020. pp186–190. Jian Y Q, Li G C, Duan S G, et al. Research progress on the production of potato haploid. In: *Potato Ind Beautiful Countryside*, 2020. pp186–190.
- [9] Bethke P C, Halterman D A, Francis D M, et al. Diploid potatoes as a catalyst for change in the potato industry. *Am J Potato Res*, 2022, 99: 337–357.
- [10] 杜敏晴, 伍仁军, 杨民烽, 等. 烘干称重法与 TDR 法观测土壤湿度的比较研究. *水土保持应用技术*, 2018(4): 7–9. Du M Q, Wu R J, Yang M F, et al. Comparative study on observation of soil moisture by drying weighing method and TDR method. *Technol Soil Water Conserv*, 2018(4): 7–9 (in Chinese).
- [11] 李绍军, 龚月桦, 王俊儒, 等. 关于茛三酮法测定脯氨酸含量中脯氨酸与茛三酮反应之探讨. *植物生理学通讯*, 2005, 41: 365–368. Li S J, Gong Y H, Wang J R, et al. Discussion on the reaction between proline and indanone in the determination of proline content by indanone method. *Plant Physiol Commun*, 2005, 41: 365–368 (in Chinese with English abstract).
- [12] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000. Li H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese).
- [13] 唐鑫华, 曲自成, 张霞, 等. 块茎形成期浇灌稳态铁盐对马铃薯生理和产量的影响. *中国农业科技导报*, 2018, 20(8): 7–15. Tang X H, Qu Z C, Zhang X, et al. Effect of irrigating steady-state iron salts on potato physiology and yield during Tuber formation stage. *J Agric Sci Technol*, 2018, 20(8): 7–15 (in Chinese with English abstract).
- [14] 李建武. 水分胁迫对马铃薯生理生化特性的影响. 甘肃农业大学硕士学位论文, 甘肃兰州, 2005. Li J W. Effects of Water Stress on Physiological and Biochemical Characteristics of Potato. MS Thesis of Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu, China, 2005 (in Chinese with English abstract).
- [15] 努尔凯麦尔·木拉提, 杨亚杰, 帕尔哈提·阿布都克日木, 等. 小麦叶绿素含量测定方法比较. *江苏农业科学*, 2021, 49(9): 156–159. Nurkaimar M, Yang Y J, Parhati A, et al. Comparative study on determination methods of chlorophyll content in wheat. *Jiangsu Agric Sci*, 2021, 49(9): 156–159 (in Chinese with English abstract).
- [16] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导(第 2 版). 广州: 华南理工大学出版社, 2006. Chen J X, Wang X F. Experimental Instruction of Plant Physiology, 2nd edn. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2006 (in Chinese).
- [17] 赵媛媛. 马铃薯抗旱资源的筛选及抗旱相关基因的鉴定. 东北农业大学硕士学位论文, 黑龙江哈尔滨, 2017. Zhao Y Y. Screening of Potato Drought Resistance Resources and Identification of Drought Resistance Genes. MS Thesis of Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang, China, 2017 (in Chinese with English abstract).
- [18] 赵明辉, 白雅梅, 吕文河. 离体条件下评价二倍体马铃薯 (*Solanum phureja* × *S. stenotomum*) 耐盐性. *核农学报*, 2020, 34: 1–9. Zhao M H, Bai Y M, Lyu W H. In vitro evaluation of salt tolerance of diploid potato (*Solanum phureja* × *S. stenotomum*). *J Nucl Agric Sci*, 2020, 34: 1–9 (in Chinese with English abstract).
- [19] Rahayu N I, Muktiarni M, Hidayat Y. An application of statistical testing: a guide to basic parametric statistics in educational research using SPSS. *ASEAN J Sci Eng*, 2024, 4: 569–582.
- [20] Mavrevski R, Traykov M, Trenchev I, et al. Approaches to modeling of biological experimental data with GraphPad prism software. *WSEAS Trans Syst Control*, 2018, 13: 242–247.
- [21] 季香林. 二倍体马铃薯种质资源抗旱性评价及抗旱基因的初步挖掘. 东北农业大学硕士学位论文, 黑龙江哈尔滨, 2022. Ji X L. Drought Resistance Evaluation of Diploid Potato Germplasm Resources and Preliminary Mining of Drought Resistance Genes. MS Thesis of Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang, China, 2022 (in Chinese with English abstract).
- [22] Feng D, Liu W X, Chen K, et al. Exogenous substances used to relieve plants from drought stress and their associated underlying mechanisms. *Int J Mol Sci*, 2024, 25: 9249.
- [23] 张武. 马铃薯叶绿素含量、CAT 活性与品种抗旱性关系的研究. *农业现代化研究*, 2007, 28: 622–624. Zhang W. Relations between chlorophyll content, CAT activity of potato and drought resistance of variety. *Res Agric Mod*, 2007, 28: 622–624 (in Chinese with English abstract).
- [24] Manavalagan N, Nivethitha T, Manonmani V. Unraveling effect

- of seed priming with phytohormones and polyamines in alleviating drought stress in maize: its impacts on growth, physiology and yield at seedling and reproductive phase. *Trop Plant Biol*, 2025, 18: 58.
- [25] 胡润慧, 汪军成, 司二静, 等. 小麦苗期耐旱耐盐种质筛选及抗旱耐盐综合评价. *作物学报*, 2025, 51: 2371–2386.
- Hu R H, Wang J C, Si E J, et al. Screening of drought and salt tolerant germplasm during wheat seedling stage and comprehensive evaluation of drought and salt tolerance. *Acta Agron Sin*, 2025, 51: 2371–2386 (in Chinese with English abstract).
- [26] 贾秉鑫, 余香雪, 马旭杰, 等. 20 种紫花苜蓿萌发期抗旱性综合评价. *中国饲料*, 2025(11): 166–171.
- Jia B X, Yu X X, Ma X J, et al. Comprehensive evaluation of drought resistance of 20 alfalfa species at germination stage. *China Feed*, 2025(11): 166–171 (in Chinese with English abstract).
- [27] 张莹, 李成举, 刘寅笃, 等. 80 份国际马铃薯中心引进的马铃薯种质资源抗旱性鉴定及评价指标的筛选. *江西农业大学学报*, 2024, 46: 1124–1137.
- Zhang Y, Li C J, Liu Y D, et al. Identification of drought resistance and screening of evaluation indexes of 80 potato germplasm resources introduced by CIP. *Acta Agric Univ Jiangxiensis*, 2024, 46: 1124–1137 (in Chinese with English abstract).
- [28] 高春燕, 秦军红, 徐建飞, 等. 基于联合分析方法的二倍体马铃薯群体抗旱性评价. *植物遗传资源学报*, 2021, 22: 1542–1549.
- Gao C Y, Qin J H, Xu J F, et al. Evaluation of drought resistance of diploid potato population based on conjoint analysis method. *J Plant Genet Resour*, 2021, 22: 1542–1549 (in Chinese with English abstract).
- [29] 李慧楠, 何芳练, 邱祖杨, 等. 干旱胁迫下芋叶片转录组分析. *南方农业学报*, 2025, 56: 1056–1069.
- Li H N, He F L, Qiu Z Y, et al. Transcriptome analysis of taro (*Colocasia esculenta*) leaves under drought stress. *J South Agric*, 2025, 56: 1056–1069 (in Chinese with English abstract).
- [30] Chen C, Zhang M, Zhang M Y, et al. ETHYLENE-INSENSITIVE 3-LIKE 2 regulates β -carotene and ascorbic acid accumulation in tomatoes during ripening. *Plant Physiol*, 2023, 192: 2067–2080.
- [31] Rong W, Qi L, Wang A Y, et al. The ERF transcription factor TaERF3 promotes tolerance to salt and drought stresses in wheat. *Plant Biotechnol J*, 2014, 12: 468–479.
- [32] Jin Y, Pan W Y, Zheng X F, et al. OsERF101, an ERF family transcription factor, regulates drought stress response in reproductive tissues. *Plant Mol Biol*, 2018, 98: 51–65.
- [33] An J P, Zhang X W, Bi S Q, et al. The ERF transcription factor MdERF38 promotes drought stress-induced anthocyanin biosynthesis in apple. *Plant J*, 2020, 101: 573–589.
- [34] Trujillo L E, Sotolongo M, Menéndez C, et al. SodERF3, a novel sugarcane ethylene responsive factor (ERF), enhances salt and drought tolerance when overexpressed in tobacco plants. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49: 512–525.
- [35] Sun L J, Dong X X, Song X S. *PtrABR1* increases tolerance to drought stress by enhancing lateral root formation in *Populus trichocarpa*. *Int J Mol Sci*, 2023, 24: 13748.
- [36] 孙立娇. 毛果杨 *PtrABR1* 转录因子响应干旱胁迫的分子机制研究. 东北林业大学博士学位论文, 黑龙江哈尔滨, 2023.
- Sun L J. Molecular Mechanism of *PtrABR1* Transcription Factor Response to Drought Stress in *Populus tomentosa*. PhD Dissertation of Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang, 2023 (in Chinese with English abstract).
- [37] Yang H H, Sun Y G, Wang H X, et al. Genome-wide identification and functional analysis of the ERF2 gene family in response to disease resistance against *Stemphylium lycopersici* in tomato. *BMC Plant Biol*, 2021, 21: 72.
- [38] Pirrello J, Jaimes-Miranda F, Sanchez-Ballesta M T, et al. Sl-ERF2, a tomato ethylene response factor involved in ethylene response and seed germination. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47: 1195–1205.
- [39] 李俊男, 燕晓杰, 李枢航, 等. 植物 AUX/IAA 基因家族研究进展. *中国农学通报*, 2018, 34(15): 89–92.
- Li J N, Yan X J, Li S H, et al. Plants AUX/IAA gene family: research progress. *Chin Agric Sci Bull*, 2018, 34(15): 89–92 (in Chinese with English abstract).
- [40] Jung H, Lee D K, Choi Y D, et al. *OsIAA6*, a member of the rice Aux/IAA gene family, is involved in drought tolerance and tiller outgrowth. *Plant Sci*, 2015, 236: 304–312.
- [41] Zhang A Y, Yang X, Lu J, et al. *OsIAA20*, an Aux/IAA protein, mediates abiotic stress tolerance in rice through an ABA pathway. *Plant Sci*, 2021, 308: 110903.
- [42] Wang F B, Niu H F, Xin D Q, et al. *OsIAA18*, an Aux/IAA transcription factor gene, is involved in salt and drought tolerance in rice. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 738660.
- [43] Qi T G, Yang W Q, Hassan M J, et al. Genome-wide identification of Aux/IAA gene family in white clover (*Trifolium repens* L.) and functional verification of *TrIAA18* under different abiotic stress. *BMC Plant Biol*, 2024, 24: 346.
- [44] Kloosterman B, Visser R G F, Bachem C W B. Isolation and characterization of a novel potato Auxin/Indole-3-Acetic Acid family member (*StIAA2*) that is involved in petiole hyponasty and shoot morphogenesis. *Plant Physiol Biochem*, 2006, 44: 766–775.
- [45] Gao J P, Cao X L, Shi S D, et al. Genome-wide survey of Aux/IAA gene family members in potato (*Solanum tuberosum*): identification, expression analysis, and evaluation of their roles in Tuber development. *Biochem Biophys Res Commun*, 2016, 471: 320–327.
- [46] Song Q, He F, Kong L F, et al. The IAA17.1/HSFA5a module enhances salt tolerance in *Populus tomentosa* by regulating flavonoid biosynthesis and ROS levels in lateral roots. *New Phytol*, 2024, 241: 592–606.
- [47] Liu Y Y, Xiao L N, Chi J X, et al. Genome-wide identification and expression of SAUR gene family in peanut (*Arachis hypogaea* L.) and functional identification of *AhSAUR3* in drought tolerance. *BMC Plant Biol*, 2022, 22: 178.
- [48] Chen F, Wang R J, Wu C J, et al. *SAUR8*, a small auxin-up RNA gene in poplar, confers drought tolerance to transgenic *Arabidopsis* plants. *Gene*, 2022, 837: 146692.
- [49] Guo Y, Jiang Q Y, Hu Z, et al. Function of the auxin-responsive gene *TaSAUR75* under salt and drought stress. *Crop J*, 2018, 6: 181–190.



附图 1 75 份材料的单株产量变化量频数分布图

Fig. S1 Frequency distribution of variation in single plant yield across 75 potato accessions

缩写同图 1。Abbreviation are the same as those given in Fig. 1.