

基于联合分析方法的二倍体马铃薯群体抗旱性评价

高春燕, 秦军红, 徐建飞, 段绍光, 卞春松, 金黎平, 李广存

(农业农村部薯类作物生物学和遗传育种重点实验室 / 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 马铃薯是世界第四大粮食作物, 其在应对世界粮食危机和营养不良等问题方面具有重要作用。马铃薯属于浅根系作物, 我国马铃薯主要种植在干旱半干旱地区, 其生长受干旱影响显著。因此, 培育抗旱品种对保证旱区马铃薯产量、提高水资源利用率具有重要意义。本研究分别在 2019-2020 年于网棚、大田、抗旱棚 3 个环境设正常灌溉和水分亏缺 2 个水分处理, 在收获时分别测定各处理下二倍体马铃薯群体各基因型的产量并计算抗旱系数, 通过差异显著性分析、相关性分析、方差分析和双标图分析等联合分析了该群体在 3 个环境下的抗旱性, 结果表明: 2020 年大田试验和 2020 年抗旱棚试验反映了群体各基因型在较轻程度干旱胁迫下的抗旱能力; 2019 年网棚试验反映了群体各基因型在较重程度干旱胁迫下的抗旱能力。在 2 种不同干旱胁迫程度下抗旱等级均一致的基因型有 58 个, 占群体总数的 47.93%。本研究为马铃薯群体重复多次的抗旱性评价提供了一定的理论依据; 筛选出的抗旱性材料可为后期研究马铃薯抗旱关键基因的定位、克隆及抗旱机制的解析奠定坚实的基础。

关键词: 马铃薯; 二倍体; 抗旱性; 评价; 联合分析

Evaluation of Drought Resistance of Diploid Potato Population Based on Conjoint Analysis Method

GAO Chun-yan, QIN Jun-hong, XU Jian-fei, DUAN Shao-guang,

BIAN Chun-song, JIN Li-ping, LI Guang-cun

(Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Tuber and Root Crop, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: Potato is ranking the world's fourth largest food crop which played an important role in ensuring global food crisis and malnutrition. Potatoes are shallow-rooted crops and sensitive to drought stress which are cultivated in arid and semi-arid areas in China. Breeding drought-resistant varieties is thus of great significance to ensure potato yield and improve water resource utilization in arid areas. In this study, two treatments of normal irrigation and deficit irrigation were set up, and the yield of each genotype of diploid potato population under different treatment was measured at harvest and the drought resistance coefficient was calculated. At harvest, the yield of each genotype of diploid potato population under each treatment was measured and the drought resistance coefficient was calculated, and the difference of the drought resistance of this population in three environments was analyzed by jointly with significance analysis, correlation analysis, and variance analysis and double plot analysis and so on. The results showed that the field experiment in 2020 and the drought-resistant greenhouse experiment in 2020 were suitable to reveal the drought resistance under mild drought stress conditions; the net greenhouse experiment in 2019 was suitable to reveal the drought resistance under severe drought stress condition. There were 58 genotypes with the same drought resistance level under the two different drought stress levels,

收稿日期: 2021-04-23 修回日期: 2021-05-04 网络出版日期: 2021-05-20

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210423002>

第一作者专业方向为马铃薯栽培生理, E-mail: 1850322163@qq.com; 秦军红为共同第一作者

通信作者: 李广存, 专业方向为马铃薯遗传育种, E-mail: liguangcun@caas.cn

基金项目: 宁夏回族自治区农业育种专项 (2019NYYZ01-1); 国家马铃薯产业技术体系项目 (CARS-9)

Foundation projects: Special Agricultural Breeding Project of Ningxia Hui Autonomous Region (2019NYYZ01-1), China Agriculture Research System (CARS-9)

accounting for 47.93% of the total population. The results provided certain theoretical basis for potato drought tolerance selection with several replications and the identified drought-resistant potato genotypes which laid a foundation for future research on isolation of important genes and dissection of drought resistance mechanisms.

Key words: potato; diploid; drought resistance; evaluation; conjoint analysis

马铃薯是仅次于水稻、小麦和玉米的第四大粮食作物,也是世界上第一大非谷物作物^[1]。马铃薯富含碳水化合物,还含有蛋白质、维生素和矿物质等人体必需营养元素^[2]。与小麦和水稻相比,马铃薯有更高的收获指数(>75%),在充足的灌溉条件下有更高的能源生产率(5600 kcal)^[3]。因此马铃薯是世界上减轻人类饥饿和贫困的最有希望的作物之一^[4]。

但由于马铃薯根系与其他作物相比较浅,耕层主要分布于地下 30 cm 以内^[5],所以更容易遭到干旱胁迫的威胁,因此,被认为是对于干旱最敏感的农作物。在大多数环境中,干旱常常会影响马铃薯植株、根和块茎的生长发育,导致其生长周期缩短,块茎数量和块茎尺寸减少^[6],从而降低马铃薯的产量,同时造成块茎质量的恶化^[7]。预计全球气候变暖将进一步加剧降水分布不均的现状,增加干旱发生的频率^[8],这对维持马铃薯的正常生产提出了严峻的挑战。

我国马铃薯主产区主要分布在干旱、半干旱地区,这些地区气候冷凉、光照充足、昼夜温差大,非常有利于马铃薯的生长发育和块茎淀粉的积累。但这些地区水资源缺乏,灌溉能力差,马铃薯的持续生产容易受到频繁发生的干旱胁迫的威胁^[9]。目前,培育高产抗旱马铃薯品种是从根本上解决这一问题的最主要最有效的途径,其对节约水资源,维持马铃薯产量的稳定及保证粮食安全具有重要意义。而对大量材料进行抗旱性评价与筛选则是育种工作正常开展的基础,为高产抗旱马铃薯品种的培育提供育种资源。

尽管大多数马铃薯普通栽培品种是四倍体,但超过 74% 的马铃薯资源是二倍体,二倍体马铃薯具有更广泛的遗传背景。此外,二倍体马铃薯通常自交不亲和,而四倍体马铃薯自交亲和,因此四倍体马铃薯更容易遭受近交衰退,且其复杂的遗传特性会导致优系选择效率大大降低,而利用二倍体马铃薯更容易分离抗旱基因并分析抗旱分子机制^[1, 10-11]。因此,二倍体可以作为马铃薯抗旱研究的有效材料。目前,大多数研究者对多次不同抗旱性评价数据的处理主要以计算平均值、方差分析等为主。秦军红等^[12]利用 AMMI 模型和 GGE 模型,以 318 份材料

2016 年和 2017 年 2 年的抗旱性评价结果为基础,分析了基因型、环境及二者互作对产量的影响,并结合抗旱指数筛选出抗旱性稳定且产量高的材料。本研究以二倍体马铃薯群体为材料,通过在收获时测量块茎产量,于 2019-2020 年利用自然环境评价法和人工环境评价法,进行了 3 次抗旱性评价。并结合使用多种数据分析方法联合分析了各基因型 3 次抗旱性评价结果,有助于全面准确的掌握所有数据所反映的真实情况,得到可靠的抗旱性材料,为培育抗旱品种提供遗传资源,为抗旱基因的定位、克隆及功能验证等研究奠定坚实的基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 二倍体抗旱分离群体(P3 群体)共计 121 个基因型由本实验室保存,该群体父本为抗旱材料 H145、母本为旱敏感材料 H214。母本是双单倍体和 *S. phureja* 的后代,其叶色浅绿、叶片较大、生长速度快;父本是 USW5337.3 和 772102.37 的后代,其叶色深绿、根系发达^[13]。

1.2 试验设计

1.2.1 2019 年网棚抗旱性试验 试验于河北省张家口市察北管理区四分场试验基地(41°27'50" N, 115°3'23" E, 海拔 1358 m)的网棚中进行,网棚不能遮阳挡雨,可防虫。2019 年 5 月 10 日播种,9 月 21-22 日收获。试验土壤为栗钙土,多为砂性。采用随机区组设计,分为浇水(滴灌)和不浇水(自然雨养)2 个处理。每个处理 3 个重复(随机分布),每个重复种 4 株。同一材料重复 4 株之间的距离为 20 cm,同行不同材料之间的株距为 100 cm,行距为 90 cm。

1.2.2 2020 年大田抗旱性试验 试验地点为河北省张家口市察北管理区四分场试验基地大田,试验设计均同 2019 年网棚,但 2020 年的降雨量要多于 2019 年,所以干旱胁迫程度不同。于 2020 年 5 月 11 日播种,9 月 17-18 日收获。

1.2.3 2020 年抗旱棚抗旱性试验 试验于河北省张家口市察北管理区改良分中心抗旱棚(41°25'13"

N, 114°55'55" E, 海拔 1400 m) 进行。2020 年 5 月 14 日播种, 9 月 11-12 日收获。试验采用盆栽法, 花盆规格: 高度 × 口径 × 底径为 28.5 cm × 24 cm × 26.5 cm, 基质为椰糠: 草炭: 土 = 2 : 2 : 1, 每盆播种 1 个种薯。试验分为水分亏缺和正常灌溉 2 个处理, 其中水分亏缺处理属于重度胁迫处理^[14], 每个处理 3 个重复。利用土壤水分测定仪 (L99-TWS-2, 杭州路格科技有限公司) 实时监测花盆基质含水量, 通过人工补水使各水分处理的基质含水量维持在设定范围 (表 1)。

表 1 不同时期各处理基质相对含水量

Table 1 The relative water content of the substrates in different treatment and periods (%)

处理 Treatment	苗期 Seedling stage	块茎形成期 Tuber formation period	块茎膨大期 Tuber bulking stage	淀粉积累期 Starch accumulation period
正常 Normal	55~95	65~95	70~95	50~95
胁迫 Stress	30~40	30~40	30~40	30~40

以上所有试验均在收获时调查各重复株数、单株块茎产量, 并计算各基因型的抗旱系数 (胁迫产量 / 正常产量), 对其进行抗旱性评价。

1.3 数据统计分析

利用 Excel 整理数据; 利用 GraphPad Prism 8 对数据进行描述性统计; 利用 R 包 ggplot2 进行差异显著性分析; 用 R 包 corplot 进行相关性分析; 用 R 函数 shapiro.test 进行正态性检验; 用 R 包 rcompanion 进行双因素非参数检验; 用 R 包 lme4

计算广义遗传力 ($\text{blup} \leftarrow \text{lmer}(\text{TRAIT} \sim (1|\text{LINE}) + (1|\text{LOC}))$); 其中 TRAIT 代表抗旱系数, LINE 代表 121 个基因型, LOC 代表 3 个试验环境, 分别为 2019 年网棚, 2020 年大田和 2020 年抗旱棚)、用 R 包 GGEBiplotGUI 进行双标图分析; 用 R 包 stats 中的 hclust 函数进行系统聚类, 距离计算方法采用离差平方和法; 利用软件 Photoshop CC 2019 对图片进行组合。

2 结果与分析

2.1 不同评价结果的比较

首先对产量及抗旱系数做简单的统计分析 (表 2)。结果表明, 3 个环境 2 种水分处理下产量的变异系数 (CV) 值均相近, 且大于同一环境抗旱系数的 CV 值; 另外露地种植 (2019 年网棚和 2020 年大田) 的产量及抗旱系数的 CV 值均大于盆栽种植 (2020 年抗旱棚)。在干旱胁迫下, 2019 年网棚平均产量损失率为 49.87%; 2020 年大田和 2020 年抗旱棚的平均产量损失率分别为 25.16% 和 23.13%; 这与 2019 年干旱胁迫程度比 2020 年的更严重相一致 (2019 年和 2020 年 5-9 月的降雨量分别为 316.3 mm 和 409.5 mm, 并且在马铃薯块茎发育的关键时期 (7 月和 8 月), 2020 年的降雨量比 2019 年多 132.8 mm)。2020 年大田和 2020 年抗旱棚抗旱系数的平均值相近, 分别为 0.79 和 0.80, 大于 2019 年网棚的抗旱系数平均值 0.52, 这说明产量损失率随着干旱胁迫严重程度的增大而增大, 所以抗旱系数更小。2019 年网棚胁迫产量和抗旱系数的最小值均为 0, 而 2020 年 2 次

表 2 产量及抗旱系数的描述性统计

Table 2 Descriptive statistics of yield and drought resistance coefficient

项目 Item	类别 Category	变异系数 (%) CV	平均值 Mean	标准差 SD	标准误差 SE	最小值 Min.	最大值 Max.	极差 Range
2019 年网棚 2019-wp	正常产量 (g)	52.79	523.2	276.2	25.11	118.1	2149	2031
	胁迫产量 (g)	53.48	262.3	140.3	12.75	0	984.2	984.2
	抗旱系数	36.86	0.52	0.20	0.02	0	1.35	1.35
2020 年大田 2020_dt	正常产量 (g)	53.07	480.5	255	23.18	16.67	1452	1436
	胁迫产量 (g)	54.47	359.6	195.9	17.81	13.33	844.2	830.8
	抗旱系数	36.53	0.79	0.29	0.03	0.20	2.34	2.15
2020 年抗旱棚 2020_khp	正常产量 (g)	31.41	216.6	68.02	6.19	93.33	363.3	270
	胁迫产量 (g)	30.37	166.5	50.56	4.60	56.67	283.3	226.7
	抗旱系数	26.04	0.80	0.21	0.02	0.31	1.49	1.18

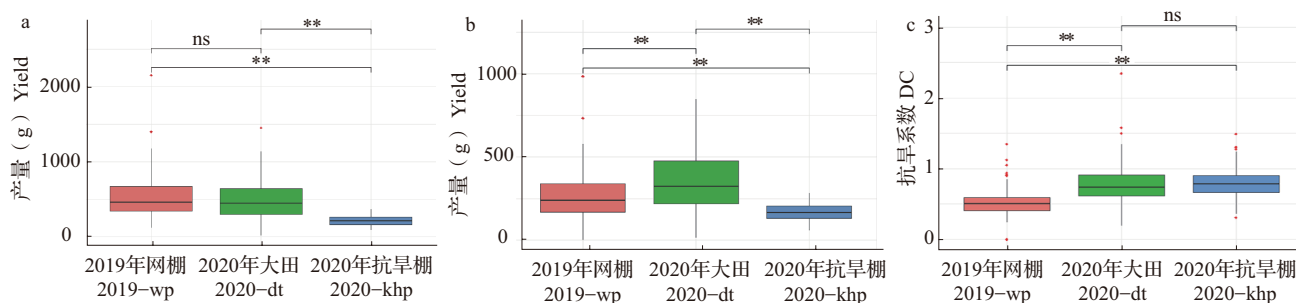
正常产量: 正常灌溉处理下的产量; 胁迫产量: 水分亏缺处理下的产量。下同

Normal yield: Yield under normal irrigation treatment, Stress yield: Yield under water deficit treatment, 2019-wp: 2019 Net shelter, 2020_dt: 2020 Open field, 2020_khp: 2020 Rain-proof shelter resistant shed. The same as below

试验结果中产量和抗旱系数的最小值未见这种极端情况。2019 年网棚正常处理和胁迫处理下产量的极差分别为 2031 和 984.2, 均大于 2020 年大田相应处理下产量的极差 (1436 和 830.8); 2019 年网棚抗旱系数的极差 (1.35) 却小于 2020 年大田抗旱系数的极差 (2.15)。这说明严重干旱胁迫会导致极端值的出现, 且会缩小群体抗旱系数的变异范围。

对产量及抗旱系数做差异显著性分析结果表明, 2019 年网棚和 2020 年大田正常产量没有显著差异; 2020 年抗旱棚正常产量与前两者均差异显著, 且其正常产量的分布范围和中位数均小于前两

者 (图 1), 说明这两种种植方式对马铃薯正常产量影响显著。3 次抗旱性评价试验的胁迫产量均差异显著, 其中, 2020 年大田试验胁迫产量的分布范围及中位数均大于 2019 年网棚试验的, 这与 2020 年自然降雨量比 2019 年更多, 干旱胁迫程度更轻的实际情况相符, 也说明严重干旱胁迫会缩小各基因型产量的差距。2020 年大田与 2020 年抗旱棚的抗旱系数没有显著差异, 且它们抗旱系数的分布范围及中位数均大于 2019 年网棚的, 说明严重干旱胁迫不仅会整体上减小各基因型的抗旱系数值, 还会降低群体各基因型抗旱系数的离散程度。



a: 正常产量; b: 胁迫产量; c: 抗旱系数; ns: 差异不显著; **: 差异在 $P < 0.01$ 水平极显著

a: Normal yield, b: Stress yield, c: Drought resistance coefficient, ns: Insignificant difference, **: Difference is extremely significant at the $P < 0.01$ level

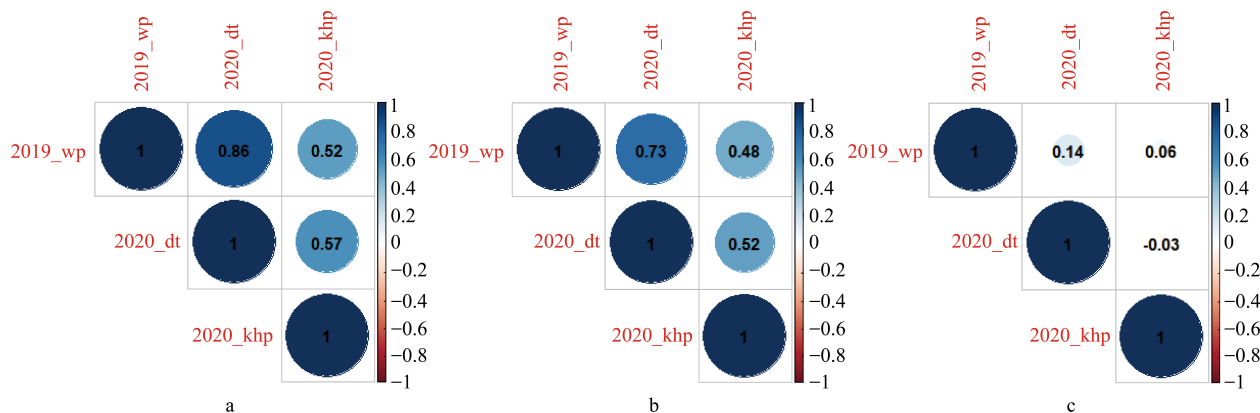
图 1 产量及抗旱系数的差异显著性分析

Fig.1 Analysis on the significant difference of yield and drought resistance coefficient

2.2 不同评价结果的关系

对产量及抗旱系数分别进行相关性分析, 结果表明, 2020 年大田和 2019 年网棚的相关性最高, 正常产量的相关系数为 0.86, 胁迫产量的相关系数为 0.73, 抗旱系数的相关系数为 0.14, 这也与试验地点的实际情况相符合。2020 年抗旱棚分别与 2019 年

网棚及 2020 年大田正常产量的相关系数为 0.52 和 0.57, 胁迫产量的相关系数为 0.48 和 0.52。3 个环境两两之间抗旱系数的相关性程度均很低, 且 2020 年抗旱棚的抗旱系数与 2019 年网棚的呈正相关, 与 2020 年大田的呈负相关 (图 2)。



a: 正常产量; b: 胁迫产量; c: 抗旱系数; 2019_wp: 2019 年网棚; 2020_dt: 2020 年大田; 2020_khp: 2020 年抗旱棚

a: Normal yield, b: Stress yield, c: Drought resistance coefficient, 2019_wp: 2019 net shed, 2020_dt: 2020 field, 2020_khp: 2020 drought-resistant shed

图 2 产量及抗旱系数的相关性分析

Fig.2 Correlation analysis of yield and drought resistance coefficient

对产量及抗旱系数分别做方差分析,并计算广义遗传力(表3)。经过正态性检验发现,正常产量、胁迫产量和抗旱系数均不满足正态性,又因为是基因型和试验批次两个因素,所以使用 MannWhitney 统计量进行双因素方差分析的非参数检验。结果发现基因型和试验批次对正常产量和胁迫产量均有显著影响,但二者之间的互作对其没有显著影响。试

验批次对抗旱系数有显著影响,基因型以及二者之间的互作则对其没有显著影响。这说明该群体各基因型的抗旱能力受试验批次的影响很大,这是由于其广义遗传力极低(14.01%)。而正常产量和胁迫产量的广义遗传力分别为 78.70% 和 72.94%,这说明产量受遗传因素的影响比较大,并且在干旱胁迫下,遗传因素所占表型总变异的比例有所降低。

表 3 产量及抗旱系数的方差分析及广义遗传力的计算

Table 3 Analysis of variance of yield and drought resistance coefficient and calculation of generalized heritability

项目 Item	变异源 Source of variation	自由度 Df	离差平方和 SS	均方 MS	P 值 P-value	广义遗传力 (%) H ²
正常产量 Normal yield	试验批次	2	1602361	145.527	0	78.70
	基因型	120	1784528	162.072	0.00634	
	试验批次 × 基因型	240	598991	54.401	1.00000	
胁迫产量 Stress yield	试验批次	2	1050263	95.388	0	72.94
	基因型	120	2100808	190.801	4e-05	
	试验批次 × 基因型	240	834710	75.811	1.00000	
抗旱系数 DC	试验批次	2	1229679	111.678	0	14.01
	基因型	120	1035934	94.082	0.96142	
	试验批次 × 基因型	240	1720349	156.240	0.99999	

对抗旱系数进行双标图分析(图3),直观分析3次试验的相互关系。环境间关系图(图3b)表明2019年网棚抗旱系数与2020年抗旱棚及2020年大田均呈正相关,而2020年抗旱棚与2020年大田呈负相关,此结果同图2c。此外,2020年大田和2020年抗旱棚对各基因型的区分能力比2019年网棚好。基因型P3-56、P3-177、P3-98、P3-108在2020年大田和2020年抗旱棚抗旱性评价试验中抗旱系数最大;基因型P3-143、P3-126和P3-24分别在2019年网棚、2020年大田和2020年抗旱棚抗旱性评价试验中抗旱系数最小,这与实际数据相符(图3c)。环境平均轴所指方向是所有基因型在3个环境试验中近似平均抗旱能力的走向,其中P3-56和P3-108的稳定性最差(图3d)。2019年网棚试验与平均环境轴基本重合且方向相同,说明2019年网棚试验对3个环境的代表性最强,唯一不足的是其区分力低。2020年大田和2020年抗旱棚在环境平均轴两侧接近对称分布,且2020年大田对基因型的区分能力稍优于2020年抗旱棚(图3e、f)。

2.3 抗旱性稳定基因型的筛选

作物产量损失与干旱灾害风险之间的相关性显著,且呈正相关关系^[15]。干旱胁迫下,2019年网棚平均产量损失率为49.87%,2020年大田和2020年抗旱棚平均产量损失率分别为25.16%和23.13%(表2)。这是因为2019年比2020年自然降雨量更少,不浇水(自然雨养)处理受到的干旱胁迫更严重。根据图3f中2020年大田和2020年抗旱棚对群体各基因型的区分能力,将它们分别乘以3和2的权重,计算加权抗旱系数,代表各基因型在较轻干旱胁迫程度下的抗旱能力;利用2019年网棚的抗旱系数代表各基因型在较重干旱胁迫程度下的抗旱能力,并使用系统聚类法(采用类平方和法的距离计算方法)分别将群体分为3种抗旱等级(表4)。其中,在较轻程度干旱胁迫下,抗旱型、中等抗旱型和干旱敏感型分别包含25个、31个和65个基因型,分别占群体总数的20.66%、25.62%和53.72%。在较重程度干旱胁迫下,抗旱型、中等抗旱型和干旱敏感型分别包含27个、35个和59个基因型,分别占群体总数的22.31%、28.93%和48.76%。

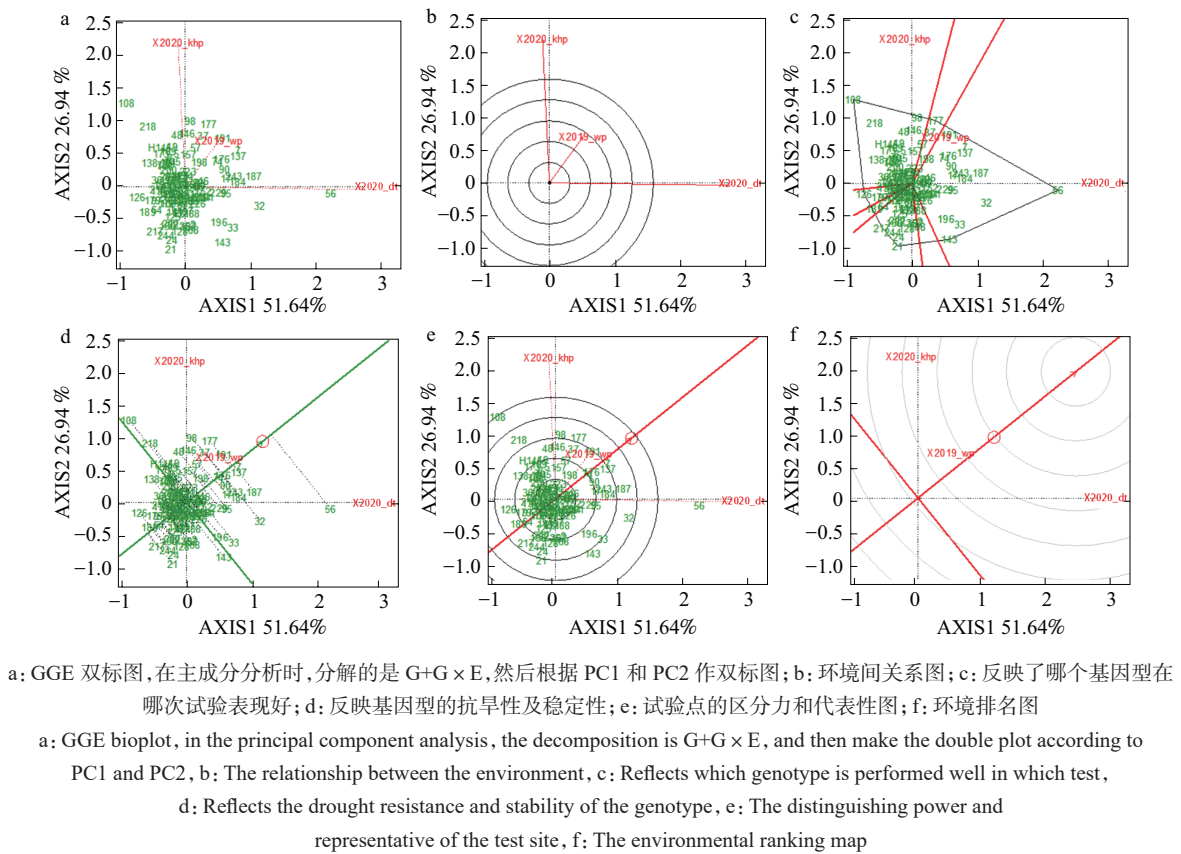


图 3 GGE 双标图分析
Fig.3 GGE biplot analysis

表 4 不同干旱胁迫程度下各基因型所属抗旱等级
Table 4 Drought resistance grade of each genotype under different drought stress levels

项目 Item	等级 Grade	数量 Amount	占比 (%) Percentage	基因型 Genotype
较轻程度干旱胁迫 Mild drought stress	抗	25	20.66	243、229、196、191、187、184、177、176、157、146、143、137、98、95、 90、74、57、56、48、46、37、33、32、17、7
	中	31	25.62	H214、226、223、210、207、198、194、186、185、170、169、163、152、144、 141、135、134、120、110、105、101、88、63、60、49、35、22、15、14、5、2
	感	65	53.72	H145、A1、252、244、237、234、231、218、217、214、213、211、203、202、200、197、 195、192、189、183、179、178、173、172、168、158、153、151、150、148、147、 139、138、136、131、129、128、126、125、121、109、108、107、106、99、97、 81、77、72、64、62、52、50、41、40、39、36、25、24、21、18、13、9、8、4
较重程度干旱胁迫 Severe drought stress	抗	27	22.31	H214、H145、243、237、231、203、200、198、195、187、184、183、173、 146、137、101、98、97、74、60、56、37、22、17、9、8、7
	中	35	28.93	244、229、226、223、218、217、210、207、197、194、192、186、178、177、176、170、 169、152、151、148、147、107、106、99、72、64、63、62、41、32、25、24、15、5、4
	感	59	48.76	A1、252、234、214、213、211、202、196、191、189、185、179、172、168、163、158、 157、153、150、144、143、141、139、138、136、135、134、131、129、128、126、 125、121、120、110、109、108、105、95、90、88、81、77、57、52、50、49、 48、46、40、39、36、35、33、21、18、14、13、2

进一步比较不同干旱胁迫程度下各基因型抗旱等级的变化情况(表 5),共筛选出 58 个抗旱等级稳定不变的基因型,占群体总数的 47.93%。其中 11 个基因型属于抗旱型,占比 9.09%; 12 个基因型属于中等抗旱型,占比 9.92%; 35 个基因型属于干旱敏感型,占比 28.93%。

表 5 不同干旱胁迫程度下抗旱等级稳定不变的基因型

Table 5 Genotypes with stable drought resistance levels under different drought stress levels

等级 Grade	数量 Amount	占比 (%) Percentage	基因型 Genotype
抗旱 Drought resistance	11	9.09	243、187、184、146、137、98、74、56、37、17、7
中等抗旱 Moderate drought resistance	12	9.92	226、223、210、207、194、186、170、169、152、63、15、5
干旱敏感 Drought sensitive	35	28.93	A1、252、234、214、213、211、202、189、179、172、168、158、 153、150、139、138、136、131、129、128、126、125、121、109、 108、81、77、52、50、40、39、36、21、18、13

3 讨论

马铃薯二倍体材料已经被广泛用于许多经典分子生物学研究中,用以确定与农业性状相关的遗传位点^[16]。目前大多数马铃薯抗旱性评价研究都是针对高代品系、引进种质资源和地方主栽品种等开展的。自然环境评价法的优点是省时省力,更贴近生产应用,非常适合材料较多的抗旱性评价;其缺点是不同种植地点自然环境差异较大,而且年际间降水变幅较大,不同时间和地点的鉴定结果重复性往往比较差,且评价结果容易受到温度、病虫害等其他因素的干扰,需进行多次重复试验才能使评价结果客观准确^[17]。目前国内大多数抗旱性评价试验只在某1年1个地点开展;国外大多数抗旱性评价试验则多年在同一个地点开展,但在数据分析时,国外大多数研究者只是简单的将多年的数据取平均值^[17-18]。

根据目前在马铃薯和其他作物上已发表的此类研究结果来看,抗旱性的遗传力通常比较低,同一基因型在不同抗旱性评价试验中结果往往不同,有的甚至差异很大^[12,19]。目前还未发现深入比较不同抗旱性评价结果的研究,大多数研究只是对所有研究结果做了方差分析,或简单地罗列比较了不同基因型各抗旱性评价指标等,而数据综合分析的方法大多也只是直接对每一类数据计算平均值。比如,Arya等^[18]在设置两个品种的对照条件下,对8个国际马铃薯中心(CIP)育成的马铃薯品种在2种水分处理下(正常和中度水分胁迫),在2012-2015年进行了3次抗旱性评价试验,比较了10个品种分别在2种水分处理下的总产量、商品薯产量和块茎干物质含量,并计算了它们各自的平均值,进行了方差分析。此外,通过计算各品种3次试验的平均干旱耐受指数,筛选出一个高产抗旱的优良品种,其在正常灌溉条件下,总产量及商品薯产量高,在干旱胁迫条件下产量损失率低,且块茎干物质含量高。Rawal等^[20]在设置一个对照的条件下,对来自CIP

的16个马铃薯品种在3种水分处理下(正常灌溉、中度水分亏缺、重度水分亏缺)先进行了1年抗旱性评价试验,结果部分列举了各品种在不同水分处理下总块茎产量和商品薯产量,并分别计算了它们的平均值,进行了方差分析。此后,通过分别计算各品种在中度和重度干旱胁迫下的干旱耐受指数,筛选出5个表现较好的品种,并在第2年对其进行了进一步验证。综合2次试验结果,以表格的形式分别列出了2年各品种在不同水分处理下的单株块茎数量、块茎总产量、商品薯产量、块茎干物质含量、干旱耐受指数,分别计算了它们各自的平均值并进行了方差分析。筛选出一个基因型,其平均总产量及商品薯产量均最优且在严重干旱胁迫下抗旱指数值最大。本研究通过对3次抗旱性评价结果的产量及抗旱系数进行差异显著性分析、相关性分析、方差分析及双标图分析等,并结合2019年和2020年的自然降雨情况,发现2020年的2个环境抗旱性试验的抗旱系数无显著差异,且这2个环境条件均对群体各基因型具有很好的区分力,根据二者区分力的大小,最终以2和3的权重比例计算的加权抗旱系数反映各基因型在较轻程度干旱胁迫下的抗旱能力;2019年网棚抗旱性评价结果有很好的代表性,该试验条件下的抗旱系数可以反映各基因型在较重程度干旱胁迫下的抗旱能力。然后比较2种干旱胁迫程度下各基因型的抗旱等级,发现共有58个基因型在2种干旱胁迫程度下抗旱等级是一致的,占群体总数的47.93%。

另有一半的基因型抗旱性不一致,首先是抗旱性本身的遗传力低(本研究中抗旱系数的遗传力为14.01),其受到环境极显著的影响。其次,在进行干旱胁迫处理时,往往会伴随着一些其他逆境的发生,如高温、微量营养素缺乏、土壤压实、盐度和病原体等^[21]。不同环境这些额外因素发生的概率不同,不同基因型对这些影响因素的敏感程度也不同,所以这些因素对结果也造成了很大干扰。最后就是不

同年份或地点由于干旱胁迫程度和胁迫时间的不同带来的差异,所以在后续开展抗旱性评价试验时,应对环境条件做更加详细的记录(尤其是对土壤水分含量的实时监测),并在数据分析时充分利用这些数据。因为有的材料可能在不同生育期抗旱性不同,而有的材料可能在不同程度干旱胁迫下抗旱表现不一致,深入研究造成这种差异的分子机制,有助于我们挖掘不同的关键抗旱基因或调控基因。

综上,本研究利用自然环境评价法和人工环境评价法相结合的方式对二倍体马铃薯群体进行了 2 年 3 次抗旱性评价,通过对 3 个环境 2 种水分处理下(正常和亏缺)的产量及抗旱系数进行统计分析、差异显著性分析、相关性分析、方差分析和双标图分析等,筛选出 58 个在不同程度干旱胁迫下抗旱性均稳定不变的基因型,该结果具有较高的准确性,为抗旱育种提供了可靠的遗传资源,为抗旱基因的定位、克隆、功能验证以及抗旱机制的解析等研究奠定了坚实的材料基础。

参考文献

- [1] Aksoy E, Demirel U, Öztürk Z N, Çalışkan S, Çalışkan M E. Recent advances in potato genomics, transcriptomics, and transgenics under drought and heat stresses: a review. *Turkish Journal of Botany*, 2015, 39: 920-940
- [2] Camire M E, Kubow S, Donnelly D J. Potatoes and human health. *Critical Reviews in Food Science & Nutrition*, 2009, 49 (10): 823-840
- [3] Renault D, Wallender W W. Nutritional water productivity and diets. *Agricultural Water Management*, 2000, 45 (3): 275-296
- [4] Çalışkan M E, Onaran H, Arıoğlu H. Overview of the Turkish potato sector: challenges, achievements and expectations. *Potato Research*, 2010, 53 (4): 255-266
- [5] Boguszewska - Mańkowska D, Pieczyński M, Wyrzykowska A, Kalaji H M, Sieczko L, Szweykowska - Kulińska Z, Zagdańska B. Divergent strategies displayed by potato (*Solanum Tuberosum* L.) cultivars to cope with soil drought. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2018, 204 (1): 13-30
- [6] Schafleitner R, Raymundo G, Ricardo E, Amelie G, José P, Mariano M, Alejandro D, Luz T, Carlos A, Giannina N, Merideth B. Field screening for variation of drought tolerance in *Solanum Tuberosum* L. by agronomical, physiological and genetic analysis. *Potato Research*, 2007, 50 (1): 71-85
- [7] Kesha v, Li X Q, Tai H, Creelman A, Bizimungu B. Improving potato stress tolerance and tuber yield under a climate change scenario-A current overview. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 563
- [8] Sallam A, Alqudah A M, Dawood M, Baenziger P S, Borner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (13): 3137
- [9] Wang Y, Liu X, Ren G, Yang G, Feng Y. Analysis of the spatiotemporal variability of droughts and the effects of drought on potato production in northern china. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 264: 334-342
- [10] Chen Y, Li C, Yi J, Yang Y, Gong M. Transcriptome response to drought, rehydration and re-dehydration in potato. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 21 (1): 159
- [11] Byun M O, Kwon H B, Park S C. Recent advances in genetic engineering of potato crops for drought and saline stress tolerance. *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*, 2007, https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5578-2_29
- [12] 秦军红, 张婷婷, 孟丽丽, 徐建飞, 蒙美莲, 金黎平. 引进马铃薯种质资源抗旱性评价. *植物遗传资源学报*, 2019, 20 (3): 574-582
Qin J H, Zhang T T, Meng L L, Xu J F, Meng M L, Jin L P. Evaluation of drought resistance of introduced potato germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (3): 574-582
- [13] 范敏, 金黎平, 黄三文, 谢开云, 刘庆昌, 屈冬玉. 干旱胁迫对马铃薯类黄酮和类胡萝卜素合成关键酶基因表达的影响. *园艺学报*, 2008, 35 (4): 535-542
Fan M, Jin L P, Huang S W, Xie K Y, Liu Q C, Qu D Y. Effect of drought stress on the gene expression of key enzymes for flavonoid and carotenoid synthesis in potatoes. *Acta Horticulture*, 2008, 35 (4): 535-542
- [14] Li W, Liu Y H, Feng S J, Yang J W, Li D, Zhang J L. Roles of plasmalemma aquaporin gene *stpip1* in enhancing drought tolerance in potato. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 616
- [15] Zhang Q, Zhang J Q, Wang C Y. Risk assessment of drought disaster in typical area of corn cultivation in China. *Theoretical and Applied Climatology*, 2017, 128: 533-540
- [16] Pieczynski M, Wyrzykowska A, Milanowska K, Boguszewska-Mankowska D, Zagdanska B, Karłowski W, Jarmolowski A, Szweykowska-Kulińska Z. Genomewide identification of genes involved in the potato response to drought indicates functional evolutionary conservation with *Arabidopsis* plants. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (2): 603-614
- [17] Gaudin A C M, Henry A, Sparks A H, Slamet-Loedin I H. Taking transgenic rice drought screening to the field. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 (1): 109-117
- [18] Arya S, Rawal S, Luthra S K, Sharma N, Kadian M S. Participatory evaluation of advanced potato (*Solanum tuberosum*) clones for water stress tolerance. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 87 (11): 1559-1564
- [19] 王兰芬, 武晶, 彭琳, 季良, 王述民. 绿豆种质资源抗旱性鉴定评价. *植物遗传资源学报*, 2019, 20 (5): 1141-1150
Wang L F, Wu J, Peng L, Ji L, Wang S M. Evaluation for drought-tolerance germplasm resource in mungbean. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (5): 1141-1150
- [20] Rawal S, Sharma N, Kumar P, Kadian M S, Kumar R. Performance of advanced potato genotypes under varied soil moisture availability in west central plains. *Research on Crops*, 2014, 15 (3): 631-637
- [21] Monneveux P, Ramírez D, Khan M, Raymundo R, Loayza H, Quiroz R. Drought and heat tolerance evaluation in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Research*, 2014, 57 (3): 225-247