



潘饶,曾荣斌,李慧英,等.结芋期干旱胁迫对芋叶片生理特性及芋子品质产量的影响[J].江西农业大学学报,2023,45(5):1183-1195.

PAN R,ZENG R B,LI H Y,et al.Effects of drought stress on leave physiological characteristics and corm yield and quality at tuber formation stage of taro[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2023,45(5):1183-1195.

## 结芋期干旱胁迫对芋叶片生理特性 及芋子品质产量的影响

潘饶,曾荣斌\*,李慧英,谢金生,吴芳柠,黄佳雨,周庆红,黄英金,朱强龙\*

(江西农业大学 江西省薯芋生物学重点实验室/农学院,江西 南昌 330045)

**摘要:**【目的】芋是一种江西省优势特色作物,干旱是限制芋种植和芋子品质产量的重要因素之一,研究干旱胁迫对结芋期芋叶片生长生理指标和采收期芋子品质产量的影响,为芋高产优质栽培提供理论依据。【方法】以耐旱性弱芋品种‘赣芋2号’(T22)及其耐旱性强芋突变体‘赣芋4号’(T24)为试验材料,在结芋期对2种芋进行干旱胁迫处理,测定并分析叶片结构相关性状指标、细胞膜保护系统重要相关酶和次级代谢物质、根系特征、芋子产量和品质相关性状等。【结果】相较于对照组,处理组的叶片面积、叶片数量、植株高度、叶绿素含量和蜡质含量等重要性状指标均会下降,但仅有叶片表面蜡质含量的下降幅度在两种材料之间具有显著的差异,不同处理组T24的叶片表面蜡质含量、气孔密度大于T22,气孔张开程度小于T22;T24处理组的MDA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的上升幅度显著低于T22处理组,但Pro含量的上升幅度和SOD、CAT和GR等酶活性显著高于T22处理组;T24芋子平均单球重、单株芋子平均产量和根数量的下降幅度显著低于T22,但平均根长、根系直径、根长增长幅度高于T22,中度干旱处理提高了两种芋头中的纤维素、可溶性总糖、维生素C和可溶性蛋白质含量,但不同程度的干旱均显著减少了芋头的产量及其淀粉含量。【结论】蜡质含量的增加、气孔形态的改变、SOD、CAT和GR等酶的作用以及发达的根系均有助于提高突变体T24的耐旱性,Pro可能对T24的抗旱性存在积极作用,干旱胁迫对T22细胞膜的损害程度更大,结芋期干旱胁迫会导致芋减产,但适当的干旱有助于提高芋头品质,该研究结果可为芋的高产优质栽培、抗旱性资源的筛选及遗传改良提供指导和科学依据。

**关键词:**芋;结芋期;干旱胁迫;生理特性;产量和品质;农艺性状

中图分类号:S632.3 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2023)05-1183-13



## Effects of Drought Stress on Leave Physiological Characteristics and Corm Yield and Quality at Tuber Formation Stage of Taro

PAN Rao,ZENG Rongbin\*,LI Huiying,XIE Jinsheng,WU Fangning,  
HUANG Jiayu,ZHOU Qinghong,HUANG Yingjin,ZHU Qianglong\*

(Jiangxi Provincial Key Laboratory of Root and Tuber Crops Biology, Jiangxi Agricultural University,  
Nanchang 330045, China)

收稿日期:2023-08-17 修回日期:2023-09-08

基金项目:江西省自然科学基金杰出青年基金项目(20202ACBL215006)

Project supported by Jiangxi Provincial Natural Science Outstanding Youth Fund Project (20202ACBL215006)

作者简介:潘饶,博士生,orcid.org/0000-0002-2018-2425,568074666@qq.com; \*共同第一作者; \*通信作者:朱强龙,副教授,博士,主要从事蔬菜栽培与遗传育种研究,orcid.org/0000-0001-5355-8815, longzhu2011@126.com。

**Abstract:** [Objective] Taro is a kind of dominant and characteristic crop in Jiangxi Province. Drought is one of the important factors for limiting taro planting, taro quality and its yield. The effects of drought stress on the growth and physiological indexes of taro leaves at the tuber formation stage as well as the quality and the yield of taro corms at the harvesting stage were explored to provide a theoretical basis for high-yield and high-quality cultivation of taro. [Method] The taro variety ‘Ganyu 2 (T22)’ with low drought-tolerance and the mutant variety ‘Ganyu 4 (T24)’ with high drought-resistance were used as experimental materials. The two taro species were treated with drought stress treatments during the tuber formation stage. The important trait indicators related to leaf structure, important enzymes, secondary metabolites related to cell membrane protection system, root features, taro yield and quality related traits were measured and analyzed. [Result] Trait indicators such as leaf area, leaf number, plant height, chlorophyll content and wax content were decreased in the treatment group compared with the control group. Only the reduction of leaf surface wax content was significantly different between the two materials. The leaf surface wax content and stomatal density were higher in T24 than that in T22, and degree of stomatal opening was lower than that of T22 in different treatment groups. The increasing rate of MDA and  $H_2O_2$  content of T24 treatment group was dramatically lower than the T22 treatment group, while the increase of Pro content and the activities of enzymes such as SOD, CAT and GR were significantly higher than those of T22 treatment group. The decreasing of the average single ball weight, average yield and root number of taro plants in the T24 were significantly lower compared with those of T22, but the average root length, root diameter, the increasing of the root length were significantly higher than those of the T22. Moderate drought treatment increased cellulose, total soluble sugar, vitamin C and soluble protein contents in both taro species, but all levels of drought significantly reduced taro’s yield and its starch content. [Conclusion] Increased wax content, altered stomatal morphology, activated enzymes (SOD, CAT, and GR), and well-developed root system all contribute to drought tolerance in mutant T24. Pro may have a positive impact on the drought resistance of T24, and drought stress caused more damage to the cell membrane of T22. Drought stress at tuber formation stage can cause yield reduction of taro, but appropriate drought can improve taro quality. The results of this study will provide guidance and scientific basis for the high-yield and high-quality cultivation, screening of drought-resistant resources and in taro genetic improvement.

**Keywords:** taro; taro tuber formation stage; drought stress; physiological characteristics; yield and quality; agronomic trait

【研究意义】芋 (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) 为天南星科芋属多年生草本植物, 常做 1 年生栽培, 是世界上最古老的作物之一, 也是全球第 5 大根茎类作物和第 14 大蔬菜作物<sup>[1]</sup>。芋原产于热带沼泽地区, 喜温暖湿润的环境, 在我国南方普遍种植, 我国常年种植芋面积约 10.10 万  $hm^2$ , 世界排名第四, 产量居世界第三, 平均单产为 18.92  $t/hm^2$ , 高出世界水平 2.74 倍<sup>[2]</sup>。我国栽培芋历史悠久, 生态条件多种多样, 长期以来演变出丰富的芋品种类型, 根据水分的需求量, 可分为对水分需求量大的水芋和需求量小的旱芋, 相比水芋, 旱芋叶片和植株较小, 在生产中推广面积更广且品种类型更丰富, 但相比其他作物, 芋的叶片巨大, 具有较强的蒸腾作用, 但根系均为须根系且分布较浅, 吸水能力弱, 即使是旱芋, 也需要相对其他旱地作物更多的浇水量。芋是一种江西省优势特色作物, 以旱芋品种为主, 如铅山红芽芋、王桥花果芋、吉安登龙粉芋和吉埠贡芋等, 这些芋品种不仅栽培历史悠久, 也是省内外闻名的江西省地理标志芋品种<sup>[3-6]</sup>。芋的生长发育可分为萌芽期 (30 d 左右)、幼苗期 (30 d 左右)、发棵期 (30 d 左右)、结芋期 (90 d 左右) 和成熟期 (20 d 左右) 5 个阶段<sup>[7]</sup>, 结芋期也称为球茎膨大期, 主要集中在 7—9 月, 在芋的整个生长过程中, 结芋期对水分的需求量最大, 而该时期江西省全年降水量最少<sup>[8]</sup>, 水分缺少会导致芋生产面积受限和品质产量下降。【前人研究进展】干旱胁迫下的芋头植株高度、叶片数量、叶面积指数、营养生长指数以及光合作用的相关指标等生理生化指标会有显著的变化, 对芋造成不同程度的伤害<sup>[9-11]</sup>, 然而结芋期干旱胁迫对芋的根系生长影响、叶片膜脂过氧化及抗氧化酶系统反应情况

以及对芋产量和品质的影响等问题,目前却鲜有系统的研究。【本研究切入点】课题组前期从旱芋类型的‘赣芋2号’(T22)组培后代植株中筛选获得可以稳定遗传的突变体材料‘赣芋4号’(T24)<sup>[12]</sup>,在田间种植过程中,发现T24在干旱季节的长势比T22更加旺盛,表明T24具有更强的耐旱能力,但其具体抗旱相关的结构特征、生理特性以及分子调控机制均不清楚,故以T24为试验材料,开展胁迫试验对其进行研究。【拟解决的关键问题】以T22和T24为研究材料,利用表型性状测量工具、扫描电镜观察两种芋结构特征的差异,参照不同生理物质的测定方法检测其生理特性的差异。旨在进一步阐明突变体芋抗旱的生理生化特性,从而指导芋高产优质栽培,为芋抗旱性资源筛选和遗传改良提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

本试验在江西农业大学科技园园艺科研基地进行,供试材料为‘赣芋2号’(T22)及其体细胞组培突变材料‘赣芋4号’(T24),其中赣芋2号为江西农业大学江西省薯芋生物学重点实验室选育的芋新品种。

2022年3月中旬选取大小均匀的健康种芋(50 g左右)埋于草炭基质中进行催芽,待幼芽长至5 cm左右移栽至12 cm×12 cm的黑色营养钵中育苗。

5月中旬选取T22和T24长势一致的健壮幼苗(株高20 cm左右,2~3片真叶),移栽至实验基地日光温室中的3个种植池(长6 m,宽1.5 m)内,底部未封闭,利用两侧抹水泥的砖墙作为防护层,定植前施足底肥,对土壤精耕细作之后,沿长边起两条高垄,按株行距30 cm×60 cm分别将T22(3×18株)和T24(3×18株)定植在2条垄上,统一栽培措施进行管理,保证2种试验材料正常生长。

1个月之后(6月中旬)待植株生长进入结芋初期(5~7片真叶),即芋萌发初期,进行干旱胁迫处理:根据土壤含水率和干旱程度分级标准,设置第1个种植池为正常灌水组(T22-ck和T24-ck,土壤相对含水量为>20%),第2个种植池为中度胁迫组(T22-t1和T24-t1,12%~15%),第3个种植池为重度胁迫组(T22-t2和T24-t2,5%~8%)。参照测墒补灌的方法<sup>[13]</sup>,每3 d 09:00在各个种植池4个对角及中点挖取0~30 cm土层土样,对其称量,测定土壤含水量<sup>[14-15]</sup>,当种植池内土壤水分含量不在设置的水分含量范围内时,使用Nadster(型号:85960)灌溉定时器,根据土壤水分含量情况对每天浇水次数、浇水时长进行调节,不同处理间通过改变水流大小控制水分含量,以保证种植池内土壤水分含量保持在处理的水分含量范围内。

干旱处理过程中每30 d取样并测量叶片相关重要性状1次,在处理过程中每次取样(7、8、9月中旬)结束后及时测定各项胁迫相关重要指标(次级代谢物质及相关酶活性),共取样和测定各项胁迫相关重要指标3次,在第3次取样和测量结束后,芋进入成熟期,此时恢复全部植株的正常供水,在采收前(11月中旬)统一停止浇水30 d,12月中旬进行采挖,并测量芋头产量、品质以及根系情况以观察结芋期干旱处理对芋的影响。

### 1.2 测定项目与方法

**1.2.1 叶片结构相关重要性状的测定与观察** 选取完全展开的第2片新叶作为测量对象,利用直尺和卷尺对芋叶片长宽和宽度、最高叶柄长度(代表植株高度)进行测量,统计叶片数量,对叶片进行拍照并利用ImageJ计算叶片面积。利用无水乙醇(95%)浸提法测定叶片叶绿素含量。用磷酸缓冲盐溶液(PBS)/戊二醛固定叶片,保存于4℃的冰箱内,按要求脱水、干燥后,将样品于镀膜机(JEOLJFC-1600)上喷金镀膜,于扫描电镜(JSM-6360LV)下观察并拍照,观察叶片表面蜡质。采用氯仿加热浸提法测定叶片表面蜡质,参考周小云等<sup>[6]</sup>对水稻叶片蜡质的测量方法。在植株处理过程中,为了观察不同处理之间气孔变化,在每次取样前后2~3 d,于晴天09:00—10:00气孔开度最大时,选取芋叶片背面不含大叶脉、较为平整的位置,每片叶片随机选取3个点,采取指甲油印迹法,参考陈奕凝等<sup>[17]</sup>对海棠叶表皮气孔的观察,利用无色透明指甲油进行涂抹,每个点3~4 cm<sup>2</sup>,待指甲油干燥完全后用镊子轻轻撕下,制片后放于显微镜下,观察气孔状况。

**1.2.2 叶片中逆境相关次级代谢物质的测定** 丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸(TAB)法;脯氨酸(Pro)含量采用磺基水杨酸提取酸性茚三酮法;过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)含量采用南京建成生物工程研究

所的试剂盒测定,型号为 A064-1-1。

1.2.3 叶片细胞膜保护系统重要相关酶活性测定 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)等 5 种酶是细胞膜保护系统重要相关酶,SOD、CAT 和 POD 采用南京建成生物工程研究所的试剂盒测定,型号分别为 A001-1-1、A007-1-1、A084-3-1。APX 活性参考孙云等<sup>[18]</sup>对茶叶中 APX 活性测定的方法;GR 活性的测定参考 Vitória 等<sup>[19]</sup>对萝卜中 GR 活性的测定方法。

1.2.4 芋子产量和品质相关性状测定 统一采收所有处理组和对照组的芋子球茎,利用电子秤、直尺、游标卡尺等工具对球茎的平均单球重、横径、纵径、单株产量、根数量、根系直径、根长等进行调查和统计。田间采收后,选取表面光滑、圆润、健康无病害无损伤的球茎,收集芋肉保存在-80 °C 直至使用,对不同处理及对照组球茎的可溶性糖含量、淀粉、还原糖、纤维素、可溶性蛋白、维生素 C 含量等 6 种重要营养成分进行测定。

### 1.3 数据分析

利用 Excel 2019 对试验数据进行数据统计和作图,并采用 SPSS 19.0 对不同处理间的统计数据进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对两种芋叶片影响

随着干旱胁迫水平加重和处理时间的延长,如图 1 和表 1 所示,两种芋叶片的长度、宽度和叶面积逐渐在变小,重度干旱胁迫 90 d 后相比正常对照组,T22 和 T24 的叶片面积分别下降了 75.9% 和 67.2%,表明 T22 叶片面积的下降幅度要显著大于 T24。同时,两种芋植株高度(最高叶柄长度)也在显著缩短,且叶片数量也在减少,但在重度干旱胁迫 90 d 后,两种芋的叶片数量和最高叶柄长度没有显著差异。随着土壤含水量的下降和处理时间的延长,两种芋叶片中的叶绿素含量呈现先升高后逐渐降低的趋势,但相同处理下两种芋的叶片叶绿素含量没有显著差异。

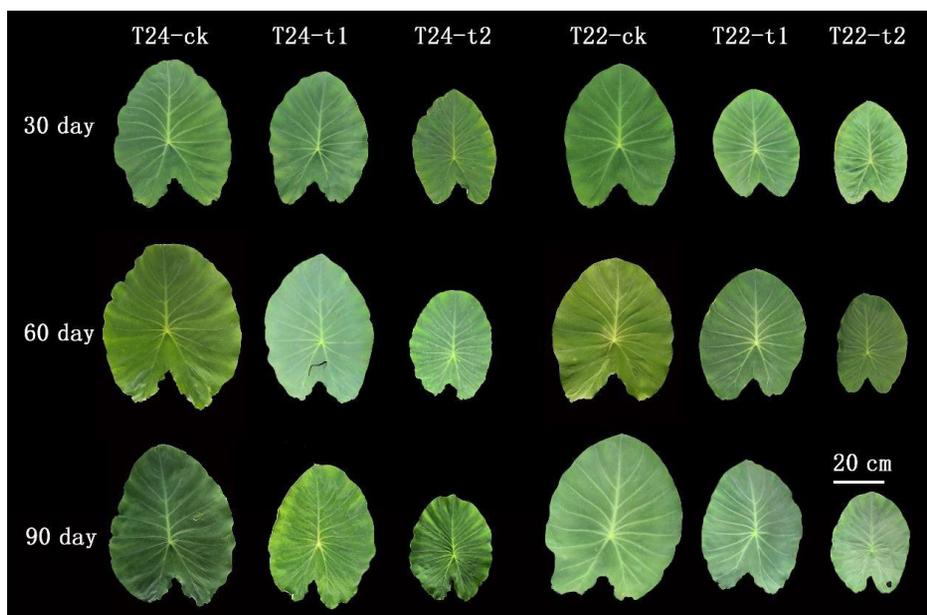


图 1 干旱胁迫下两种芋叶片变化情况

Fig.1 Changes in leaf of two kinds of taro under drought stress

从图 2 可以看出,随着干旱胁迫的加深,两种芋的气孔张开程度均变小,T24 气孔张开程度小于 T22,3 种处理下单位面积气孔数 T24 大于 T22,T24 气孔密度大。如图 3 所示,两种芋叶片表面分布有较多的蜡质,中度土壤水分胁迫 90 d,两种芋叶片表面的蜡质含量最多,平均值分别为 4.34 cm(T24-t1)和 3.68 cm(T22-t1),重度土壤水分胁迫下最少,平均值分别为 1.86 cm(T24-t2)和 1.03 cm(T22-t2),与其他

处理组之间差异显著,对照组中 T24 叶片表面的蜡质与 T22 对照组无显著差异,但 T24 处理组中蜡质均高于 T22,且从图中可见 T24 处理组中的叶表细胞相对饱满,而 T22 处理组中的叶表细胞则变得扁平皱缩,表明 T24 叶片可能具有更强的保水性。

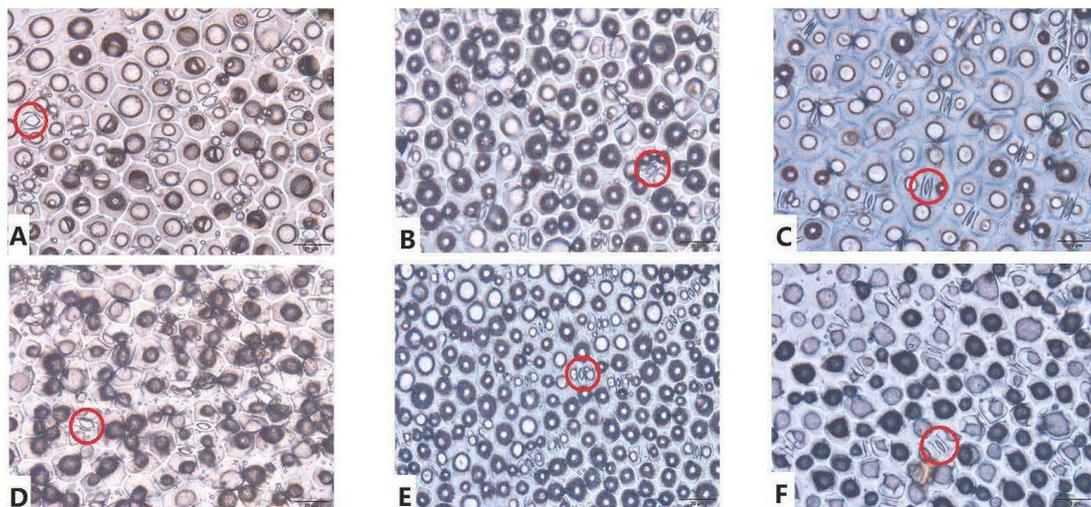
表 1 干旱胁迫下芋叶片的主要特征变化

Tab.1 The main characteristic of taro leaves under drought stress

样品编号 Sample	处理时间/d Processing time	叶片长/cm Leaf length	叶片宽/cm Leaf width	叶面积/dm <sup>2</sup> Leaf area	最高叶柄长/cm Maximum petiole length	叶片数量/片 Leaf number	叶绿素含量/ (mg·g <sup>-1</sup> ) Chlorophyll content	蜡质含量/ (mg·cm <sup>-2</sup> ) Wax content
T24-ck	30	52.2±4.7 <sup>ab</sup>	48.2±4.2 <sup>a</sup>	18.52±1.62 <sup>ab</sup>	106.8±15.8 <sup>ab</sup>	7±0 <sup>a</sup>	1.2±0.2 <sup>b</sup>	2.85±0.47 <sup>b</sup>
	60	57.5±5.9 <sup>ab</sup>	45.1±3.9 <sup>ab</sup>	22.61±2.17 <sup>a</sup>	113.2±20.5 <sup>ab</sup>	7±0 <sup>a</sup>	1.2±0.2 <sup>b</sup>	2.56±0.38 <sup>b</sup>
	90	60.6±5.3 <sup>a</sup>	46.7±4.1 <sup>ab</sup>	17.11±1.43 <sup>b</sup>	120.8±24.2 <sup>a</sup>	7±1 <sup>a</sup>	1.3±0.1 <sup>b</sup>	2.35±0.23 <sup>b</sup>
T24-t1	30	50.8±4.3 <sup>b</sup>	46.8±3.5 <sup>ab</sup>	21.21±1.95 <sup>ab</sup>	96.7±13.3 <sup>b</sup>	6±1 <sup>ab</sup>	1.4±0.3 <sup>ab</sup>	3.92±0.75 <sup>ab</sup>
	60	45.5±3.6 <sup>bc</sup>	34.9±4.3 <sup>cd</sup>	13.87±1.32 <sup>c</sup>	73.4±11.4 <sup>c</sup>	6±1 <sup>ab</sup>	1.6±0.3 <sup>a</sup>	4.12±0.96 <sup>a</sup>
	90	49.8±4.8 <sup>bc</sup>	35.3±3.2 <sup>cd</sup>	12.48±1.14 <sup>cd</sup>	87.1±11.7 <sup>bc</sup>	5±1 <sup>bc</sup>	1.5±0.2 <sup>a</sup>	4.34±0.83 <sup>a</sup>
T24-t2	30	38.8±4.2 <sup>c</sup>	36.5±2.4 <sup>c</sup>	9.13±1.10 <sup>cd</sup>	85.0±12.6 <sup>bc</sup>	4±0 <sup>c</sup>	1.0±0.1 <sup>bc</sup>	2.53±0.45 <sup>b</sup>
	60	36.6±3.5 <sup>cd</sup>	31.3±2.6 <sup>cd</sup>	8.39±0.72 <sup>d</sup>	40.1±7.3 <sup>d</sup>	3±1 <sup>c</sup>	1.1±0.1 <sup>bc</sup>	2.13±0.39 <sup>bc</sup>
	90	32.8±3.4 <sup>cd</sup>	25.1±2.1 <sup>de</sup>	5.62±0.63 <sup>e</sup>	42.9±6.9 <sup>d</sup>	4±1 <sup>c</sup>	0.7±0.1 <sup>cd</sup>	1.86±0.41 <sup>c</sup>
T22-ck	30	56.4±5.5 <sup>ab</sup>	42.3±4.3 <sup>ab</sup>	19.19±1.59 <sup>ab</sup>	100.0±12.9 <sup>ab</sup>	7±1 <sup>a</sup>	1.0±0.0 <sup>bc</sup>	2.89±0.32 <sup>b</sup>
	60	53.1±4.4 <sup>ab</sup>	42.1±3.7 <sup>b</sup>	18.54±1.36 <sup>ab</sup>	112.1±13.6 <sup>ab</sup>	6±0 <sup>b</sup>	1.2±0.2 <sup>b</sup>	2.71±0.22 <sup>b</sup>
	90	53.8±5.1 <sup>ab</sup>	41.8±3.6 <sup>b</sup>	19.21±1.54 <sup>ab</sup>	118.2±13.5 <sup>a</sup>	7±0 <sup>a</sup>	1.5±0.2 <sup>a</sup>	3.15±0.53 <sup>ab</sup>
T22-t1	30	47.7±4.8 <sup>bc</sup>	40.2±3.1 <sup>bc</sup>	18.32±1.26 <sup>ab</sup>	114.3±12.3 <sup>ab</sup>	5±1 <sup>bc</sup>	1.1±0.1 <sup>bc</sup>	3.18±0.43 <sup>ab</sup>
	60	43.8±4.3 <sup>bc</sup>	34.7±3.6 <sup>cd</sup>	11.62±1.13 <sup>cd</sup>	86.9±11.2 <sup>bc</sup>	5±1 <sup>bc</sup>	1.4±0.2 <sup>ab</sup>	3.23±0.74 <sup>a</sup>
	90	42.1±4.1 <sup>bc</sup>	34.2±2.5 <sup>cd</sup>	10.40±0.86 <sup>cd</sup>	86.7±10.5 <sup>bc</sup>	4±1 <sup>c</sup>	1.6±0.3 <sup>a</sup>	3.68±0.65 <sup>ab</sup>
T22-t2	30	32.8±3.6 <sup>cd</sup>	28.5±2.1 <sup>d</sup>	5.47±0.43 <sup>e</sup>	77.2±9.4 <sup>e</sup>	4±1 <sup>c</sup>	0.8±0.1 <sup>c</sup>	1.23±0.23 <sup>cd</sup>
	60	30.2±2.6 <sup>cd</sup>	23.5±1.8 <sup>de</sup>	5.04±0.32 <sup>e</sup>	40.7±5.9 <sup>d</sup>	3±1 <sup>c</sup>	0.6±0.0 <sup>d</sup>	1.42±0.19 <sup>cd</sup>
	90	27.2±2.5 <sup>d</sup>	22.7±2.2 <sup>e</sup>	4.62±0.62 <sup>ef</sup>	43.9±5.7 <sup>d</sup>	3±1 <sup>c</sup>	1.1±0.1 <sup>bc</sup>	1.03±0.15 <sup>d</sup>

不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异(P<0.05)。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at P<0.05.



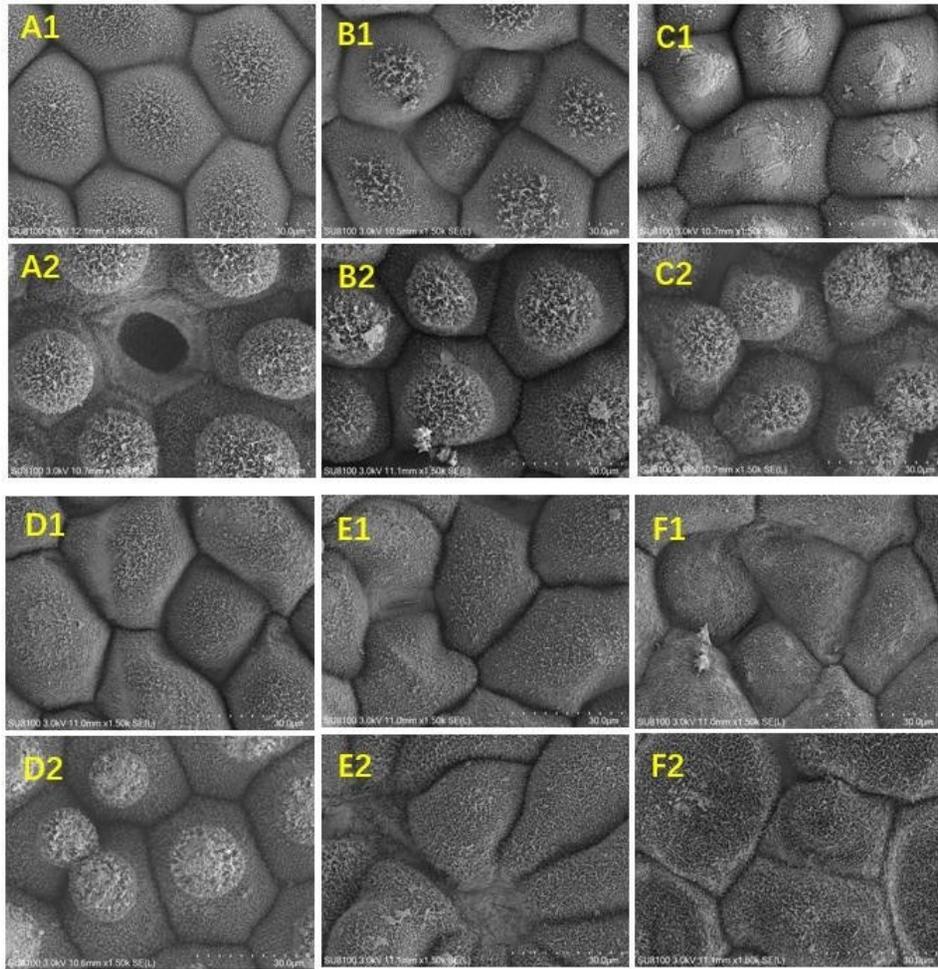
A、B、C、D、E和F分别为 T22-ck、T22-t1、T22-t2、T24-ck、T24-t1 和 T24-t2,红色圆圈内为视野中的部分气孔。

A, B, C, D, E and F respectively for T22-ck, T22-t1, T22-t2, T24-ck, T24-t1 and T24-t2,

red circles show some of the stomata in the field of view.

图 2 利用指甲油观察气孔形态

Fig.2 Stomatal morphology using nail polish



A、B、C、D、E和F分别为T24-ck、T24-t1、T24-t2、T22-ck、T22-t1和T22-t2, 1和2分别为叶正面和叶反面。

A, B, C, D, E and F are T24-ck, T24-t1, T24-t2, T22-ck, T22-t1 and T22-t2,  
1 and 2 respectively refer to the front and back of the leaf.

图3 干旱胁迫处理90 d两种芋叶表面蜡质晶体结构扫描电镜观察

Fig.3 The drought stress treatment 90 d two kinds of wax crystal structure taro leaf surface scanning electron microscope

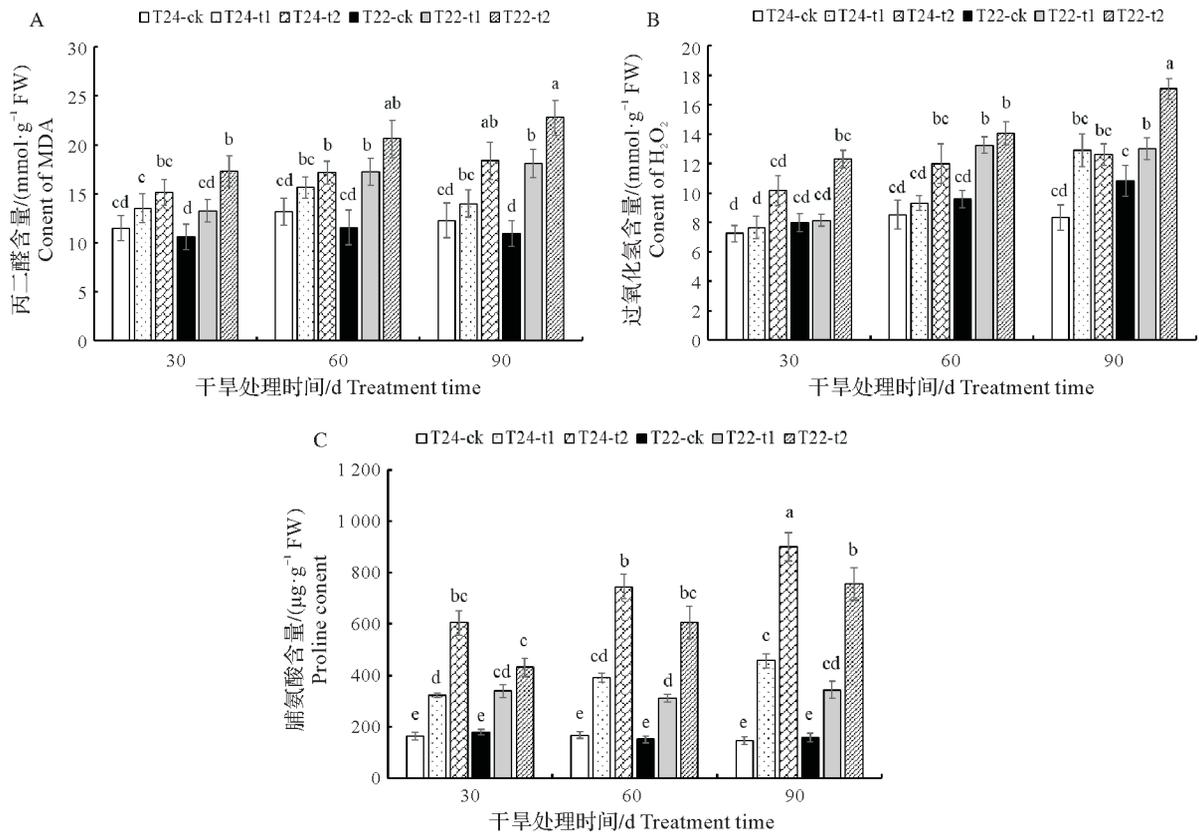
### 2.2 干旱胁迫下芋叶片MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和Pro含量变化

由图4可知,随着干旱胁迫程度加重和处理时间逐渐增长,两个芋品种叶片的MDA、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和Pro含量在整个干旱处理过程中均表现出上升的趋势,且含量显著高于对照组,表明干旱加剧了MDA的产生,促使膜系统的损伤和细胞的死亡,其中T22处理组的MDA和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的上升幅度显著高于T24处理组,说明干旱胁迫对T22细胞膜的损害程度更大,Pro是一种重要的渗透调节物质,T24处理组中Pro含量上升幅度显著高于T22处理组,表明Pro可能在T24抗旱性中有着积极作用。

### 2.3 干旱胁迫下芋叶片细胞膜保护系统重要相关酶活性变化

**2.3.1 SOD活性** SOD是一种能够清除植物逆境胁迫中产生的活性氧自由基,从而减少其对植物细胞伤害的强氧化性蛋白酶,在植物响应逆境胁迫中增强植物抗逆性具有重要的作用<sup>[20]</sup>。由图5可知,随着干旱处理时间增长,同一干旱胁迫水平,芋叶片SOD活性总体呈现先上升后下降的趋势,同一干旱处理时间,不同干旱胁迫水平,芋叶片的SOD活性呈现上升趋势,干旱处理组SOD活性均大于对照组,其中T24叶片中SOD活性上升趋势最明显,且显著高于T22的SOD活性。

**2.3.2 CAT活性** CAT是一种酶类清除剂,可以清除体内的过氧化氢,从而使细胞免于遭受H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的毒害,是生物防御体系的关键酶之一,其活性与植物抗逆性密切相关<sup>[21]</sup>。如图6所示,同一处理时间下,两种芋叶片中的CAT活性均呈现上升趋势,其中T24的上升幅度显著高于T22,随着干旱胁迫处理时间的延长,CAT活性在T24叶片中主要呈现先上升后下降的趋势,并在处理60 d时达到峰值,而T22则均表现上升趋势,但值低于T24。

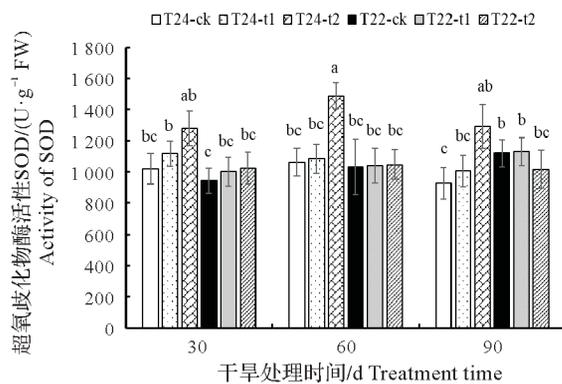


不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异( $P<0.05$ )。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at  $P<0.05$ .

图4 干旱对芋叶片丙二醛(A)、过氧化氢(B)和脯氨酸(C)含量的影响

Fig.4 Effects of drought on MDA (A), H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (B) and Pro (C) contents in taro leaves

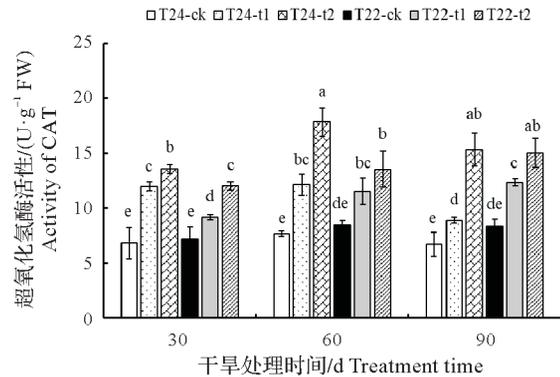


不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异( $P<0.05$ )。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at  $P<0.05$ .

图5 干旱对芋叶片SOD活性的影响

Fig.5 Effect of drought on SOD activity in taro leaves



不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异( $P<0.05$ )。

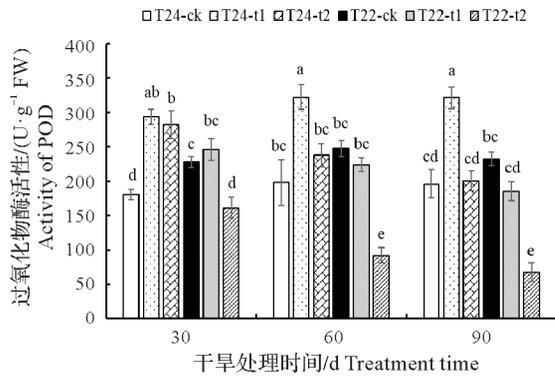
Different small letters indicate the significant differences among various treatments at  $P<0.05$ .

图6 干旱对芋叶片CAT活性的影响

Fig.6 Effect of drought on CAT activity in taro leaves

**2.3.3 POD 活性** POD 能将 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 转化为水, 加快活性氧的清除, 同时氧化还原底物, 是一种广泛存在于植物体中的氧化酶, 具有提高植物抗性、减少逆境胁迫对植物体伤害的作用<sup>[22]</sup>。图 7 结果表明, 相同水平的干旱胁迫程度下, 随着处理时间的延长, T24 处理组叶片的 POD 活性显著高于对照组, 中度干旱 T24 处理组的 POD 活性呈现上升趋势, 而 T22 处理组叶片的 POD 的活性呈现出下降的趋势。中度干旱胁迫和重度干旱胁迫处理下 T24 叶片中的 POD 活性均大于 T22 叶片中的 POD 活性。

**2.3.4 APX 活性** APX 是植物活性氧代谢的重要抗氧化酶之一,可以清除叶绿体中的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>,参与维生素 C 代谢,在植物抵御逆境胁迫中发挥着重要作用<sup>[23]</sup>。由图 8 可知,随着土壤干旱胁迫程度的增加,两种芋中的 APX 的活性都呈现出上升的趋势,随着干旱胁迫处理时间的延长,APX 活性在 30 d 达到了最大值,呈现出先上升后下降的趋势。其中 T24 的 APX 在土壤重度干旱胁迫才显著上升,而 T22 在两种土壤干旱胁迫水平都显著上调且高于同处理的 T24。

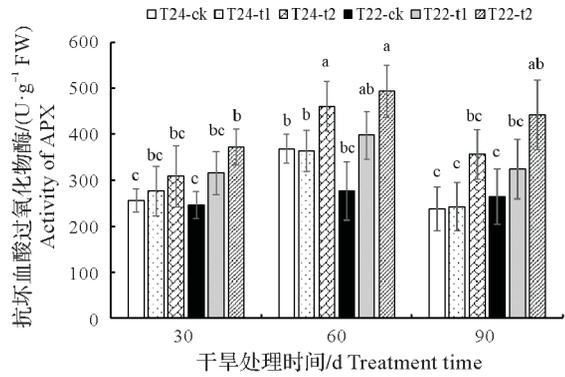


不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异( $P<0.05$ )。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at  $P<0.05$ .

图 7 干旱对芋叶片 POD 活性的影响

Fig.7 Effect of drought on POD activity in taro leaves



不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异( $P<0.05$ )。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at  $P<0.05$ .

图 8 干旱对芋叶片 APX 活性的影响

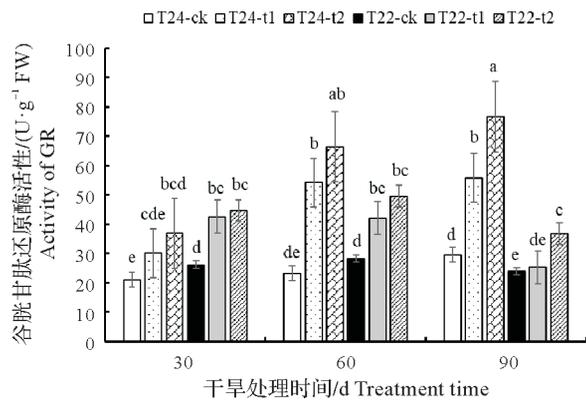
Fig.8 Effect of drought on APX activity in taro leaves

**2.3.5 GR 活性** GR 参与机体的氧化还原反应,是植物体氧化还原体系中最为重要的酶之一,可以清除活性氧,保护植物细胞的膜脂系统,减少逆境胁迫对其的伤害<sup>[24]</sup>。由图 9 可知,同一干旱胁迫处理时间下,随着土壤干旱胁迫程度增强,两种芋叶片中的 GR 活性均呈现上升趋势,随着干旱胁迫时间延长,土壤干旱程度越严重, T24 的 GR 活性越强,而 T22 中的 GR 活性先缓慢增加在下降,在干旱处理 60 d 和 90 d 时, T24 的 GR 活性显著增加并超过 T22 的 GR 活性。

**2.4 干旱胁迫对两种芋采收后球茎产量和品质的影响**

两种芋在结芋期受到干旱胁迫处理对其地下根系和球茎均有显著的影响,如图 10、表 2 所示,两种芋的根系随土壤干旱程度加重发生了不同程度的变化, T24 的根数量没有显著变化但 T22 的根数量显著减少, T24 平均根系直径、平均根长、根长的增长幅度均显著大于 T22。

随着胁迫加深,芋球茎变得细长,节间变短,其中 T22 的节间缩短程度明显低于 T24。与此同时两种芋在结芋初期受到干旱胁迫后,对成熟期采收的芋头产量和品质也具有不同程度的影响。T24 与 T22 的单株芋平均总数下降幅度分别为 53.4% 和 52.4% (T24: 26 个降低至 12 个, T22: 21 个降低至 10 个),没有显著差异。T24-ck 与 T22-ck 的芋子平均单球重量分别为 28.81 g 和 51.13 g,前者显著低于后者,干旱胁迫之后, T24 和 T22 的芋子平均单球重均呈现下降趋势,可 T24-t1 和 T24-t2 与对照组相比下降幅度不大,在重度胁迫下, T24-t2 的芋子平均单球重为 20.31 g, 仅比对照组少 8.5 g, T22-t2 的芋子平均单球重为 23.55 g, 却比对照组少 27.58 g, 其与对照组相比下降幅度分别为 29.5% 和 53.9%, 差异显著。与芋子数量和单球重量密切相关的单株芋子平均产量,在两种芋中均表现显著下降的趋势,但仍是 T22 下降的幅度最大,重度干旱胁迫处理组的单株产量仅为对照组的 21.9%, 而 T24-t2 的为对照组的 32.1%。



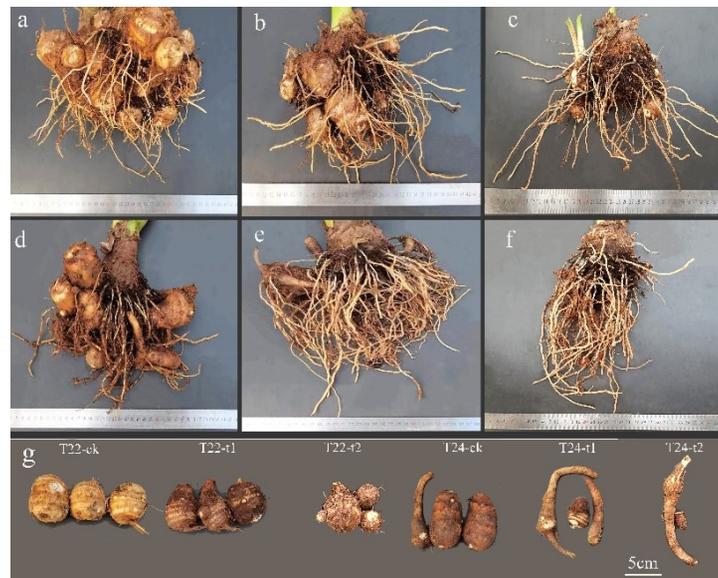
不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异( $P<0.05$ )。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at  $P<0.05$ .

图 9 干旱对芋叶片 GR 活性的影响

Fig.9 Effect of drought on GR activity in taro leaves

干旱胁迫后不仅球茎(芋头)产量受到了严重的影响,重要品质营养物质也受到了不同程度的影响。如表 3 所示,随着干旱胁迫程度加重,两种芋的淀粉含量随干旱处理时间延长呈现显著下降,而纤维素、可溶性总糖、维生素 C 和可溶性蛋白质含量呈现先上升后降低的趋势。



a、b、c、d、e 和 f 分别为 T22-ck、T22-t1、T22-t2、T24-ck、T24-t1、T24-t2 的根系情况;g 为芋头球茎特征情况。  
a, b, c, d, e, and f are root conditions for T22-ck, T22-t1, T22-t2, T24-ck, T24-t1 and T24-t2, respectively; g is taro corm characteristics.

图 10 芋成熟期采收后根系和球茎特征情况

Fig.10 Root and corm characteristics of taro after harvesting at maturity

表 2 芋成熟期采收球茎产量及根系特征变化

Tab.2 Corm yield and root system features changes of taro harvested at maturity

样品编号 Sample	单株芋子 总数量/个 Total number of taro corms a single plant	芋子平均 单球重/g Average weight of a single taro corm	单株芋子 平均产量/g Average yield a single plant of taro corms	单株芋根的 数量/条 Number of roots in a single taro plant	单株芋平均根长/cm Average root length of a single taro plant	单株芋根系 平均直径/mm Average root diameter of a single taro plant
T24-ck	26±1 <sup>a</sup>	28.81±2.36 <sup>c</sup>	748.84±183.57 <sup>b</sup>	72±11 <sup>bc</sup>	18.33±2.97 <sup>b</sup>	2.57±0.32 <sup>a</sup>
T24-t1	19 ±1 <sup>b</sup>	22.64±2.55 <sup>d</sup>	429.42±157.41 <sup>bc</sup>	109±21 <sup>ab</sup>	22.56±6.96 <sup>a</sup>	2.44±0.29 <sup>a</sup>
T24-t2	12±2 <sup>c</sup>	20.31±3.14 <sup>d</sup>	240.43±39.25 <sup>c</sup>	63±10 <sup>bc</sup>	24.75±4.27 <sup>a</sup>	2.43±0.44 <sup>a</sup>
T22-ck	21±1 <sup>b</sup>	51.13±5.82 <sup>e</sup>	1 073.19±216.32 <sup>a</sup>	153±54 <sup>a</sup>	14.08±3.17 <sup>d</sup>	1.71±0.23 <sup>c</sup>
T22-t1	11±1 <sup>c</sup>	36.46±3.97 <sup>b</sup>	400.43±132.57 <sup>bc</sup>	46±10 <sup>bc</sup>	15.32±2.69 <sup>cd</sup>	1.93±0.33 <sup>b</sup>
T22-t2	10±1 <sup>c</sup>	23.55±3.41 <sup>cd</sup>	235.04±44.81 <sup>c</sup>	43±1 <sup>c</sup>	17.12±3.31 <sup>bc</sup>	1.79±0.24 <sup>bc</sup>

不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异(P<0.05)。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at P<0.05.

表 3 芋成熟期球茎重要品质变化

Tab.3 Important quality changes in taro corms at maturity

样品编号 Sample	淀粉/ (mg·g <sup>-1</sup> ) Starch	纤维素/ (mg·g <sup>-1</sup> ) Cellulose	可溶性总糖/ (mg·g <sup>-1</sup> ) Total soluble sugar	维生素 C/ (mg·100 g <sup>-1</sup> ) Vitamin C	可溶性蛋白质/ (mg·g <sup>-1</sup> FW <sup>-1</sup> ) Soluble protein
T24-ck	83.92±13.51 <sup>a</sup>	9.7±1.74 <sup>ab</sup>	21.29±3.21 <sup>c</sup>	3.39±0.23 <sup>b</sup>	11.40±2.12 <sup>ab</sup>
T24-t1	45.17±8.57 <sup>b</sup>	11.21±2.52 <sup>a</sup>	31.82±3.84 <sup>b</sup>	4.27±0.24 <sup>a</sup>	14.36±2.89 <sup>a</sup>
T24-t2	26.06±3.15 <sup>c</sup>	10.39±3.86 <sup>a</sup>	28.52±4.27 <sup>b</sup>	1.03±0.12 <sup>c</sup>	5.76±1.02 <sup>c</sup>
T22-ck	72.47±15.23 <sup>a</sup>	6.74±1.52 <sup>b</sup>	34.21±3.52 <sup>b</sup>	2.52±0.19 <sup>c</sup>	9.82±1.89 <sup>b</sup>
T22-t1	43.44±7.67 <sup>b</sup>	10.02±4.27 <sup>a</sup>	48.63±5.54 <sup>a</sup>	3.65±0.31 <sup>b</sup>	10.44±2.39 <sup>ab</sup>
T22-t2	28.52±5.26 <sup>c</sup>	9.67±3.14 <sup>ab</sup>	43.03±6.33 <sup>a</sup>	0.96±0.09 <sup>c</sup>	3.76±1.5 <sup>6c</sup>

不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异(P<0.05)。

Different small letters indicate the significant differences among various treatments at P<0.05.

### 3 讨论与结论

水分是限制芋生产的主要因素之一,干旱胁迫严重地制约着芋植株生长发育,影响着芋的产量和品质。叶片是植物光合作用最集中的器官,也是蒸腾作用最大的器官,叶片的大小、形状、表面蜡质等特征与植物本身的抗旱性有显著的相关性,前人研究表明干旱地区的植物降低叶片的叶面积有助于降低蒸腾,提高水分利用效率,从而使自身在高温、干旱的环境下获取稳定的适应能力<sup>[25]</sup>,人为干旱胁迫处理植物后,其根系、株高、茎数、叶片的厚度和大小等重要性状也会受到严重的影响<sup>[26-27]</sup>。本研究中两种芋在受到干旱胁迫处理后,其叶片面积、叶片数量、植株高度等形态指标均显著下降,芋头成熟采收后节间变短,但根系变得更加发达,表明芋在生长期受干旱胁迫,严重地限制了芋的茎叶生长,促进根系生长,提高根冠比以适宜干旱胁迫。与 Mabhaudhi 等<sup>[9]</sup>和 Ganança 等<sup>[10]</sup>研究结论相比,本研究结论进一步系统地研究结芋期受干旱胁迫后的芋根系和叶片的变化。

根是植物最直接、快速感知土壤含水情况的器官,其结构特征在适应干旱环境时会发生变化,本研究试验中,T24 平均根系直径、平均根长大于野生型品种 T22,可以看出 T24 根系较为发达,深扎于土壤,在耐旱大豆的根系特性研究中也有相似情况<sup>[28]</sup>,表明较为发达的根系能有效利用土壤水分,特别是土壤深处的水分,使 T24 能更好地适应土壤干旱环境,从而提升其植株的抗旱能力。植物表皮蜡质层是植物自我防护的第一道屏障,对调控表皮渗透性、减少非气孔性水分丧失等起着重要作用<sup>[29]</sup>。一般认为,表皮蜡质的含量与厚度影响植物的水分蒸腾,植物的蜡质含量高其耐旱能力也较强<sup>[30]</sup>。本研究通过扫描电镜分析,发现芋叶片正背面均覆盖着致密的片状蜡晶体,其中背面蜡质分布多于正面,这更有利于叶片锁住水分,也可能通过堵塞气孔降低蒸腾作用。随着土壤干旱胁迫程度增加,蜡质含量先增加后降低,水分胁迫的进一步加剧可能导致芋植株体内相关保护机制遭到破坏,使得中度胁迫组的蜡质含量高于重度胁迫组,这与干旱胁迫处理后的玉簪叶片表面的蜡质含量变化基本相似<sup>[30]</sup>,本研究中突变体 T24 叶片的蜡质明显高于野生型 T22 叶片的蜡质,表明蜡质含量的适量增加可以使芋植株具有更强的抗旱能力。气孔是植物进行气体交换的主要通道,控制气孔的开闭可以调节蒸腾作用中水分的散失。气孔开张度下降和气孔密度增大是植物对干旱环境响应的典型特征,在一定程度上,可以根据气孔自身的调节能力反映植物对干旱胁迫的抵抗能力<sup>[31]</sup>。本研究结果表明,随着干旱程度的加深,气孔张开程度逐渐变小,同一视野大小范围内气孔数目增多,其中各处理下 T24 气孔张开程度小于 T22,气孔密度大于 T22,在文冠果不同耐旱种质资源中也有相似的气孔情况差异<sup>[32]</sup>,表明干旱胁迫会引起气孔形态及数量变化。

MDA 是膜脂过氧化作用的产物之一,MDA 不断积累引起酶和细胞膜的破坏。 $H_2O_2$  是氧自由基的催化产物,高浓度的  $H_2O_2$  引起细胞死亡。本研究结果表明,两种芋叶片中的 MDA 和  $H_2O_2$  的含量均随土壤干旱胁迫程度呈上升趋势,且含量显著高于对照组,表明干旱加剧了 MDA 的产生,促使膜系统的损伤和细胞的死亡,这与干旱胁迫处理后的马铃薯叶片中 MDA 和  $H_2O_2$  的含量变化趋势相似<sup>[33]</sup>。本研究中 T22 处理组的 MDA 和  $H_2O_2$  含量的上升幅度显著高于 T24 处理组,说明干旱胁迫对其细胞膜的损害程度更大。脯氨酸是植物中重要的渗透调节物质之一,在植物抗旱性方面有着积极作用<sup>[34]</sup>,本研究发现 T24 处理组中 Pro 含量上升幅度显著高于 T22 处理组,表明 Pro 可能在 T24 抗旱性中有着积极作用。SOD、CAT、POD、APX 和 GR 是植物中重要的抗氧化酶,植物抗氧化酶相互协同作用可以提高植物抵抗活性氧的毒害和环境胁迫的能力,它们的活性通常与抗旱性呈正相关,本研究结果表明,两个芋品种叶片中的 SOD、CAT 和 GR 活性均随土壤干旱胁迫程度加剧呈现上升趋势,并随干旱胁迫处理时间延长呈现类似的先上升后降低或持续上升的趋势,且 T24 叶片中 SOD、CAT 的活性在干旱处理 30 d 及 60 d、GR 的活性在干旱处理 60 d 及 90 d 等时期均高于 T22,这与耐旱性强的马铃薯和百合品种受干旱胁迫处理后 SOD、CAT 和 GR 酶活性变化情况类似<sup>[34-35]</sup>,表明芋在受到一定干旱胁迫后通过增加抗氧化酶活性来提高抗干旱能力,高活性的 SOD、CAT 和 GR 可能促进 T24 更加耐旱。

作物生长期土壤干旱胁迫通常会造成作物的产量和品质下降<sup>[13,36]</sup>,本研究结果表明在结芋期,两

种芋受到干旱胁迫后,芋子平均单球重和单株芋子平均产量均显著下降,但耐旱品种 T24 的芋子平均单球重和单株芋子平均产量的下降趋势显著低于不耐旱的野生型品种 T22,这与张海燕等<sup>[13]</sup>研究抗旱甘薯品种受干旱胁迫后减产幅度小于不抗旱品种的变化趋势基本一致。两种芋的淀粉含量随干旱处理时间延长呈现显著下降趋势,而纤维素、可溶性总糖、维生素 C 和可溶性蛋白质含量呈现上升后降低的趋势,这与马铃薯和甘薯受干旱胁迫处理后品质相关代谢物的变化情况类似<sup>[15,37]</sup>,表明适当中度干旱处理能提高芋头的品质,但在结芋期芋受到不同程度的干旱胁迫都会显著地降低芋头的淀粉含量,从而造成显著减产。因此,在芋的生产中,结芋期要注意保障芋生长所需灌水量,并且适当干旱处理有助于促进芋头产量和品质达到最佳平衡状态。

致谢:江西省人力资源和社会保障厅博士后科研择优资助项目(2021KY38)和江西省研究生创新专项资金项目(YC2020-S228)同时对本研究给予了资助,谨致谢意!

### 参考文献 References:

- [1] YIN J, JIANG L, WANG L, et al. A high-quality genome of taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott), one of the world's oldest crops[J]. *Molecular ecology resources*, 2021, 21(1): 68-77.
- [2] FAO. Faostat[EB/OL]. [2021-07-14]. [2023-08-03]. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>.
- [3] 刘星月, 朱强龙, 李慧英, 等. 红芽芋脱毒试管芋诱导及植株再生[J]. *园艺学报*, 2020, 47(12): 2427-2438.  
LIU X Y, ZHU Q L, LI H Y, et al. Induction and plant regeneration of virus-free microtuber in red bud taro[J]. *Acta horticulturae Sinica*, 2020, 47(12): 2427-2438.
- [4] 汪振立, 张恋, 罗建林, 等. 江西赣县吉埠贡芋品质与生态地质环境关系讨论[J/OL]. *中国地质*; 1-21. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1167.P.20230223.1037.004.html>.  
WANG Z L, ZHANG L, LUO J L, et al. Discussion on the relationship between taro quality and eco-geo environment in jibu, ganxian county jianxi province[J]. *Geology in China*; 1-21. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1167.P.20230223.1037.004.html>.
- [5] 中华人民共和国农业部公告[J]. *中华人民共和国农业部公报*, 2012, 100(1): 46-48.  
Announcement of the Ministry of Agriculture of the People's Republic of China[J]. *Gazette of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China*, 2012, 100(1): 46-48.
- [6] 中华人民共和国农业部公告第 2384 号[J]. *中华人民共和国农业部公报*, 2016, 151(4): 62-64.  
Announcement of the Ministry of Agriculture of the People's Republic of China No. 2384[J]. *Gazette of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China*, 2016, 151(4): 62-64.
- [7] 上海市上海县三林人民公社编写芋芳[M]. 上海: 上海人民出版社, 1976.  
Shanghai Sanlin People's Commune of Shanghai County write taro[M]. Shanghai: Shanghai People's Publishing House, 1976.
- [8] 张雨霏, 贾洋, 阳海鸥, 等. 基于 trmm 数据的江西省降水时空分布特征分析[J]. *安徽农学通报*, 2023, 29(6): 149-154.  
ZHANG Y F, JIA Y, YANG H O, et al. Analysis of temporal and spatial distribution characteristics of precipitation in Jiangxi Province based on TRMM data[J]. *Anhui agricultural science bulletin*, 2023, 29(6): 149-154.
- [9] MABHAUDHI T, MODI A T. Drought tolerance of selected south african taro (*Colocasia esculenta* L. Schott) landraces[J]. *Experimental agriculture*, 2015, 51(3): 451-466.
- [10] GANANÇA J F T, FREITAS J G R, NÓBREGA H G M, et al. Screening for drought tolerance in thirty three taro cultivars[J]. *Notulae botanicae horti agrobotanici Cluj-Napoca*, 2018, 46(1): 65-74.
- [11] GOUVEIA C S S, GANANÇA J F T, LEBOT V, et al. Quantitation of oxalates in corms and shoots of *Colocasia esculenta* (L.) Schott under drought conditions[J]. *Acta physiologiae plantarum*, 2018, 40(12): 214.
- [12] 刘星月, 朱强龙, 单楠, 等. 多子芋组培突变材料表型及 ssr 标记鉴定[J]. *江西农业大学学报*, 2020, 42(2): 241-249.  
LIU X Y, ZHU Q L, SHAN N, et al. Identification of mutants from tissue culture in multi-cormels taro by phenotypic traits and ssr markers[J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2020, 42(2): 241-249.
- [13] 张海燕, 段文学, 解备涛, 等. 不同时期干旱胁迫对甘薯内源激素的影响及其与块根产量的关系[J]. *作物学报*, 2018, 44(1): 126-136.  
ZHANG H Y, DUAN W X, XIE B T, et al. Effects of drought stress at different growth stages on endogenous hormones and

- its relationship with storage root yield in sweetpotato[J].Acta agronomica Sinica,2018,44(1):126-136.
- [14] 郭志平,施用磷钾肥对马铃薯产量品质和相关生理指标的影响[D].武汉:华中农业大学,2009.  
GUO Z P.Effects of phosphorus and potassium fertilizers influencetuber yield and quality and relevant physiological processes of potatoes[D].Wuhan:Huazhong Agricultural University,2009.
- [15] 杨宏伟,刘文瑜,冯焕琴,等.土壤含水量和磷肥对马铃薯生长发育及抗旱生理的影响[J].中国沙漠,2018,38(2):307-314.  
YANG H W,LIU W Y,FENG H Q,et al.Effects of soil moisture and phosphate fertilizer on the growth and drought resistance physiology of potato seedlings[J].Journal of desert research,2018,38(2):307-314.
- [16] 周小云,陈信波,徐向丽,等.稻叶表皮蜡质提取方法及含量的比较[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2007,172(3):273-276.  
ZHOU X Y,CHEN X B,XU X L,et al.On comparison of extraction methods of epicuticular wax and content of rice leaves [J].Journal of Hunan agricultural university(natural science edition),2007,172(3):273-276.
- [17] 陈奕凝,谭文文,彭治,等.不同方法对海棠叶表皮的观察对比[J].安徽农业科学,2020,48(20):127-130.  
CHEN Y N,TAN W W,PENG Y,et al.Observation and comparison of crabapple leaf epidermis by different methods [J].Journal of Anhui agricultural sciences,2020,48(20):127-130.
- [18] 孙云,江春柳,赖钟雄,等.茶树鲜叶抗坏血酸过氧化物酶活性的变化规律及测定方法[J].热带作物学报,2008,29(5):562-566.  
SUN Y,JIANG C L,LAI Z X,et al.Determination and observation of the changes of the ascorbate peroxidase activities in the fresh leaves of tea plants[J].Chinese journal of tropical crops,2008,29(5):562-566.
- [19] VIT6RIA A P,LEA P J,AZEVEDO R A.Antioxidant enzymes responses to cadmium in radish tissues[J].Phytochemistry,2001,57(5):701-710.
- [20] 董亮,何永志,王远亮,等.超氧化物歧化酶(SOD)的应用研究进展[J].中国农业科技导报,2013,15(5):53-58.  
DONG L,HE Y Z,WANG Y L,et al.Research progress on application of superoxide dismutase(SOD)[J].Journal of agricultural science and technology,2013,15(5):53-58.
- [21] 刘灵芝,钟广蓉,熊莲,等.过氧化氢酶的研究与应用新进展[J].化学与生物工程,2009,26(3):15-18.  
LIU L Z,ZHONG G R,XIONG L,et al.Research and application progress of catalase[J].Chemistry & bioengineering,2009,26(3):15-18.
- [22] 赵龙飞,徐亚军,邵璇,等.两株内生芽孢杆菌对盐胁迫下大豆幼苗超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性影响[J].微生物学通报,2022,49(5):1664-1677.  
ZHAO L F,XU Y J,SHAO X,et al.Two endophytic bacillus strains from soybean nodules affect superoxide dismutase and peroxidase activities in soybean seedlings under salt stress[J].Microbiology China,2022,49(5):1664-1677.
- [23] 韩瑞丽.番茄抗坏血酸过氧化物酶研究进展[J].山西农业科学,2013,41(6):650-652.  
HAN R L.Research progress of ascorbate peroxidase in tomato [J].Journal of Shanxi agricultural sciences,2013,41(6):650-652.
- [24] 张腾国,聂亭亭,孙万仓,等.逆境胁迫对油菜谷胱甘肽还原酶基因表达及其酶活性的影响[J].应用生态学报,2018,29(1):213-222.  
ZHANG T G,NIE T T,SUN W C,et al.Effects of diverse stresses on gene expression and enzyme activity of glutathione reductase in Brassica campestris[J].Chinese journal of applied ecology,2018,29(1):213-222.
- [25] 刘明虎,辛智鸣,徐军,等.干旱区植物叶片大小对叶表面蒸腾及叶温的影响[J].植物生态学报,2013,37(5):436-442.  
LIU M H,XIN Z M,XU J,et al.Influence of leaf size of plant on leaf transpiration and temperature in arid regions[J].Chinese journal of plant ecology,2013,37(5):436-442.
- [26] 曹林青,钟秋平,罗帅,等.干旱胁迫下油茶叶片结构特征的变化[J].林业科学研究,2018,31(3):136-143.  
CAO L Q,ZHONG Q P,LUO S,et al.Variation in leaf structure of *Camellia oleifera* under drought stress [J].Forest research,2018,31(3):136-143.
- [27] 王天,张舒涵,闫士朋,等.干旱胁迫和磷肥用量对马铃薯根系形态及生理特征的影响[J].干旱地区农业研究,2020,38(1):117-124.  
WANG T,ZHANG S H,YAN S P,et al.Effects of drought stress and application amount of phosphorus fertilizer on morpho-

- logical and physiological characteristics of potato roots[J].Agricultural research in the arid areas,2020,38(1):117-124.
- [28] 李志弘.大豆品种的耐旱性评价及耐旱大豆的根系特性[D].沈阳:沈阳农业大学,2020.  
LI Z H.Evaluation of soybean drought tolerance and root characteristics of drought tolerant soybean varieties[D].Shenyang: Shenyang Agricultural University,2020.
- [29] 周玲艳,刘胜洪,秦华明,等.5个苜蓿品种叶片表面蜡质覆盖与抗旱性的关系[J].草业科学,2013,30(4):596-601.  
ZHOU L Y,LIU S H,QIN H M,et al.A study on relationship between leaf epicuticular wax coverage and drought resistance of five alfalfa varieties[J].Pratacultural science,2013,30(4):596-601.
- [30] 曲玉莹,曲波,崔娜,等.水分胁迫对‘翠鸟’玉簪叶片表皮蜡质及生理特性的影响[J].园艺学报,2019,46(7):1344-1350.  
QU Y Y,QU B,CUI N,et al.Effects of water stress on the epicuticular wax and physiological characteristics of hosta ‘halcyon’ leaves[J].Acta horticulturae Sinica,2019,46(7):1344-1350.
- [31] 郭瑶,吴建慧,水分胁迫对绢毛委陵菜气孔特征的影响[J].吉林农业科技学院学报,2015,24(4):13-16.  
GUO Y,WU J H,Effect of water stress on stomatal characteristics of leaves of potentilla sericea[J].Journal of Jilin agricultural science and technology university,2015,24(4):13-16.
- [32] 王孟珂,田梦妮,毕泉鑫,等.基于气孔性状的文冠果种质资源抗旱性评价及抗旱资源筛选[J].植物研究,2021,41(6):957-964.  
WANG M K,TIAN M N,BI Q X,et al.Evaluation of drought tolerance based on stomatal characters and selection of germplasm resources from xanthoceras sorbifolia[J].Bulletin of botanical research,2021,41(6):957-964.
- [33] 梁丽娜,刘雪,唐勋,等.干旱胁迫对马铃薯叶片生理生化指标的影响[J].基因组学与应用生物学,2018,37(3):1343-1348.  
LIANG L N,LIU X,TANG X,et al.Effect of drought stress on physiological and biochemical indexes of potato leaves[J].Genomics and applied biology,2018,37(3):1343-1348.
- [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.  
KANG Y H,GONG X C,ZHAO H C,et al.Physiological and biochemical response of potato under the drought stress in different growth period[J].Chinese agricultural science bulletin,2011,27(15):97-101.
- [35] 黄尧瑶,邓明华,彭春秀,等.百合花瓣抗氧化酶系统对干旱胁迫响应的研究[J].园艺学报,2020,47(4):788-796.  
HUANG Y Y,DENG M H,PENG C X,et al.Studies on the response of lily petal antioxidant enzyme system to drought stress[J].Acta horticulturae Sinica,2020,47(4):788-796.
- [36] 路振广,邱新强,张明智,等.干旱胁迫对夏玉米叶片光合特性及产量的影响[J].节水灌溉,2019,282(2):34-42.  
LU Z G,QIU X Q,ZHANG M Z,et al.Effects of drought stress on leaves photosynthetic characteristics and yield of summer maize[J].Water saving irrigation,2019,282(2):34-42.
- [37] 孙哲,史春余,陈路路,等.干旱胁迫下钾素对甘薯碳水化合物及内源激素含量的影响[J].植物营养与肥料学报,2019,25(9):1550-1559.  
SUN Z,SHI C Y,CHEN L L,et al.Effects of potassium nutrition on carbohydrate and endogenous hormone contents of sweet potato under drought stress[J].Journal of plant nutrition and fertilizers,2019,25(9):1550-1559.