

涝害胁迫下木薯苗期生理与转录组响应分析

张欣^{1,2}, 陈璐^{1,2}, 陈默^{1,2}, 李双江^{1,2}, 谢海弘^{1,2}, 盛浩^{2,3*}, 宋勇^{1,2,4,5*}

1. 湖南农业大学园艺学院, 湖南长沙 410128; 2. 岳麓山实验室, 湖南长沙 401128; 3. 湖南农业大学资源学院, 湖南长沙 410128; 4. 湖南省马铃薯工程技术研究中心, 湖南长沙 410128; 5. 园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心, 湖南长沙 410128

摘要: 探究涝害胁迫下木薯苗期生理响应及基因表达差异, 以为湖南地区木薯北移栽培的防灾减灾提供理论依据。本研究以 NZ199 木薯幼苗为研究对象, 设置中度 (W1) 和重度 (W2) 2 个涝害水平, 以正常供水 (CK) 为对照, 测定胁迫 14 d 及复水后 NZ199 木薯幼苗光合特性、抗氧化酶活性等指标, 并对胁迫 14 d 的木薯叶片进行转录组测序分析。结果表明: 随着胁迫程度加重, 净光合速率下降, 气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率整体呈上升趋势; 超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和过氧化物酶活性在涝害胁迫下显著高于 CK, 丙二醛含量增加, 且积累程度与胁迫程度呈正相关, 表明植株在遭受涝害时启动抗氧化机制, 但仍受到一定程度的氧化损伤; 复水处理后, 光合指数较胁迫前显著下降, 抗氧化酶活性和丙二醛含量也有所下降, 说明植株虽有一定恢复能力, 但仍未完全恢复到胁迫前的正常水平。转录组测序结果显示, 在 W1 vs CK、W2 vs CK、W2 vs W1 三个比较组中, 分别鉴定出 900、1542、575 个差异表达基因, 其中上调基因有 1594 个, 下调基因有 1423 个。KEGG 显著富集通路包括类黄酮生物合成、淀粉和蔗糖代谢、植物激素信号转导等。综上所述, 木薯幼苗具有一定抗涝能力, 但其抗涝性存在阈值, 在涝害发生时及时排水有助于减轻植株损伤。本研究系统分析了湖南地区木薯在不同程度涝害胁迫下的生理及基因表达变化, 并鉴定出多个与抗涝相关的差异表达基因和通路, 为筛选木薯响应涝害胁迫的候选基因奠定理论基础, 也为后续深入研究木薯抗涝分子机制和培育抗涝品种提供新的方向。

关键词: 木薯; 涝害胁迫; 生理特性; 转录组分析

中图分类号: S533 文献标志码: A

Physiological and Transcriptome Response Analysis of Cassava Seedlings under Waterlogging Stress

ZHANG Xin^{1,2}, CHEN Lu^{1,2}, CHEN Mo^{1,2}, LI Shuangjiang^{1,2}, XIE Haihong^{1,2}, SHENG Hao^{2,3*}, SONG Yong^{1,2,4,5*}

1. College of Horticulture, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Yuelushan Laboratory, Changsha, Hunan 401128, China; 3. College of Resources, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 4. Hunan Engineering Research Center of Potato, Changsha, Hunan 410128, China; 5. Engineering Research Center for Horticultural Crop Germplasm Creation and New Variety Breeding, Ministry of Education, Changsha, Hunan 410128, China

Abstract: The study was aimed to explore the physiological response and gene expression differences of cassava seedlings under waterlogging stress and to provide theoretical basis for disaster prevention and reduction of cassava northward migration cultivation in Hunan Province. Seedlings of cassava NZ199 were used, and two waterlogging levels of moderate (W1) and severe (W2) were set. The normal water supply (CK) was used as the control. The photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of the seedlings were measured after 14 days of stress and after rewatering, and transcriptome sequencing analysis was performed on the leaves after 14 days of stress. The results showed

收稿日期 2025-05-08; 接受日期 2025-05-26

基金项目 国家现代农业产业技术体系建设项目 (No. CARS-11-HNSY)。

作者简介 张欣 (2002—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 木薯栽培生理。*通信作者 (Corresponding authors): 盛浩 (SHENG Hao), E-mail: shenghao82@hunau.edu.cn; 宋勇 (SONG Yong), E-mail: songyong1117@163.com。

that with the aggravation of stress, the net photosynthetic rate decreased, and the stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration and transpiration rate showed an overall upward trend. The activities of superoxide dismutase, catalase and peroxidase were significantly higher than those of CK under waterlogging stress, the content of malondialdehyde increased, and the degree of accumulation was positively correlated with the degree of stress, indicating that the plant initiated the antioxidant mechanism when suffering from waterlogging, but still suffered a certain degree of oxidative damage. After rewatering treatment, the photosynthetic index decreased significantly compared with that before stress. Antioxidant enzyme activity and malondialdehyde content also decreased, indicating that although the plant had a certain recovery ability, it did not fully recover to the normal level before stress. The results of transcriptome sequencing showed that 900, 1542 and 575 differentially expressed genes were identified in the three comparison groups of W1 vs CK, W2 vs CK and W2 vs W1, respectively, of which 1594 were up-regulated and 1423 were down-regulated. The pathways significantly enriched by KEGG included flavonoid biosynthesis, starch and sucrose metabolism, plant hormone signal transduction, etc. In summary, cassava seedlings have certain waterlogging resistance, but the waterlogging resistance has a threshold value. Timely drainage after waterlogging helps to reduce plant damage. In this study, the physiological and gene expression changes of cassava under different degrees of waterlogging stress in Hunan were systematically analyzed, and several differentially expressed genes and pathways related to waterlogging resistance were identified, which would lay a theoretical foundation for screening candidate genes of cassava in response to waterlogging stress, and also provide a new direction for further research on the molecular mechanism of cassava waterlogging resistance and the cultivation of waterlogging resistant varieties.

Keywords: cassava; waterlogging stress; physiological characteristics; transcriptome analysis

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.09.002

木薯 (*Manihot esculenta* Crantz), 又名树薯、木番薯, 隶属于大戟科木薯属, 是中国热带和亚热带地区重要的经济作物之一^[1]。木薯是重要的工业原料作物, 其块根富含淀粉, 广泛用于化工品的生产^[2]。此外, 木薯乙醇在节能、可再生及减少温室气体排放等方面具有显著优势^[3]。在全球气候变化与碳中和目标推动下, 基于可再生资源利用与可持续发展的需求, 木薯栽培区呈现北移趋势, 具备较高的推广潜力^[4]。

湖南地处亚热带湿润季风气候区, 雨热同期、降水丰沛, 且年内降水分布不均, 3月下旬至6月底的降雨量占全年总量的50%~60%^[5]。尽管木薯具有一定的耐涝能力, 应对多雨具备一定适应性, 但长期或突发性强降雨造成的土壤过湿, 仍可能对木薯生长发育产生不利影响^[6]。其中, 苗期(4—5月)正值当地强降雨集中期, 频繁降水叠加黏重土壤排水不畅, 极易引发短期渍涝, 严重胁迫木薯幼苗根系及地上部的正常发育^[7]。

在淹水胁迫条件下, 根系最先受到影响。土壤缺氧环境抑制根部有氧呼吸, 导致其生长停滞, 进而影响整株发育^[8]。研究表明, 涝害可显著影响植物的光合能力、生理代谢和抗氧化系统, 进而加速植株衰老^[9]。YU等^[10]发现, 高湿条件下植物叶绿素含量下降, 影响植物光合效率, 并在淹水及复水阶段碳水化合物的合成能力

明显减弱^[11]。此外, 涝害诱发的缺氧胁迫可促进过量活性氧(reactive oxygen species, ROS)积累, 并诱导过氧化氢酶(catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)等抗氧化酶活性升高, 从而对植物细胞产生氧化损伤^[12]。在湿度高、降雨频繁的气候条件下, 木薯还易感染细菌性萎蔫病, 严重时可致叶片、茎秆萎蔫甚至植株死亡^[13]。

植物对淹水胁迫的响应涉及复杂的分子与代谢调控机制, 主要包括激素信号调节、ROS清除、能量代谢重构、氮素与氨基酸代谢等过程^[14]。转录组学研究显示, 淹水胁迫可诱导大量基因的差异表达, 显著富集于苯丙氨酸代谢、光合作用、氮代谢和类黄酮合成等多个生物通路。王靓^[15]利用Illumina高通量测序技术对淹水胁迫处理的菊花脑根系进行基因表达测序分析, 发现差异表达基因(differentially expressed genes, DEGs)在植物激素信号转导通路中显著富集。LIU等^[16]对2个水稻品种进行淹水处理, 发现耐涝品种在能量代谢、通气组织形成、ROS调节及细胞壁重构等方面的DEGs富集程度高于敏感品种。近年来, 转录组学在拟南芥、水稻、油菜等植物中已取得显著进展, 为解析涝害胁迫机制提供重要支撑^[17-19]。

尽管前期研究为识别植物响应涝害胁迫的关键基因和信号通路奠定了基础, 但针对木薯苗期

涝害胁迫下的生理调控机制与转录组表达特征的系统研究仍较薄弱。本研究以华南地区木薯主栽品种南植 199 (NZ199) 为试验材料, 开展不同程度的涝害胁迫处理, 结合生理指标测定与转录组测序, 系统分析木薯苗期叶片在涝害下的生理响应与转录调控特征, 旨在为揭示木薯抗涝机制及相关基因资源挖掘提供理论依据和数据支持。

1 材料与方 法

1.1 材 料

1.1.1 植物材料 本试验所用木薯品种为南植 199 (NZ199), 由广西武鸣农技推广站提供。所用插条均为株高约 20 cm、长势一致、无病虫害的健康植株茎段。于水分胁迫 14 d 后与恢复正常水分供应 7 d 后的上午 9:00—11:00 点进行指标测定或取样。

1.1.2 试验环境 试验于湖南农业大学园艺学院人工气候室内进行, 培养环境设定为: 白天温度为 28 °C, 光照强度为 7500 lx; 夜间温度为 20 °C, 光照强度为 0 lx; 空气湿度统一设置为 40%。

1.1.3 试验设计 试验采用单因素试验设计, 处理因素为水分胁迫程度。采用基质栽培, 育苗容器规格为 15 cm 的 PVC 盆钵, 内部填充育苗基质。将生长状态均一的 NZ199 木薯茎段以垂直方式插入基质中, 充分浇水后移至人工气候室进行培养。生长 7 d 后进行缺株补苗, 待 2~3 片功能叶完全展开, 采用日本改良园试营养液 (表 1) 进行水肥管理, 期间控制基质水分含量为 50%~60%, 以满足木薯最适田间持水量的生长需求。

表 1 日本改良园试营养液配方

Tab. 1 Formula of nutrient solution for japanese improvement garden trial

肥料 Fertilizer		$\rho/(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1})$
大量元素	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$	950.00
	KNO_3	810.00
	$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$	155.00
	$\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$	500.00
微量元素	Fe-EDTA	15.00~25.00
	$\text{MnSO}_4\cdot 4\text{H}_2\text{O}$	2.00
	H_3BO_3	3.00
	$\text{ZnSO}_4\cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.22
	$\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0.05
	$\text{Na}_2\text{MoO}_4\cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0.02

待幼苗生长至 8~9 片叶, 对其进行涝害胁迫处理: 土壤含水量占田间最大持水量的 50%~60% (CK)、中度胁迫 70%~80% (W1) 及完全淹水的重度胁迫 100% (W2)。涝害胁迫处理持续 14 d, 每个处理重复 12 盆, 共计 36 盆。胁迫结束后, 迅速通过通风换气等措施降低土壤含水量至 50%~60%, 恢复正常水分供应 7 d, 形成复水处理组。复水后各处理组依次命名为 FCK (复水对照组)、FW1 (复水中度胁迫组)、FW2 (复水重度胁迫组)。

1.2 方 法

1.2.1 指标测定 (1) 光合参数测定。选取各处理植株由上至下第 3 片完全展开叶, 采用 LI-6400XT 光合测定仪测定净光合速率 (net photosynthetic rate, P_n)、胞间 CO_2 浓度 (intercellular CO_2 concentration, C_i)、气孔导度 (stomatal conductance, G_s) 和蒸腾速率 (transpiration rate, T_r) 等参数, 各处理重复测定 5 次, 取平均值。

(2) 生理指标测定。各处理选取 3 株, 由上往下摘取第 3 或 4 片完全叶, 去除较粗叶脉后用液氮进行磨样, 置于 -80 °C 冰箱保存, 测定时各处理取混样测 3 次重复。参照朱小慧等^[20]的方法测定 SOD、CAT 活性; 参照赵扬等^[21]的方法测定 POD 活性; 参照林淑仪等^[22]的方法测定丙二醛 (malonaldehyde, MDA) 含量。

1.2.2 转录组测序 (1) 转录组样品。分别取经过 14 d 涝害胁迫处理的木薯幼苗, 摘取第二片完全展开叶进行转录组测序。为保证试验的准确性, 每个处理采用多植株混合取样, 分别提取 RNA, 每个处理设 3 次生物学重复, 共 3 个处理, 9 个样品。

(2) 样品检测与文库构建。提取样品 RNA 经质量检测合格后构建测序文库。获得的原始测序数据经质量过滤处理后得到有效数据, 并与木薯参考基因组序列进行比对, 生成比对数据。在此基础上进行基因表达量分析、DEGs 筛选、功能注释 (gene ontology, GO) 与 KEGG 富集分析。

(3) 差异基因筛选。使用 DESeq2 进行差异表达基因分析 (differential expression analysis, DEG)。将符合 $|\log_2\text{Fold Change}| \geq 1$, 且 $\text{FDR} < 0.05$ 的基因定义为差异基因。根据 GO 注释结果以及官方分类, 将差异基因功能分类后进行富集分析, 对 p -value 进行错误发现率 (false discovery rate, FDR) 校正, $\text{FDR} < 0.05$ 为显著富集, $\text{FDR} < 0.01$

为极显著富集。

1.3 数据处理

使用 Excel 2019 软件进行数据处理和制图；使用 IBM SPSS Statistics 27.0.1 软件进行单因素方差分析 (ANOVA)；采用邓肯法 (Duncan test) 多重比较对数据进行显著性检验 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 涝害胁迫及恢复正常供水对木薯叶片光合性能的影响

由表 2 可知，涝害胁迫对木薯叶片光合性能产生显著影响。涝害胁迫 14 d 后，在 W1 处理组

中，木薯幼苗净光合速率较 CK 提高 10.74%；而 W2 处理组中，木薯幼苗净光合速率显著下降，较 CK 减少了 43.75%。在 W1 和 W2 处理组中，木薯幼苗的气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率均大幅增加，分别为 CK 的 10.75 倍和 13.5 倍、1.82 倍和 1.74 倍、5.59 倍和 6.51 倍。

恢复正常水分供应 7 d 后，FW1 与 FW2 处理下木薯幼苗净光合速率恢复至 FCK 水平，FW1 处理下木薯幼苗的气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率也恢复至 FCK 水平；但 FW2 处理下木薯幼苗的气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率仍显著高于对照组。

表 2 涝害胁迫及恢复正常供水后对木薯叶片光合性能的影响

Tab. 2 Effects of waterlogging stress and normal water supply on photosynthetic performance of cassava leaves

处理 Treatment	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 G_s ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 T_r ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
CK	6.24±0.30 ^a	260.59±21.11 ^b	0.69±0.09 ^c	0.04±0.01 ^c
W1	6.91±0.46 ^a	473.28±3.63 ^a	3.86±0.17 ^b	0.43±0.03 ^b
W2	3.51±0.23 ^b	452.82±2.40 ^a	4.49±0.12 ^a	0.54±0.02 ^a
FCK	6.28±0.72 ^a	358.50±15.52 ^b	0.87±0.07 ^b	0.09±0.01 ^b
FW1	6.58±0.59 ^a	338.85±26.76 ^a	1.03±0.18 ^b	0.13±0.03 ^b
FW2	5.83±0.90 ^a	433.14±6.13 ^a	1.70±0.09 ^a	0.29±0.03 ^a

注：同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lower case letters in the same column indicate significant difference between treatments ($P < 0.05$).

2.2 涝害胁迫及恢复正常供水对木薯叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

由图 1 可知，涝害胁迫及恢复正常供水对叶片的抗氧化酶活性和 MDA 含量均有不同程度的影响。与对照组相比，W1 和 W2 处理下，木薯幼苗叶片 SOD 活性分别显著提高 1.12 倍和 2.03 倍，CAT 活性较 CK 分别提高 46.77% 和 72.25%，POD 活性分别提高 37.15% 和 51.90%，MDA 含量分别显著增加 87.96% 和 91.34%。上述结果表明，短期土壤水分胁迫显著诱导了叶片中抗氧化防御系统的激活，同时伴随脂质过氧化水平的升高。

恢复正常水分供应 7 d 后，各项生理指标虽有所回落，但仍显著高于对照组。FW1 和 FW2 处理下叶片 SOD 活性分别为 FCK 的 1.43 倍和 1.76 倍；CAT 活性较 FCK 分别增加 16.1% 和 18.18%；POD 活性较 FCK 分别提高 20.10% 和 30.27%；MDA 含量较 FCK 分别增加 41.56% 和 49.31%。上述结果表明，虽然恢复供水后木薯植

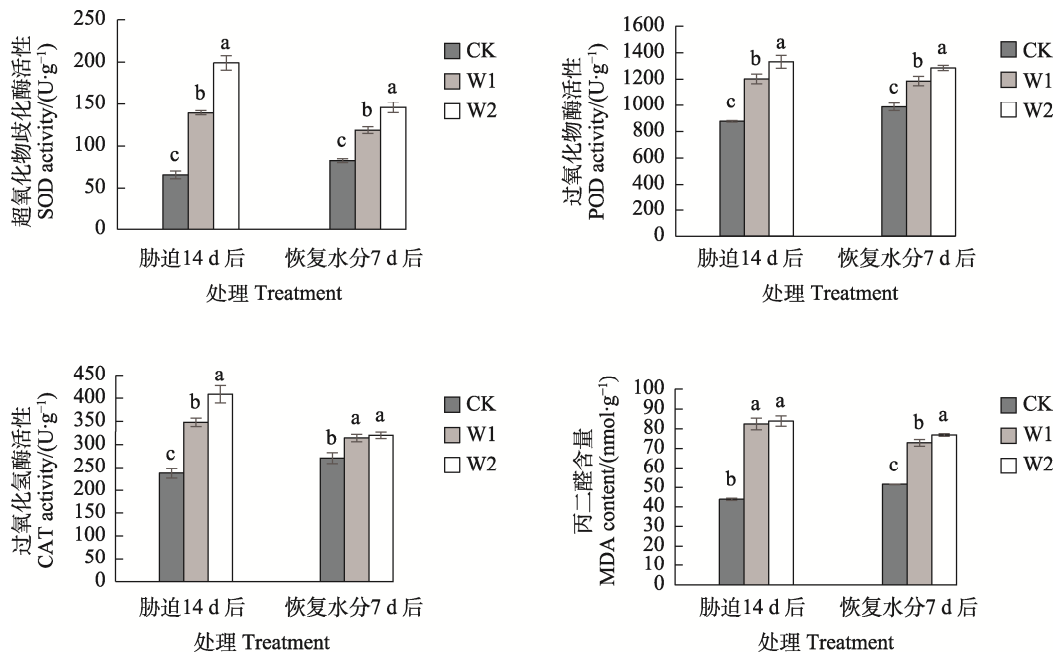
株能够缓慢恢复正常生理代谢，但短时间内仍难以完全回归至非胁迫状态。

2.3 转录组测序数据质量分析及与参考基因组比对结果统计

通过转录组测序，9 个木薯叶样本共获得 58.98 Gb 的数据量，各样本有效数据量达到 6 Gb。运用数据质量控制对转录组测序结果进行分析 (表 3)，得到 42 597 176~45 286 240 条过滤后数据 (clean reads)，Q30 碱基比在 92.65% 以上，GC 含量在 43.29%~43.75% 之间，表明测序数据质量较高。同时，各样本 Clean Reads 与木薯参考基因组比对良好，说明所选参考基因组具有较高的完整性与准确性，适用于本次分析。此外，未检测到污染现象，确保了数据的可靠性，为后续差异表达分析和功能注释提供有力保障。

2.4 涝害胁迫的差异表达基因筛选

对 CK、W1、W2 三个不同涝害胁迫处理下的差异表达基因进行两两对比分析，共得到 3017 个差异表达基因，包括 1594 个上调基因和 1423



不同小写字母表示相同处理时期不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among different treatments in the same treatment period ($P < 0.05$).

图 1 涝害胁迫及恢复正常供水对木薯叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

Fig. 1 Effects of waterlogging stress and normal water supply on antioxidant enzyme activity and malondialdehyde content of cassava leaves

表 3 转录组测序数据产出质量统计

Tab. 3 Quality statistics of transcriptome sequencing data

样品 Sample	原始数据 Raw reads	过滤后数据 Clean reads	过滤后碱基数 Clean base/Gb	Q20/%	Q30/%	GC 含量 GC content/%
CK-1	45965904	44435746	6.67	97.67	93.29	43.58
CK-2	44476624	42917534	6.44	97.92	93.94	43.68
CK-3	44271348	42774470	6.42	97.99	94.06	43.75
W1-1	44607442	43599184	6.54	97.72	93.43	43.66
W1-2	46851100	45286240	6.79	97.37	92.65	43.55
W1-3	46106898	44469226	6.67	97.88	93.81	43.56
W2-1	45233454	42729126	6.41	97.85	93.76	43.37
W2-2	44662410	42597176	6.39	97.89	93.84	43.29
W2-3	46190556	44327538	6.65	97.84	93.73	43.33

个下调基因。在涝害胁迫下, W1 vs CK, 共有 900 个差异基因, 其中 392 个基因下调, 508 个基因上调; W2 vs CK, 共 1542 个差异基因, 其中 721 个基因下调, 821 个基因上调; W2 vs W1, 共 575 个差异基因, 其中 310 个基因下调, 265 个基因上调(图 2)。在 3 个处理组中, 涝害胁迫后均存在大量差异表达基因, 整体来看, 各处理较对照的上调基因数均高于下调基因数, 表明涝害胁迫均会触发植物复杂的分子响应机制, 且对深程度涝害的响应更为剧烈。

2.5 涝害胁迫相关差异表达基因分析

在涝害胁迫处理后, 由于不同胁迫程度产生的差异性, 木薯幼苗差异表达基因分别为 994 个和 352 个, 另有 548 个基因在 2 个处理组中均有差异表达。将各个对比组放在一起后, 排除其他干扰, 经涝害胁迫处理, 重度胁迫下的木薯幼苗有 741 个差异表达基因, 中度胁迫下的木薯幼苗有 251 个差异表达基因, 其中有 65 个基因在各组中共同表达(图 3)。

2.6 差异表达基因的 GO 功能注释分析

为探究不同涝害胁迫水平下木薯幼苗基因的

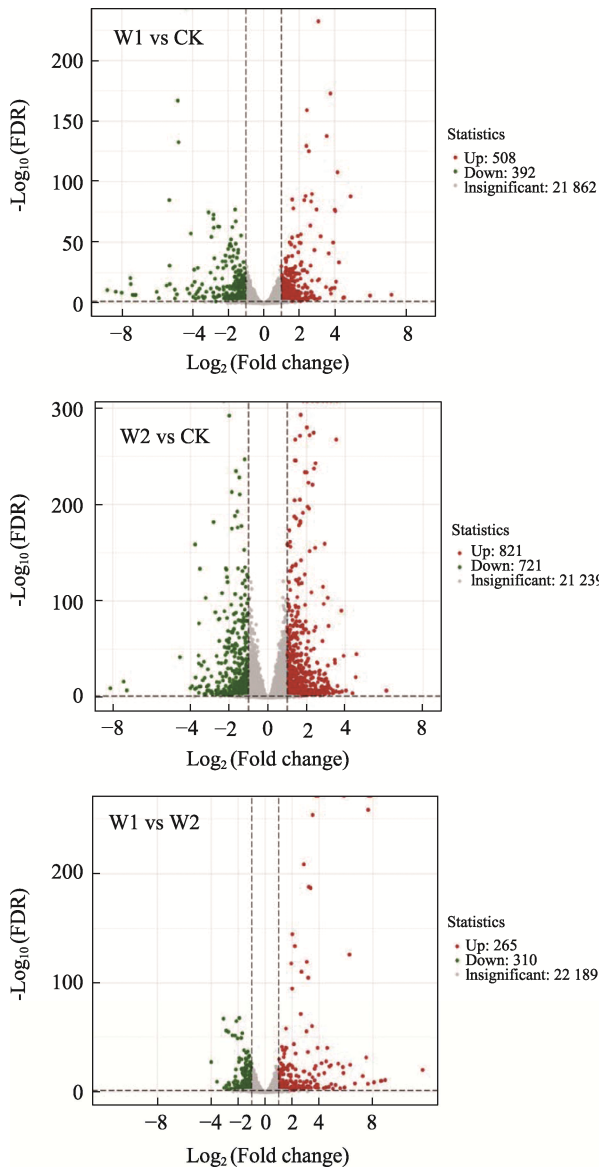


图 2 不同处理组之间差异表达火山图

Fig. 2 Volcanic composition of DEGs in different treatment

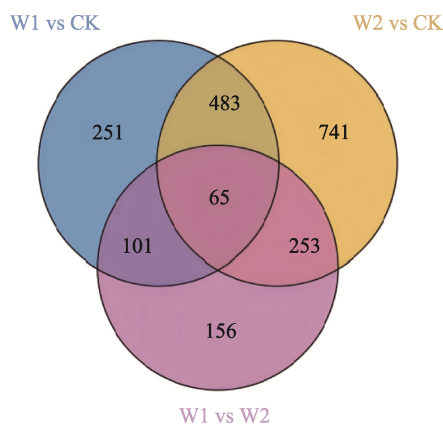


图 3 涝害胁迫处理后差异基因表达情况

Fig. 3 Differential gene expression after waterlogging stress treatment

功能变化,对 DEGs 进行 GO 功能注释与富集分析。GO 条目分为 3 个主要类别:生物过程 (biological process, BP)、分子功能 (molecular function, MF) 和细胞组分 (cellular component, CC)。在 W1 处理下,显著富集的前 50 条 GO 条目中,生物过程类别包含 38 个条目,涉及 545 个基因;细胞组分类别仅有 1 个条目,涉及 15 个基因;分子功能类别包含 11 个条目,涉及 175 个基因;在 W2 处理下,前 50 条显著富集的 GO 条目中,生物过程类别包含 37 个条目,涉及 709 个基因;细胞组分类别包含 2 个条目,涉及 51 个基因;分子功能类别包含 11 个条目,涉及 147 个基因(图 4)。

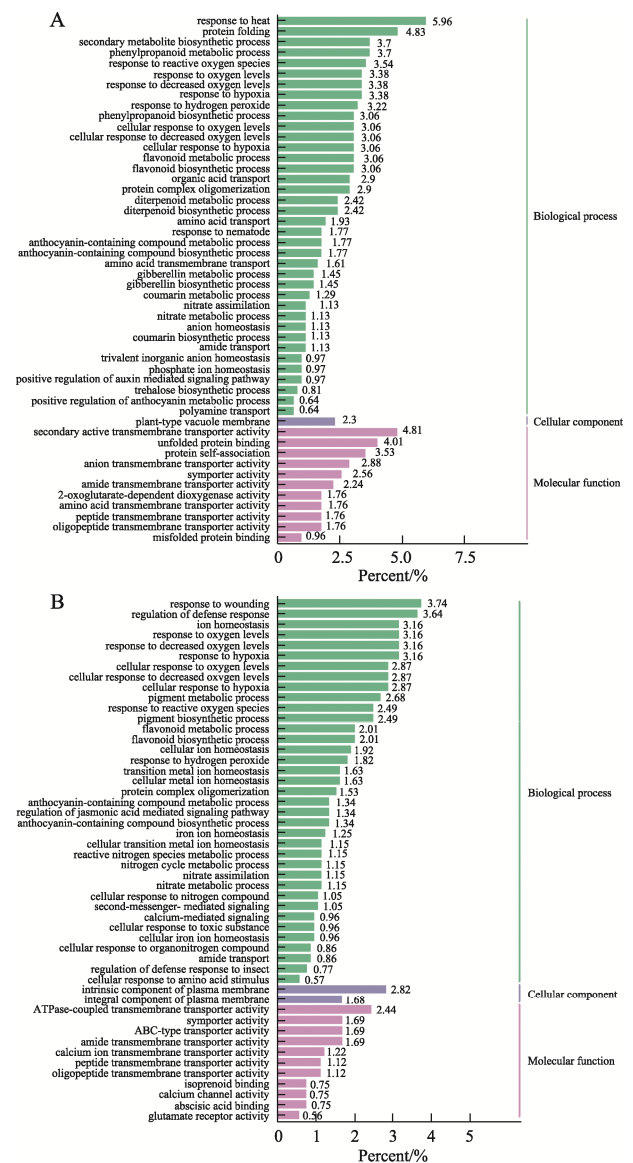


图 4 中度胁迫 (A) 和重度胁迫 (B) 后的差异表达基因 GO 富集分析

Fig. 4 GO enrichment of differentially expressed genes after moderate stress (A) and severe stress (B)

进一步通过构建 topGO 的有向无环图(directed acyclic graph, DAG)对富集结果进行可视化分析,从而清晰呈现各 GO 条目之间的层级关系与富集程度。在 W1 处理中,生物过程类别中差异表达基因主要富集在对热的反应、对过氧化氢的反应、蛋白质复合物寡聚化、黄酮类化合物的生物合成过程、黄酮代谢过程、对活性氧的反应及蛋白质折叠。在 W2 处理中,差异基因显著富集于细胞缺氧反应、细胞对氧气含量下降的反应、含花青素化合物的生物合成过程、色素生物合成过程及创伤反应(图 5)。以上结果表明,不同程度的涝害胁迫诱导了木薯幼苗在抗氧化防御、次生代谢与低氧胁迫应答等方面的显著基因表达变化,为深入解析木薯应对涝害胁迫的分子机制提供理论依据。

2.7 KEGG 通路富集分析

为进一步解析涝害胁迫下木薯叶片响应的分子机制,对差异表达基因进行 KEGG 通路富集分析。结果显示,在 W1 vs CK 组中,共注释到 109 个 KEGG 代谢通路,显著富集在类黄酮生物合成(ko00941)、淀粉和蔗糖代谢(ko00500)、丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号通路-植物(ko04016)、植物激素信号转导(ko04075)、过氧化物酶体(ko04146)、碳代谢(ko01200)等通路上;在 W2 vs CK 组中,共注释到 122 个 KEGG 代谢通路,显著富集在类黄酮生物合成(ko00941)、植物激素信号转导(ko04075)、丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号通路-植物(ko04016)、氨基酸的生物合成(ko01230)、淀粉和蔗糖代谢(ko00500)、甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢(ko00260)、碳代谢(ko01200)等通路(图 6)。

进一步分析 NZ199 木薯幼苗在 W1 处理下的显著富集通路(图 7 和表 4),发现响应最显著的 10 条通路为:在内质网中的蛋白质加工,类黄酮的生物合成,二萜生物合成,次生代谢物的生物合成,木犀草素、亚木犀草素和蜡的生物合成,半萜和三萜类化合物的生物合成,缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸的生物合成,糖磷脂的生物合成-球脂和等球脂系列,各种植物次生代谢物的生物合成以及淀粉和蔗糖代谢。此结果表明, NZ199 木薯幼苗在受到中度的水分胁迫后,广泛激活了蛋白质加工、次生代谢与碳水化合物代谢等相关通路,以应对环境胁迫。

在 W2 处理下,差异表达基因主要富集于 10 条通路(图 8 和表 5): NZ199 幼苗在 ABC 转运体、MAPK 信号通路-植物、次生代谢物的生物合成、二萜生物合成、半乳糖代谢、氮代谢、植物激素信号转导、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸的生物合成、果胶降解与合成途径等。上述富集通路表明,在重度胁迫下,木薯通过调节转运、激素信号与氮素代谢等方式增强胁迫响应能力。

KEGG 富集结果表明,不同程度的水分胁迫诱导了木薯在多个代谢与信号转导通路上的显著变化,尤其是在类黄酮合成、MAPK 信号传导及植物激素响应等方面,进一步揭示了木薯对涝害胁迫的系统性分子响应机制。

3 讨论

3.1 涝害胁迫及恢复正常供水对木薯叶片光合性能的影响

植物在适应淹水胁迫过程中,通常通过调整植株形态结构和改变生理代谢过程,以减轻逆境带来的损伤。据潘文等^[23]报道,红花荷在涝害条件下叶片气孔导度和蒸腾速率显著上升。本研究结果亦显示,随着涝害胁迫程度的加重,木薯叶片的气孔导度、蒸腾速率和胞间 CO₂ 浓度均呈现上升趋势,表明木薯在短期水分过剩条件下通过气孔调节来增强蒸腾作用,以促进体内水分和气体平衡。然而,刘素军等^[24]在研究马铃薯的光合特性时发现其在水分胁迫下则呈现出相反的变化趋势。上述差异可能源于作物种类间对水分胁迫的响应机制存在本质不同。对于木薯而言,涝害胁迫导致叶片气孔开放程度增加,气孔开度、长度与宽度均显著扩大,从而提高了蒸腾速率和气孔导度,但同时叶绿体加速老化,抑制了光合速率的维持。

在恢复正常供水 7 d 后, W1 处理组各光合参数趋于对照水平, W2 处理组虽仍显著高于对照,但也呈现恢复趋势,说明木薯具备一定的逆境恢复能力,与刘素军等^[24]对马铃薯恢复实验的结果基本一致。由此推测, W2 处理组未能完全恢复至正常水平,可能与其受到更深层次的水分胁迫及植株恢复速率较慢有关。

3.2 涝害胁迫及恢复正常供水对木薯幼苗生理的影响

在逆境胁迫条件下,植物体内活性氧(ROS)

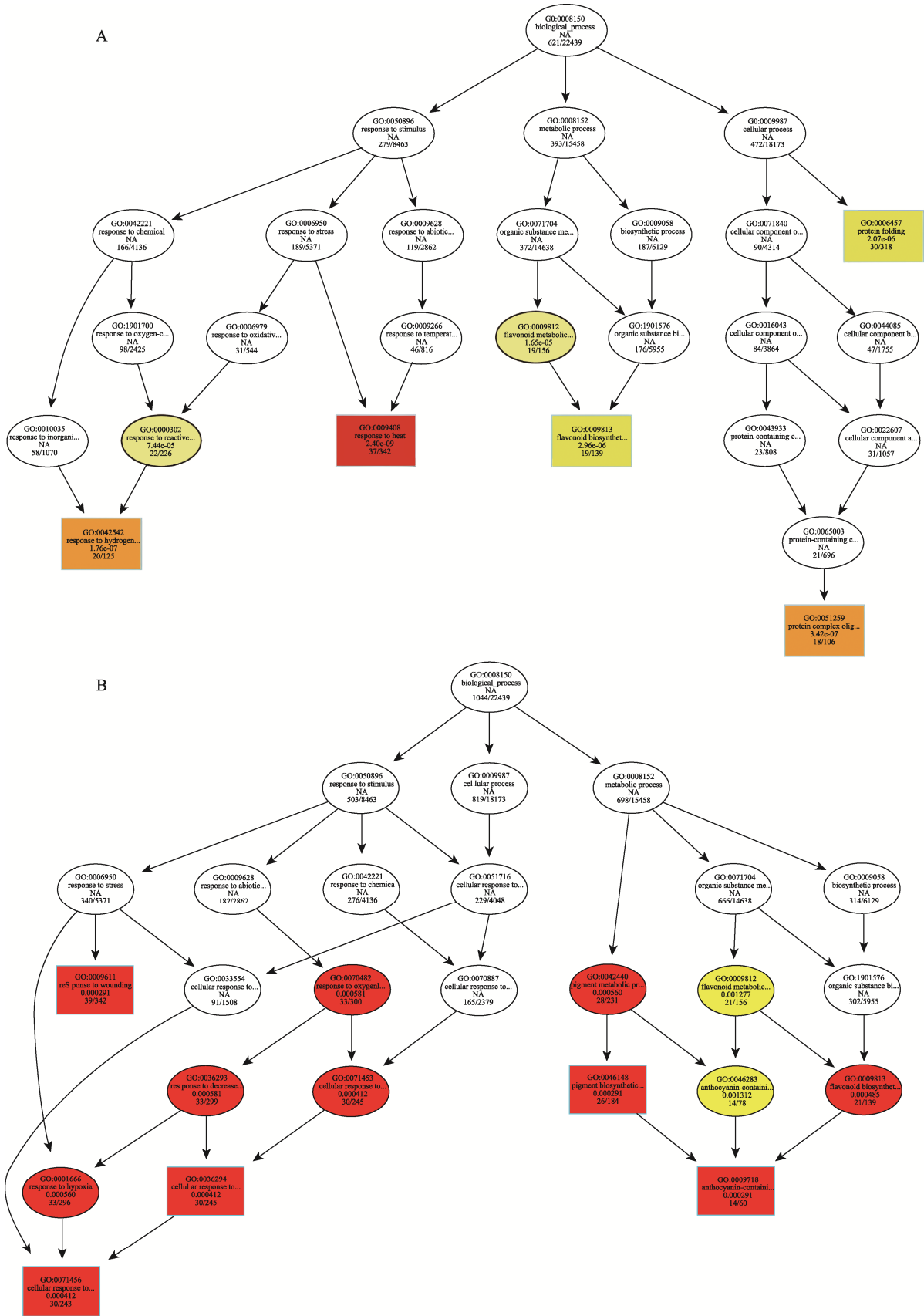


图 5 中度胁迫 (A) 和重度胁迫 (B) 在水分胁迫后的差异表达基因 GO 条目的有向无环图
 Fig. 5 DAG of GO entries for differentially expressed genes after water stress in moderate stress (A) and severe stress (B)

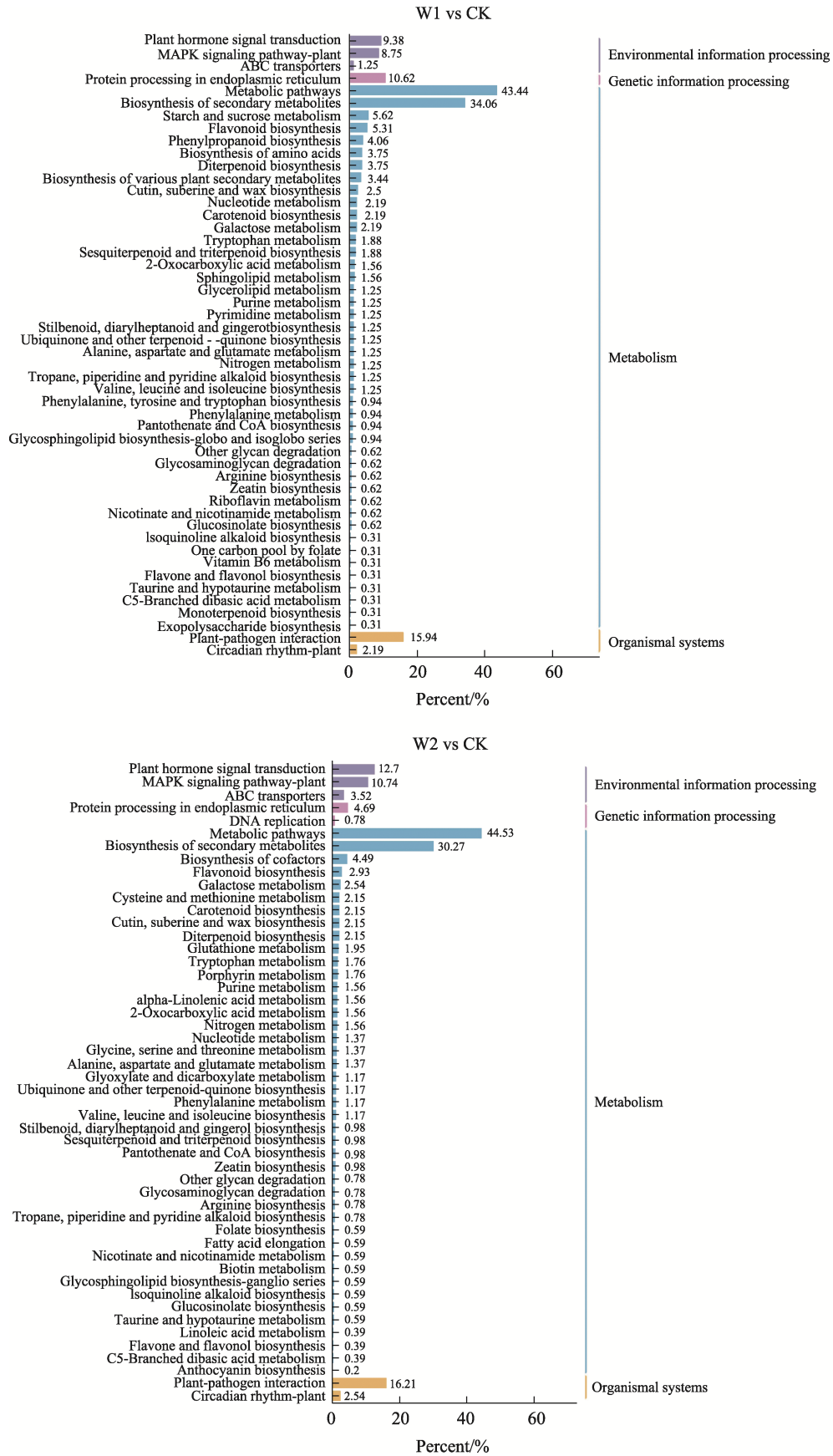


图 6 差异表达基因 KEGG 富集分析

Fig. 6 Enrichment analysis of differentially expressed genes KEGG

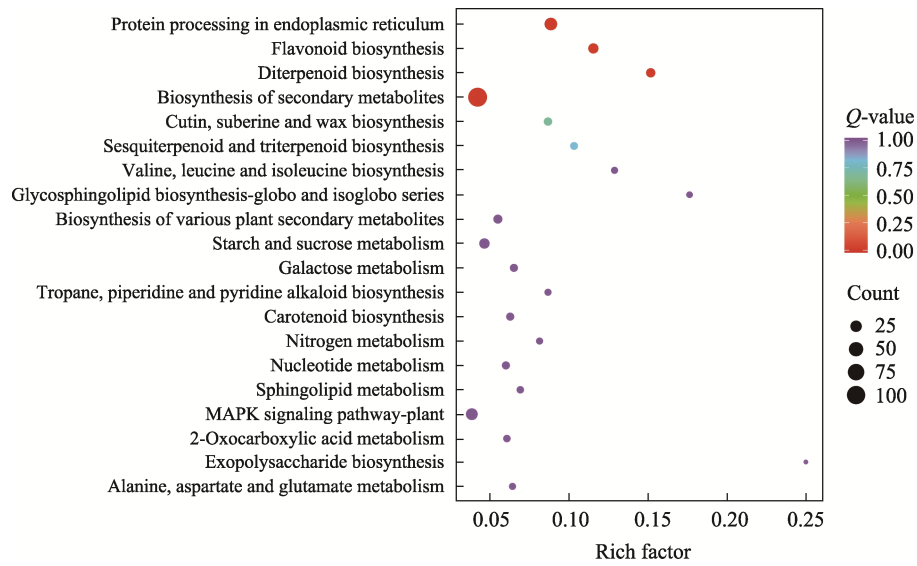


图 7 W1 vs CK 差异表达基因 KEGG 富集分析

Fig. 7 Enrichment analysis of differentially expressed genes KEGG in W1 vs CK

表 4 W1 vs CK 差异表达基因富集程度最高的 10 个通路

Tab. 4 Top 10 pathways with the highest enrichment of differentially expressed genes in W1 vs CK

序号 No.	通路编号 Pathway ID	通路名称 Pathway name	差异基因个数 Number of DEGs	通路总基因数 Total genes in pathway	FDR
1	ko04141	Protein processing in endoplasmic reticulum	34	320	<0.01
2	ko00941	Flavonoid biosynthesis	17	320	0.00019
3	ko00904	Diterpenoid biosynthesis	12	320	<0.01
4	ko01110	Biosynthesis of secondary metabolites	109	320	0.0027
5	ko00073	Cutin, suberine and wax biosynthesis	8	320	0.0063
6	ko00909	Sesquiterpenoid and triterpenoid Biosynthesis	6	320	0.0076
7	ko00290	Valine, leucine, and isoleucine biosynthesis	4	320	0.013
8	ko00603	Glycosphingolipid biosynthesis-globo and isoglobo series	3	320	0.013
9	ko00999	Biosynthesis of various plant secondary metabolites, starch and sucrose metabolism	11	320	0.037
10	ko00500	Starch and sucrose metabolism	18	320	0.042

表 5 W2 vs CK 差异表达基因富集程度最高的 10 个通路

Tab. 5 Top 10 pathways with the highest enrichment of differentially expressed genes in W2 vs CK

序号 No.	通路编号 Pathway ID	通路名称 Pathway name	差异基因个数 Number of DEGs	通路总基因数 Total genes in pathway	FDR
1	ko02010	ABC transporters	18	512	<0.01
2	ko04016	MAPK signaling pathway-plant	55	512	0.00039
3	ko01110	Biosynthesis of secondary metabolites	155	512	0.00059
4	ko00904	Diterpenoid biosynthesis	11	512	0.0013
5	ko00052	Galactose metabolism	13	512	0.0018
6	ko00910	Nitrogen metabolism	8	512	0.0021
7	ko04075	Plant hormone signal transduction	65	512	0.0028
8	ko00290	Valine, leucine, and isoleucine biosynthesis	6	512	0.0031
9	ko00073	Cutin, suberine and wax biosynthesis	11	512	0.0044
10	ko00941	Flavonoid biosynthesis	15	512	0.0046

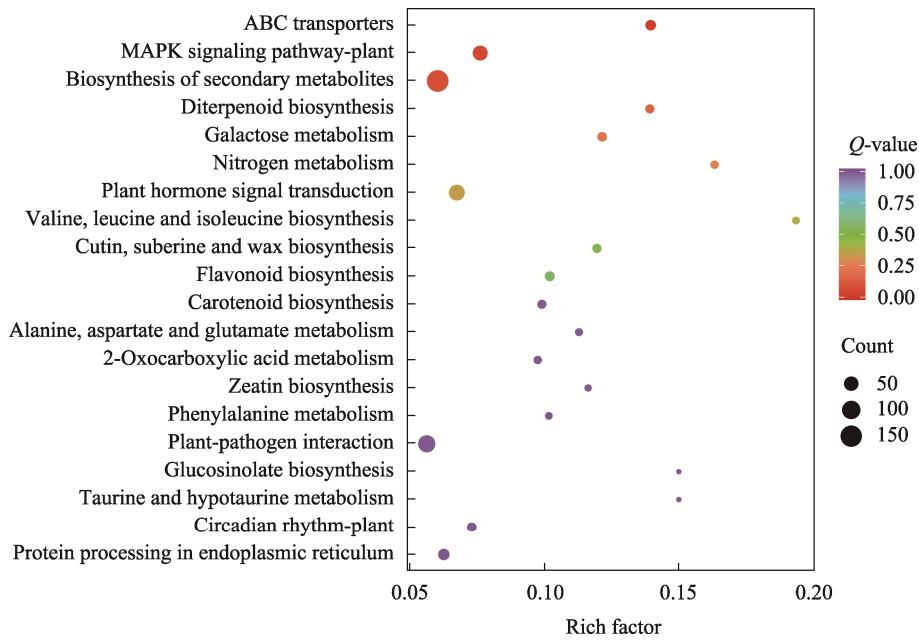


图 8 W2 vs CK 差异表达基因 KEGG 富集分析

Fig. 8 Enrichment analysis of differentially expressed genes KEGG in W2 vs CK

大量积累, 导致膜脂过氧化加剧, 加速细胞老化。SOD、POD、CAT 等抗氧化酶系统可有效清除过量的 H_2O_2 和 O_2 等活性氧, 发挥维持细胞稳态和减轻氧化损伤的作用^[25], 其活性水平常被用作衡量植物抗逆性的指标^[26]。本研究结果显示, 随着涝害胁迫程度的加深, CAT 和 POD 活性显著升高, 推测木薯幼苗在淹水胁迫下通过增强这 2 种酶的活性以清除体内 ROS, 减少膜脂过氧化反应, 从而提高植株的抗性水平, 与王琳等^[27]、李宝华等^[28]在其他作物上的研究结果基本一致。

MDA 是膜脂过氧化的重要产物, 其含量高低直接反映细胞膜受损程度^[29]。本研究中, 随着胁迫程度加剧, MDA 含量显著上升, 尤其在高温处理下达到最高水平, 表明涝害对木薯幼苗细胞膜结构造成了严重破坏, 促进了脂质过氧化过程的加剧, 与牛最荣等^[30]在葡萄研究中的结果相吻合。

3.3 涝害胁迫对木薯苗期代谢通路的影响

转录组分析发现, 与对照相比, 木薯在水分胁迫下, 差异表达基因数量显著增加, 且胁迫程度越大, 差异基因表达越多, 说明木薯通过调节基因表达来增强对涝害的响应能力, 与王春妹等^[31]在藜麦上的研究结果基本一致。

KEGG 富集分析表明, 差异表达基因主要集中在类黄酮生物合成、淀粉和蔗糖代谢、植物激素信号转导等通路。其中, 类黄酮作为植物重要的次生代谢产物, 广泛参与植物应对非生物胁迫

的生理过程。其分子结构中的多个羟基基团赋予其强大的抗氧化活性, 可直接清除 O_2 和 H_2O_2 等自由基, 减轻膜脂过氧化损伤^[32]。本研究中, W1 与 W2 组均显著富集于类黄酮生物合成通路, 与 LI 等^[33]在枫杨研究中发现涝害胁迫显著上调与类黄酮相关基因的结果基本一致。因此推测, 类黄酮在木薯应对涝害胁迫中发挥重要抗氧化作用, 有助于延缓叶片衰老过程, 提升整体抗逆性。

此外, 差异表达基因在植物激素信号转导通路中也显著富集, 进一步验证了植物激素在调控木薯抗涝过程中的关键作用。已有研究表明, 乙烯、水杨酸 (SA) 和脱落酸 (ABA) 等激素在涝害信号响应中均表现出显著上调趋势^[34]。其中, 脱落酸通过调节气孔开闭实现对水分的再分配, 是植物应对水分胁迫的重要调节因子^[35]。由此推测, 木薯通过激素信号网络调控气孔动态变化, 调节蒸腾强度, 以增强植株对涝害胁迫的适应能力。

4 结论

本研究系统分析了 NZ199 木薯品种幼苗在涝害胁迫下的生理响应与转录表达特征。结果表明, 涝害胁迫显著抑制木薯叶片的光合性能, 诱导抗氧化酶 (如 CAT、POD) 活性显著增强, 丙二醛 (MDA) 含量升高, 反映出植株细胞膜受损程度加剧。随着涝害胁迫程度的加深, 即便在短期恢复正常供水, 木薯幼苗的多项生理指标仍难以恢

复至正常水平, 表明其对渍涝胁迫的恢复能力有限。转录组分析共鉴定出 3017 个差异表达基因, 其中上调基因 1594 个, 下调基因 1423 个。GO 功能注释分析显示, 不同水分胁迫程度下的 GO 条目 DAG 图最终指向对过氧化氢的反应、缺氧的反应和细胞对氧气含量下降的反应过程, 且受到高湿胁迫的木薯幼苗叶片内过氧化氢酶含量显著上升, 表明过氧化氢反应在木薯高湿胁迫中也发挥重要作用。KEGG 富集结果显示, 这些差异表达基因主要参与类黄酮生物合成、淀粉和蔗糖代谢、植物激素信号转导等关键通路, 提示木薯通过调控抗氧化系统、碳水化合物代谢及激素信号网络以应对水分胁迫。综合研究结果并结合湖南木薯种植区苗期雨水集中、多涝情的实际情况, 建议在短期涝害发生后应尽早排水, 防止土壤长期处于高湿或积水状态, 以减轻渍涝对木薯幼苗的生理伤害, 保障其正常生长发育。

参考文献

- [1] 陈璐, 陈默, 吴志鹏, 孙彬杰, 姜舒雅, 宋勇. 水分胁迫下木薯 (NZ199) 苗期生理响应分析[J]. 江西农业大学学报, 2023(4): 855-865.
CHEN L, CHEN M, WU Z P, SUN B J, JIANG S Y, SONG Y. Physiological response of cassava (NZ199) at seedling stage under water stress[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2023(4): 855-865. (in Chinese)
- [2] 李双江, 陈默, 谢海弘, 陈璐, 王君, 盛浩, 宋勇. 木薯-辣椒间作模式对木薯生长、产量、品质及土壤酶活性的影响[J]. 热带作物学报, 2024, 45(11): 2344-2353.
LI S J, CHEN M, XIE H H, CHEN L, WANG J, SHENG H, SONG Y. Effect of cassava-capsicum intercropping pattern on growth, yield, quality and soil enzyme activity of cassava[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2024, 45(11): 2344-2353. (in Chinese)
- [3] 马丹. 基于 SimaPro 的燃料乙醇生命周期分析[D]. 青岛: 青岛科技大学, 2020.
MA D. Life cycle assessment of fuel ethanol based on SimaPro[D]. Qingdao: Qingdao University of Science & Technology, 2020. (in Chinese)
- [4] 欧文军, 罗秀芹, 安飞飞, 李开绵. 气候变化与我国木薯北移的可能性分析[J]. 中国热带农业, 2014(4): 4-8.
OU W J, LUO X Q, AN F F, LI K M. Analysis of cassava northward migration potential in China under climate change[J]. China Tropical Agriculture, 2014(4): 4-8. (in Chinese)
- [5] 杨彤玉. 基于 GIS 的湘赣两省专用饲料稻中早 39 品质气候区划[D]. 南宁: 广西大学, 2020.
YANG T Y. GIS-based climate zone delineation of the quality of early 39 in Hunan and Jiangxi provinces[D]. Nanning: Guangxi University, 2020. (in Chinese)
- [6] 卢赛清, 雷开文, 韦丽君, 马崇熙, 徐钊, 陈蕊蕊. 广西木薯种植气候适宜性分析及高产栽培技术[J]. 农业与技术, 2021(24): 57-59.
LU S Q, LEI K W, WEI L J, MA C X, XU C, CHEN R R. Climate suitability analysis and high-yield cultivation techniques of cassava planting in Guangxi[J]. Agriculture and Technology, 2021(24): 57-59. (in Chinese)
- [7] 赵英, 罗燕春, 张美华, 韦祖生, 黄建祺, 文峰, 陈炯宇, 宋恩亮, 付海天. 木薯新品种‘桂热 12 号’的选育及栽培要点[J]. 分子植物育种, (2025-05-4)[2025-06-17]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230712.2104.013.html>.
ZHAO Y, LUO Y C, ZHANG M H, WEI Z S, HUANG J Q, WEN F, CHEN J Y, SONG E L, FU H T. Breeding of new cassava variety GR12 and its cultivation techniques[J]. Molecular Plant Breeding, (2025-05-4)[2025-06-17]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230712.2104.013.html>. (in Chinese)
- [8] ZAIDI P H, SELVAN P M, SULTANA R, SRIVASTAVA A, SINGH A K, SRINIVAS AN G, SINGH R P, SINGH P P. Association between line *per se* and hybrid performance under excessive soil moisture stress in tropical maize (*Zea mays* L.)[J]. Field Crops Research, 2007, 101(1): 117-126.
- [9] 吴佳芯, 曾冉琦, 尹会兰, 贺昱景, 唐珠海, 宋思梦. 植物对水分胁迫的响应机制[J]. 现代农业研究, 2024(10): 64-68.
WU J X, ZENG R Q, YIN H L, HE Y J, TANG Z H, SONG S M. Mechanisms of plant response to water stress[J]. Modern Agricultural Research, 2024(10): 64-68. (in Chinese)
- [10] YU Q, SHEN Y M, WANG Q Y, WANG X L, FAN L J, WANG Y L, ZHANG S Z, LIU Z G, ZHANG M R. Light deficiency and waterlogging affect chlorophyll metabolism and photosynthesis in *Magnolia sinostellata*[J]. Trees, 2019, 33(1): 11-22.
- [11] PÉREZ-JIMÉNEZ M, HERNÁNDEZ-MUNUERA M, PIÑERO M C, LÓPEZ-ORTEGA G, DEL AMOR F M. Are commercial sweet cherry rootstocks adapted to climate change? Short-term waterlogging and CO₂ effects on sweet cherry cv. 'Burlat'[J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(5): 908-918.
- [12] SHABALA S, WHITE R G, DJORDJEVIC M A, RUAN Y L, MATHESIUS U. Root-to-shoot signalling: integration of diverse molecules, pathways and functions[J]. Functional Plant Biology, 2016, 43(2): 87.
- [13] 蔡吉苗, 李博勋, 黄贵修, 李超萍, 时涛, 王国芬. 木薯 *MeMLO12* 基因克隆及其 CRISPR-Cas9 表达载体的构建[J].

- 热带作物学报, 2024, 45(8): 1528-1537.
- CAI J M, LI B X, HUANG G X, LI C P, SHI T, WANG G F. Cloning of cassava me *MeMLO12* gene and construction of Its CRISPR-Cas9 expression vector[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2024, 45(8): 1528-1537. (in Chinese)
- [14] 曾兵, 尚盼盼, 沈秉娜, 王胤晨, 屈明好, 袁扬, 毕磊, 杨兴云, 李文文, 周晓丽, 郑玉倩, 郭文强, 冯彦龙, 曾兵. 淹水胁迫下鸭茅根系基因差异表达及相关通路分析[J]. 草业学报, 2024, 33(2): 93-111.
- ZENG B, SHANG P P, SHEN B N, WANG Y C, QU M H, YUAN Y, BI L, YANG X Y, LI W W, ZHOU X L, ZHENG Y Q, GUO W Q, FENG Y L, ZENG B. Differentially expressed genes and related pathways in root systems of *Dactylis glomerata* under flooding stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(2): 93-111. (in Chinese)
- [15] 王靛. 淹水胁迫下菊花脑转录组测序和耐涝菊花种质创新[D]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- WANG L. *De Novo* transcriptomic resources for *Chrysanthemum Nankingense* (Nakai) Tzvel. under waterlogging and breeding on waterlogging tolerance in *Chrysanthemum*[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013. (in Chinese)
- [16] LIU J, HASANUZZAMAN M, SUN H Z, ZHANG J, PENG T, SUN H W, XIN Z Y, ZHAO Q Z. Comparative morphological and transcriptomic responses of lowland and upland rice to root-zone hypoxia[J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 169: 103916.
- [17] LEE Y H, KIM K S, JANG Y S, HWANG J H, LEE D H, CHOI I H. Global gene expression responses to waterlogging in leaves of rape seedlings[J]. Plant Cell Reports, 2014, 33(2): 289-299.
- [18] NARSAI R, ROCHA M, GEIGENBERGER P, WHELAN J, VAN DONGEN J T. Comparative analysis between plant species of transcriptional and metabolic responses to hypoxia[J]. New Phytologist, 2011, 190: 472-487.
- [19] LIU F L, VANTOAI T, MOY L P, BOCK G, LINFORD L D, QUACKENBUSH J. Global transcription profiling reveals comprehensive insights into hypoxic response in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2005, 137(3): 1115-1129.
- [20] 朱小慧, 马君红, 刘锋博, 别芳洁, 李梦, 刘绚霞. 干旱胁迫下甘蓝型油菜幼苗萌发特性及生理指标分析[J]. 西北农业学报, 2021, 30(9): 1331-1337.
- ZHU X H, MA J H, LIU F B, BIE F J, LI M, LIU X X. Study on germination characteristics and physiological indices of *Brassica napus* seedlings under drought stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2021, 30(9): 1331-1337. (in Chinese)
- [21] 赵场, 李永生, 高秀峰. 基于愈创木酚荧光减量准确测定过氧化物酶活性的新方法[J]. 分析化学, 2015, 43(7): 1040-1046.
- ZHAO Y, LI Y S, GAO X F. A new method for accurate determination of peroxidase activity based on fluorescence decrease of guaiacol[J]. Chinese Journal of Analytical Chemistry, 2015, 43(7): 1040-1046. (in Chinese)
- [22] 林淑仪, 梁俊健, 曹学思, 丘勒红, 林夏纯, 陈欣, 何瑛, 杨爱君. 3 种常用过氧化氢检测方法的比较[J]. 现代食品, 2022(19): 174-178.
- LIN S Y, LIANG J J, CAO X S, QIU L H, LIN X C, CHEN X, HE Y, YANG A J. A comparison of three commonly used detection methods for hydrogen peroxide[J]. Modern Food, 2022(19): 174-178. (in Chinese)
- [23] 潘文, 张方秋, 张卫强, 徐斌, 朱报著, 李明帅. 高温高湿胁迫对红花荷等植物生理生化指标的影响及评价[J]. 广东林业科技, 2012, 28(3): 1-8.
- PAN W, ZHANG F Q, ZHANG W Q, XU B, ZHU B Z, LI M S. Effects of high temperature and humidity stress on physiological-biochemical indexes of *Rhodoleia championii* and others and its comprehensive evaluation[J]. Forestry and Environmental Science, 2012, 28(3): 1-8. (in Chinese)
- [24] 刘素军, 蒙美莲, 陈有君, 焦瑞东. 水分胁迫下马铃薯叶片光合特性的变化及其响应机制研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2018(8): 29-38.
- LIU S J, MENG M L, CHEN Y J, JIAO R Z. Changes of photosynthetic characteristics and response mechanism of potato leaves under water stress[J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2018(8): 29-38. (in Chinese)
- [25] 付渊迪, 常菲菲, 王馨曼, 徐晨曦, 王全华, 梁荣, 朱明芬. 番茄响应低温胁迫的生理及分子机制研究进展[J]. 江苏农业科学, 2024(21): 17-24.
- FU Y D, CHANG F F, WANG X M, XU C X, WANG Q H, LIANG R, ZHU M F. Research progress on physiological and molecular mechanisms of tomato in response to low temperature stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2024 (21): 17-24. (in Chinese)
- [26] 熊仕发, 吴立文, 陈益存, 高暝, 江先桂, 李清源, 黄述河, 汪阳东. 不同种源白栎幼苗叶片对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. 生态学杂志, 2020(12): 3924-3933.
- XIONG S F, WU L W, CHEN Y C, GAO M, JIANG X G, LI Q Y, HUANG S H, WANG Y D. Response of leaf of *Quercus fabri* seedlings from different provenances to drought stress and drought resistance evaluation[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020(12): 3924-3933. (in Chinese)
- [27] 王琳, 杨再强, 杨世琼, 李军, 李凯伟, 侯梦媛. 高温与不同空气湿度交互对设施番茄苗生长及衰老特性的影响[J]. 中国农业气象, 2017, 38(12): 761-770.
- WANG L, YANG Z Q, YANG S Q, LI J, LI K W, HOU M

- Y. Effects of high temperature and different air humidity on growth and senescence characteristics for tomato seedlings[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2017, 38(12): 761-770. (in Chinese)
- [28] 李宝华, 达海钰, 周丹, 雷春苗, 马玉芳, 郑玲. 弱光环境下高湿胁迫对设施葡萄叶片生理特性的影响及评价[J]. 农业灾害研究, 2022, 12(1): 151-156.
LI B H, DA H Y, ZHOU D, LEI C M, MA Y F, ZHENG L. Effects and evaluation of high humidity on the physiological characteristics of protected grapes leaves in low light environment[J]. Journal of Agricultural Catastrophology, 2022, 12(1): 151-156. (in Chinese)
- [29] 蔡娟, 招礼军, 朱栗琼, 金贇, 赵元圆. 海刀豆幼苗对水分胁迫的生长及生理响应[J]. 西北植物学报, 2024, 44(11): 1682-1691.
CAI J, ZHAO L J, ZHU L Q, JIN Y, ZHAO Y Y. Growth and physiological responses of *Canavalia maritima* seedlings to water stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(11): 1682-1691. (in Chinese)
- [30] 牛最荣, 赵霞, 张芮, 王旺田, 温文. 水分胁迫对日光温室葡萄叶片生理变化及果实发育的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020(2): 265-271.
NIU Z R, ZHAO X, ZHANG R, WANG W T, WEN W. Effects of water stress at different growth stages on leaf physiological changes and fruit development of grape in greenhouse[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020(2): 265-271. (in Chinese)
- [31] 王春妹, 王梅, 王红霞, 卢川, 王晓霞, 魏博翔, 吕玮, 穆国俊. 干旱胁迫下藜麦种子糖代谢转录组学研究[J]. 植物遗传资源学报, 2024(8): 1370-1384.
WANG C M, WANG M, WANG H X, LU C, WANG X X, WEI B X, LYU W, MU G J. Transcriptomics of glucose metabolism in quinoa seeds under drought stress treatment[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2024(8): 1370-1384. (in Chinese)
- [32] 赵钰慧. 基于类黄酮积累抗氧化工程生菜的创制[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
ZHAO Y H. Creation of antioxidant engineered lettuce based on flavonoid accumulation[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2023. (in Chinese)
- [33] LI Y, SHI L C, YANG J, QIAN Z H, HE Y X, LI M W. Physiological and transcriptional changes provide insights into the effect of root waterlogging on the aboveground part of *Pterocarya stenoptera*[J]. Genomics, 2021, 113(4): 2583-2590.
- [34] BUTSAYAWARAPAT P, JUNTAWONG P, KHAMSUK O, SOMTA P. Comparative transcriptome analysis of waterlogging-sensitive and tolerant zombi pea (*Vigna vexillata*) reveals energy conservation and root plasticity controlling waterlogging tolerance[J]. Plants, 2019, 8(8): 264-284.
- [35] 赵娜, 吕建魁, 李少宁, 徐晓天, 李斌, 赵加辉, 鲁绍伟. 不同干旱处理刺槐、侧柏光合特性与内源脱落酸含量的相关关系[J]. 生态学报, 2024(5): 2100-2114.
ZHAO N, LYU J K, LI S N, XU X T, LI B, ZHAO J H, LU S W. Relationship between photosynthetic characteristics and endogenous abscisic acid content of *Robinia pseudoacacia* and *Platyclus orientalis* under different drought treatments[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024(5): 2100-2114. (in Chinese)