

# 块根分化建成期干旱—复水对甘薯根系活性氧代谢与内源激素的影响

吴昊 贺金萍 廖朝霞 薛承康 吴瑶瑶 李宗芸 刘敬然

(江苏师范大学生命科学学院, 221116, 江苏徐州)

**摘要** 采用盆栽土培方式在块根分化建成的不同时期开展干旱试验, 分析甘薯根系活性氧代谢以及内源激素含量的变化。结果表明: 干旱胁迫导致甘薯单株鲜薯重下降, 且干旱时间越早影响越大; 与正常灌水处理 (CK) 相比, 干旱胁迫下甘薯根系超氧阴离子 ( $O_2^-$ ) 含量显著降低, 过氧化氢 ( $H_2O_2$ ) 含量显著增加; 复水后  $H_2O_2$  增长幅度被有效抑制。不同时期的干旱胁迫均会导致甘薯根系过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT) 活性下降, 抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性在甘薯块根分化建成的前中后期遭遇干旱胁迫时显著提升。结果表明甘薯根系遇到干旱胁迫时主要依靠 APX 清除活性氧, 前中期干旱时超氧化物歧化酶 (SOD) 对活性氧清除也做出较大贡献。待复水后, 甘薯根系 APX 活性降低, 而 POD 活性相对增加, 说明复水后甘薯根系通过增强 POD 活性提高抗氧化能力, 以恢复干旱胁迫所带来的伤害。此外, 干旱胁迫下甘薯根系游离脯氨酸含量增加, 作为渗透调节物质抵御干旱胁迫, 复水后根系脯氨酸含量降低。与 CK 处理相比,  $D_{8-14}$  和  $D_{15-21}$  处理的甘薯根系脱落酸 (ABA) 和茉莉酸 (JA) 含量显著增加, 而赤霉素和吲哚乙酸含量显著降低, 且降低幅度均小于 ABA 和 JA 的增加幅度。在块根分化建成后期进行干旱处理 ( $D_{22-28}$ ) 时, 甘薯根系的这 4 种内源激素含量变化均未达到显著水平。说明甘薯在块根分化建成前期和中期受到干旱胁迫时, 主要通过升高根系 ABA 和 JA 的含量来应对胁迫, 但在块根膨大期遭遇干旱胁迫时, 仅 JA 有显著的增加。

**关键词** 甘薯; 干旱; 块根分化建成; 内源激素; 活性氧代谢

甘薯 (*Ipomoea batatas* L.) 是典型的块根作物和重要的粮食作物, 更是优良的新垦地先锋作物和坡地覆盖作物。甘薯的产量主要取决于单株结薯数和单个薯块重, 与根系的生长发育和块根分化建成也是紧密联系的<sup>[1]</sup>。王翠娟<sup>[2]</sup>发现甘薯块根分化建成不同阶段与薯苗栽后天数存在对应关系: 栽后 7 d 内为发根期; 栽后 8~14 d 为块根分化建成前期; 栽后 15~21 d 为块根分化建成中期; 栽后 22~28 d 为块根分化建成后期, 决定幼根的膨大; 单株有效薯块数在栽后 35 d 基本稳定。目前, 生产中甘薯经常在发根分枝结薯期遭遇干旱胁迫<sup>[3]</sup>, 导致单株薯块数显著降低, 块根产量降幅达 30%~60%<sup>[4]</sup>。因此, 干旱影响甘薯块根分化建成的研究早已成为甘薯研究领域的一大重要热点。

利用根系结构培育对胁迫环境具有耐受性的根和块根作物已成为近年来的研究热点之一。目前, 甘薯、马铃薯和木薯等薯类作物的根系结构对土壤水分的响应可以用来提高其在干旱胁迫环境

下的产量稳定性<sup>[5]</sup>。研究<sup>[6]</sup>发现, 土壤相对含水量低于 50% 就会抑制甘薯不定根的形成、生长和分化, 同时侧根的形成也会受阻, 最终造成单株薯块数和鲜薯产量显著减少, 这一发现在本实验室也得到了验证<sup>[4]</sup>。前人<sup>[7-10]</sup>对干旱时期的划分多依据甘薯的全生育时期 (发根分枝结薯期、蔓薯并长期和块根快速膨大期等, 约 90 d) 进行设置, 而甘薯块根的分化建成主要集中在栽后 35 d。干旱胁迫越早, 甘薯块根分化受到的损伤越大。Villordon 等<sup>[11]</sup>研究发现, 移栽后 10~20 d 不浇水, 甘薯平均不定根数、根长和根表面积分别减少了 33%、51% 和 48%, 认为这是块根分化建成响应水分的关键期, 且影响程度为移栽后第 10 天 > 第 20 天 > 第 30 天<sup>[12]</sup>。因此, 深入研究甘薯块根分化建成不同阶段对干旱的响应差异, 为栽培调控以减少干旱对块根形成中根系结构改变的直接影响, 从而提高块根产量潜力提供理论依据。

干旱胁迫下, 活性氧 (ROS) 水平升高会诱导

作者简介: 吴昊, 研究方向为植物逆境生理, E-mail: wh2020221615@jsnu.edu.cn

刘敬然为通信作者, 研究方向为植物逆境生理, E-mail: liujingran\_66@jsnu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金 (32272221); 国家甘薯产业技术体系 (CARS-10); 江苏师范大学研究生科研与实践创新计划项目 (2024XKT1591, 2024XKT1574)

收稿日期: 2024-06-20; 修回日期: 2024-08-14; 网络出版日期: 2024-09-03

甘薯叶片启动抗氧化酶防御系统,从而降低氧化胁迫的不利影响<sup>[13]</sup>。而 Kim 等<sup>[14]</sup>认为胁迫下根系抗坏血酸(AsA)系统对 ROS 的清除作用更为重要,二氧化硅胁迫下甘薯植株抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性增加了 5 倍,远大于超氧化物歧化酶(SOD)活性增加幅度;盐旱胁迫下,胞质中过表达 *AtDHAR1* 的转基因马铃薯植株 AsA 含量显著提高,使其比野生型植株表现出更大的芽生长<sup>[15]</sup>。在甘薯其他器官中,SOD、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和 APX 活性及相应基因表达对于干旱胁迫的响应情况并不一致<sup>[13,16]</sup>,在受旱块根分化建成中的变化情况及其与 ROS 的关系有待探索。

干旱胁迫会导致甘薯叶片和块根中内源激素平衡被打破,玉米素(ZR)和赤霉素(GA)含量下降,而脱落酸(ABA)含量上升,地上部生长及块根分化和膨大均受到抑制<sup>[17]</sup>。此时,在根端大量积累的 ABA 作为一种信号物质,调节根尖生长素的转运,增强了在水分胁迫下维持根生长所需的 H<sup>+</sup>分泌<sup>[18]</sup>,并将干旱信息传递到地上部,从形态和生理等方面促使植株代谢活动减弱,进而提高自身的抗旱力<sup>[19]</sup>。因此,推测遭受胁迫的甘薯块根中,激素平衡改变可能是影响块根分化建成的关键,因为不同激素往往可调节相同的代谢过程,如吲哚乙酸(IAA)、细胞分裂素(CTK)、ABA 和 GA 都与 ROS 代谢通路存在复杂的联动关系<sup>[20]</sup>。

甘薯块根分化建成过程中耐旱性的形成可能受自身遗传性状和环境因素制约,是一个涉及众多代谢与调控途径的复杂过程,这是迄今国内外对甘薯耐旱性在生理与分子机制上研究进展缓慢的主

要原因,而且对于改良甘薯耐旱性的途径也缺乏认知。本研究以济薯 26 为试验材料,在块根分化建成不同时期开展干旱试验,分析甘薯块根产量、ROS 代谢相关指标和内源激素含量的变化,阐明不同块根分化建成时期干旱胁迫后的甘薯根系差异及其与块根产量形成的关系,为生产上适时、合理采取抗旱栽培调控措施提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验于 2020 年在江苏师范大学甘薯生物学实验基地的防雨棚(34°15'N, 117°11'E)进行,采用盆栽方式进行不同块根分化建成时期的土壤干旱试验。供试材料为济薯 26(山东省农业科学院作物研究所提供)。盆栽试验所用桶(内径 33 cm,高 21 cm)大小一致。供试土壤为沙壤土,装桶前土壤自然风干后过筛去杂,每桶约 10 kg。挑选长势一致的甘薯幼苗(茎长 25 cm 左右,保留 3 片叶)扦插至桶中,保持在土壤统一深度,每桶种植 1 株甘薯。薯苗扦插时统一定量浇水,分别于扦插后 8、15、22 和 29 d,即甘薯的块根分化建成前期、中期、后期和块根膨大前期进行为期 7 d 的干旱处理,盆钵底部均设有排水孔。分别设置正常灌水对照(CK,土壤相对含水量为 75%±5%)和干旱(D<sub>8-14</sub>、D<sub>15-21</sub>、D<sub>22-28</sub>和 D<sub>29-35</sub>,土壤相对含水量维持在 45%±5%)2 个水分水平(图 1)。采用 TDR 仪间隔 2 d 重复监测 0~20 cm 土层土壤水分状况,并将水分补充至各处理上限。每个处理 8 个重复。在干旱处理结束当天,对扦插 14、21、28、35 和 42 d

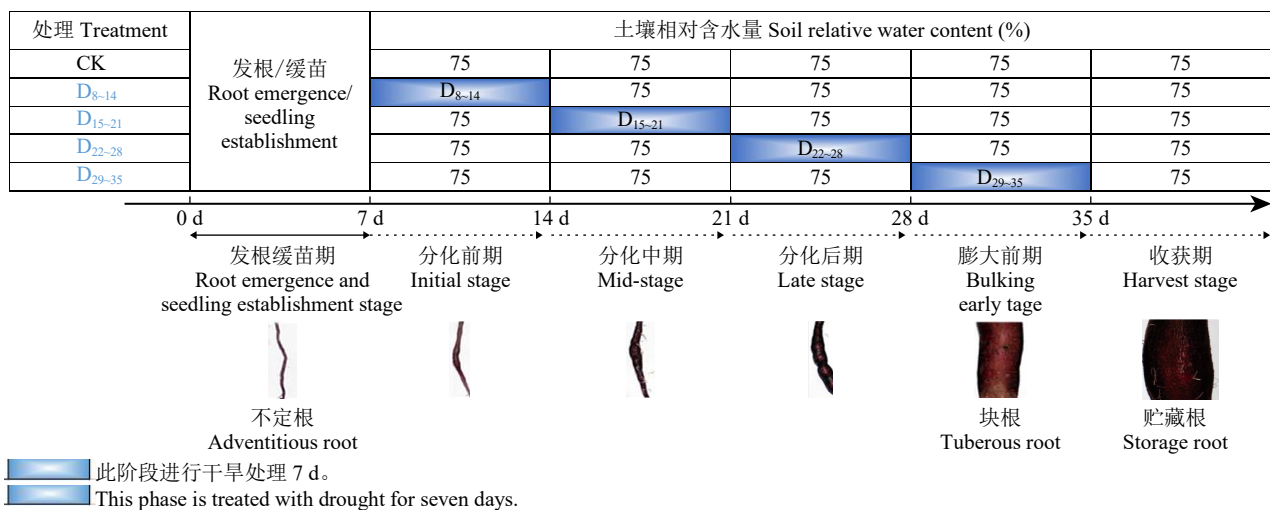


图 1 干旱处理标记

Fig.1 Drought treatment marker

甘薯根系进行取样，鲜样洗净后置于-80℃保存，用于酶活性和内源激素含量测定。

### 1.2 测定方法

1.2.1 单株鲜薯重 在甘薯收获期每个处理各取 4 株进行单株鲜薯重统计。

1.2.2 ROS 代谢 取根系鲜样 0.1 g，液氮速冻后用球磨仪研磨成粉末状，加入 1.8 mL 含聚乙烯吡咯烷酮的 50 mmol/L pH 7.0 的 PBS 缓冲液进行提取。随后 4℃ 12 000 g 离心 20 min，取上清液 4℃ 保存备用。采用紫外分光光度计测定 CAT 活性；采用氮蓝四唑（NBT）光化还原法测定 SOD 活性；采用愈木酚法测定 POD 活性；采用抗坏血酸—过氧化氢法测定 APX 活性；采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量<sup>[21]</sup>；采用羟胺氧化法测定 O<sub>2</sub><sup>-</sup>含量；采用碘化钾法测定 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量；采用酸性茚三酮比色法测定脯氨酸含量。

1.2.3 内源激素含量 用酶联免疫吸附法测定内源激素 IAA、GA、JA 和 ABA 含量。取 0.4 g 新鲜甘薯根系样品，用 80% 甲醇溶液（含一定浓度的二叔丁基对甲苯酚）匀浆，4℃ 提取 8 h，4000 转/min 离心 15 min，将沉淀用 80% 甲醇重复提取 3 次，合并上清液，用氮吹仪吹干，加 1 mL 样品稀释液溶解后参照试剂盒说明书进行测定（试剂盒购自中国农业大学）。

### 1.3 数据分析

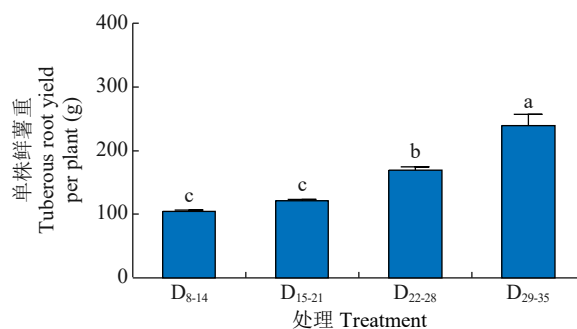
采用 Excel 2019 进行数据处理，用最小显著性差异法 LSD 法比较平均数间的差异显著性。采用

GraphPad Prism 9.0 进行柱状图绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 块根分化建成不同时期干旱对甘薯单株鲜薯重的影响

如图 2 所示，块根分化建成前期干旱（D<sub>8-14</sub>）和块根分化建成中期干旱（D<sub>15-21</sub>）2 个处理组的甘薯块根单株鲜薯重最低，显著低于块根分化建成后期干旱（D<sub>22-28</sub>）以及块根膨大前期干旱（D<sub>29-35</sub>）处理组的块根单株鲜薯重。块根分化建成前期和中期干旱对甘薯根系单株鲜薯重的影响较大。



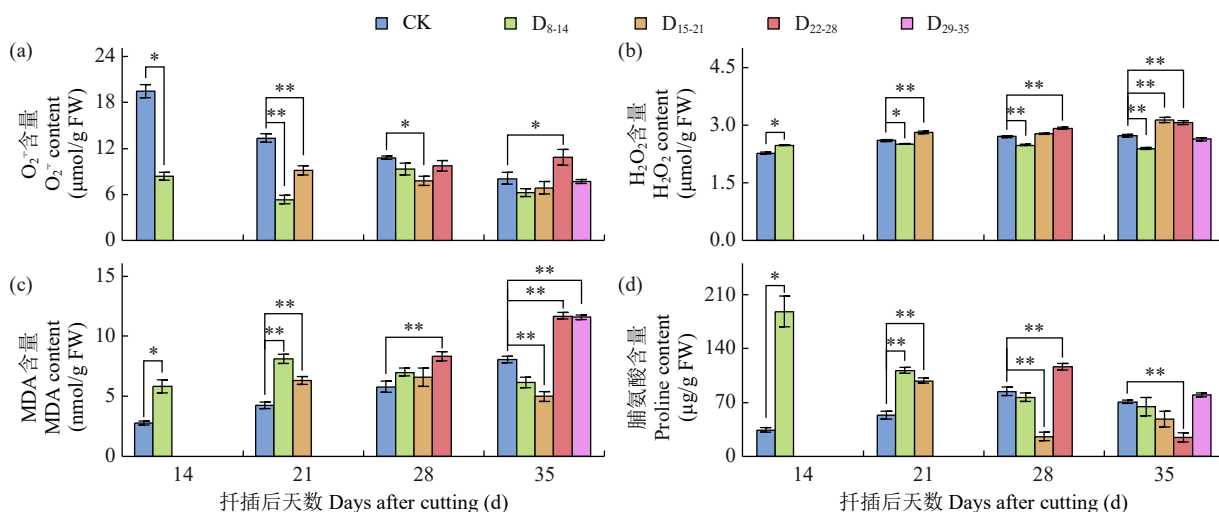
不同的小写字母表示在  $P < 0.05$  水平上差异显著。 Different lowercase letters indicate significant differences at the  $P < 0.05$  level.

图 2 不同时期干旱对甘薯块根单株鲜薯重的影响

Fig.2 Effects of drought stress at different stages on fresh tuber weight per plant of storage roots in sweetpotato

### 2.2 块根分化建成不同时期干旱—复水对甘薯根系 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、O<sub>2</sub><sup>-</sup>、MDA 和脯氨酸含量的影响

由图 3 可知，与正常灌水处理（CK）相比，



“\*”和“\*\*”分别表示在  $P < 0.05$  和  $P < 0.01$  水平上差异显著或极显著，下同。 “\*” and “\*\*” indicate significant or extremely significant differences at the  $P < 0.05$  and  $P < 0.01$  levels, respectively, the same below.

图 3 不同时期干旱—复水对甘薯根系 O<sub>2</sub><sup>-</sup>、H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、MDA 和脯氨酸含量的影响

Fig.3 Effects of drought stress and re-watering at different stages on O<sub>2</sub><sup>-</sup>, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, MDA and proline contents in sweetpotato roots

干旱胁迫导致甘薯根系  $O_2^-$  含量显著或极显著降低, 且随干旱处理时间推迟, 影响程度变低;  $D_{8-14}$ 、 $D_{15-21}$  和  $D_{22-28}$  处理均会导致甘薯根系  $H_2O_2$ 、MDA 和脯氨酸含量显著或极显著升高, 其中 3 个处理的  $H_2O_2$  含量分别升高 8.8%、8.1% 和 7.9%, MDA 含量分别升高 110.0%、48.6% 和 43.7%, 脯氨酸含量分别显著升高 450.0%、84.0% 和 38.0%。复水 8~14 d 后 4 个干旱处理的甘薯根系 MDA 含量和脯氨

酸含量均有不同程度的降低。

### 2.3 块根分化建成不同时期干旱—复水对甘薯根系 ROS 代谢酶活性的影响

与 CK 处理相比,  $D_{8-14}$  和  $D_{15-21}$  处理下甘薯根系 SOD 活性无显著降低, 复水 8~14 d 后其活性有极显著增加, 甚至高于 CK 处理;  $D_{22-28}$  和  $D_{29-35}$  处理使甘薯根系 SOD 活性极显著下降 (图 4a)。

与 CK 相比, 4 个时期干旱胁迫均使甘薯根系

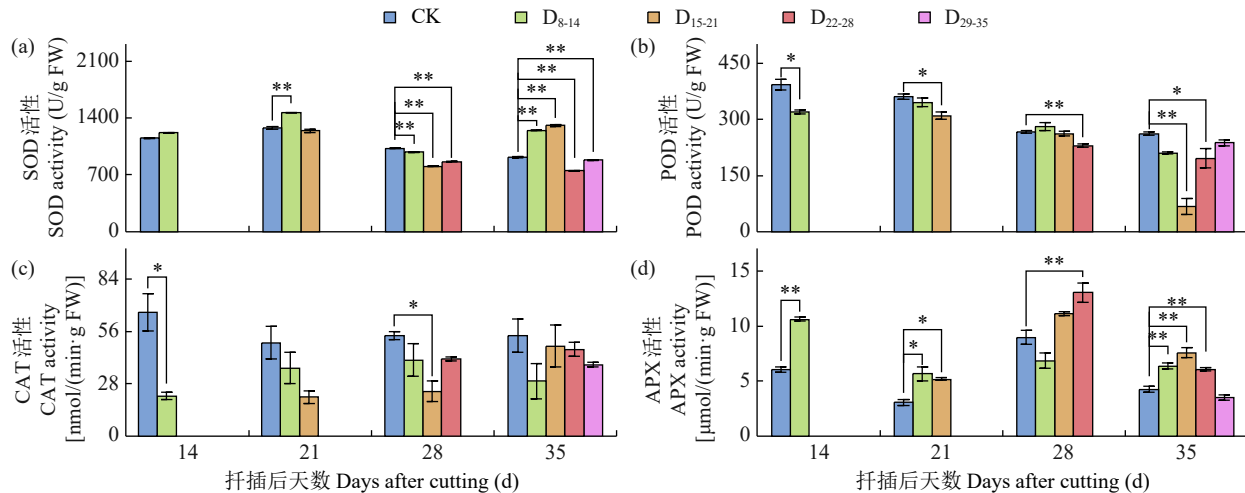


图 4 不同时期干旱—复水对甘薯根系 SOD、POD、CAT 和 APX 活性的影响

Fig.4 Effects of drought stress and re-watering at different stages on SOD, POD, CAT and APX activities in sweetpotato roots

POD 和 CAT 活性显著或极显著降低。  $D_{8-14}$ 、 $D_{15-21}$ 、 $D_{22-28}$  和  $D_{29-35}$  处理下甘薯根系 POD 活性分别降低 18.6%、14.2%、13.6% 和 9.3%, CAT 活性分别降低了 67.6%、58.2%、23.1% 和 28.7%,  $D_{8-14}$  处理受影响最大; 复水后 4 个干旱处理的根系 POD 和 CAT 活性均有不同程度的上升, 但始终低于 CK 处理 (图 4b 和 4c)。

与 CK 处理相比,  $D_{8-14}$ 、 $D_{15-21}$  和  $D_{22-28}$  处理使甘薯根系 APX 活性显著或极显著增加了 75.8%、68.9% 和 45.2%, 而  $D_{29-35}$  处理下甘薯根系 APX 活性变化不显著。复水后 4 个时期干旱处理下甘薯根系 APX 活性均有不同程度降低, 但仍然高于 CK 处理 (图 4d)。

### 2.4 块根分化建成不同时期干旱—复水对甘薯根系中内源激素含量的影响

由图 5 可知, 与 CK 相比,  $D_{8-14}$  和  $D_{15-21}$  处理的甘薯根系 ABA 和 JA 含量显著或极显著增加, 其中 ABA 和 JA 增加幅度均在 40% 以上; 而 IAA 含量显著降低, 且降低幅度均小于 ABA 和 JA 的增加幅度。在块根分化建成后期进行干旱处理 ( $D_{22-28}$ )

时, 甘薯根系的这 4 种内源激素含量变化均未达到显著水平。说明甘薯在块根分化建成前期和中期受到干旱胁迫时, 通过升高根系 JA 和 ABA 的含量来应对胁迫, 且响应比较强烈, 但在块根膨大期遭遇干旱胁迫时, 仅 JA 能够产生强烈的响应, 有显著的增加。

## 3 讨论

甘薯单株结薯数和单薯重的生长状况依赖于健全的根系发育和成功的块根分化<sup>[1]</sup>, 两者又对产量起着决定性作用。SRWC 低于 50% 会抑制甘薯不定根分化而显著降低产量<sup>[6]</sup>, 且各生育期对干旱敏感性不同<sup>[7-9]</sup>。现有研究按其全生育期 (约 90 d, 包括发根分枝期、蔓薯并长期和块根快速膨大期) 划分干旱处理阶段<sup>[7-10]</sup>, 但块根分化的关键建成期在栽后 35 d<sup>[11]</sup>。本研究发现, 扦插后 8~14 d 干旱 ( $D_{8-14}$ ) 和 15~21 d 干旱 ( $D_{15-21}$ ) 的甘薯块根单株鲜薯重显著低于块根分化建成后期和块根膨大前期, 与前人研究结果一致<sup>[12]</sup>。

植物在逆境胁迫下均会产生大量的 ROS, 进一

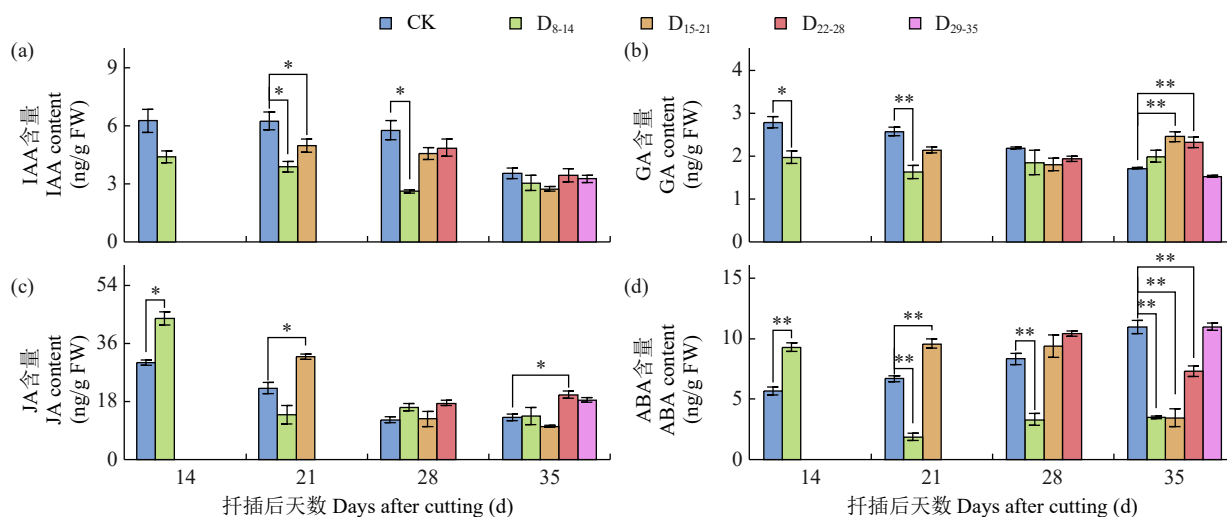


图 5 不同时期干旱—复水对甘薯根系 IAA、GA、JA 和 ABA 含量的影响

Fig.5 Effects of drought stress and re-watering at different stages on the contents of IAA, GA, JA and ABA in sweetpotato roots

步引起细胞膜脂过氧化使 MDA 含量增加。SOD 作为植物体内清除自由基的首要物质，能把  $O_2^-$  转化为  $H_2O_2$ 。 $H_2O_2$  在降解酶的作用下，被降解为  $O_2$  和  $H_2O$ <sup>[22]</sup>。植物在干旱胁迫下可以启动复杂的抗氧化保护系统来清除过量的 ROS，依靠非酶类系统来阻止水分流失<sup>[23]</sup>。酶类抗氧化剂主要包括 SOD、CAT、POD 和 APX 等；非酶类系统有脯氨酸等渗透调节物质，并参与复水后的生理修复<sup>[24]</sup>。大部分供试品种 SOD 活性表现为先轻微上升后剧烈下降或直接下降，严重胁迫的 SOD 活性明显高于轻度胁迫的<sup>[25]</sup>。本试验条件下，与 CK 相比，甘薯块根分化前、中期干旱处理下甘薯根系 SOD 活性无显著降低，而在甘薯块根分化建成后期干旱处理时 SOD 活性显著降低。表明甘薯根系在干旱胁迫下可通过增强 SOD 活性提高抗氧化能力，从而减轻干旱胁迫所带来的伤害。前人研究<sup>[12]</sup>发现，干旱处理 10 d 会导致甘薯根系  $H_2O_2$  和 MDA 含量显著增加，POD 能够协同 SOD 和 CAT 共同清除植物体内多余的  $H_2O_2$ <sup>[26]</sup>。在本试验条件下，与 CK 相比，不同时期的干旱胁迫均会导致 POD 和 CAT 活性显著或极显著下降，APX 活性在甘薯块根分化建成的前、中、后期遭遇干旱胁迫时显著提升（图 4），表明甘薯根系遇到干旱胁迫时主要依靠 APX 清除 ROS，前、中期干旱时 SOD 对 ROS 清除也做出较大贡献，与前人研究<sup>[27]</sup>发现耐旱型甘薯品种根系 SOD 活性要高于干旱敏感型甘薯品种的结果一致。复水后，甘薯根系 APX 活性降低，而 POD 活性相对增加，这说明复水后甘薯根系通过增强 POD 活性提高抗氧化能力来恢复干旱胁迫所带来的伤害。

此外，干旱胁迫下甘薯根系游离脯氨酸含量增加（图 3），作为渗透调节物质抵御干旱胁迫，复水后根系脯氨酸含量降低。研究<sup>[10]</sup>发现，干旱胁迫下抗旱品种济薯 21 和不抗旱品种济紫薯 1 号块根中脯氨酸等渗透调节物质显著上升，紫甘薯、近缘野生种 *Ipomoea trifida* (Kunth) G. Don 等甘薯材料叶片中也累积了大量的脯氨酸<sup>[28-29]</sup>。因此，脯氨酸可作为检测植物抗旱性的重要指标。

作物贮藏器官的形成是多种内源激素协同作用的结果，生长素 IAA 和 GA 均有增加库器官活性、促进诱导同化物向之运输和累积的作用<sup>[7]</sup>。也有学者<sup>[30]</sup>认为，GA 含量的减少是马铃薯结薯的重要条件。此外，在块根分化建成期干旱胁迫导致济薯 21、济紫薯 1 号、济薯 26 和广薯 87 等多个甘薯品种的根系内源激素含量发生变化，其中 GA 和 IAA 含量下降，且内源激素水平变化无法在复水后得到有效修复<sup>[7,12]</sup>。本试验条件下，干旱胁迫 D<sub>8-14</sub> 和 D<sub>15-21</sub> 处理使甘薯根系 IAA 和 GA 含量均有所下降，且复水后也未得到有效恢复，而 D<sub>15-21</sub> 和 D<sub>22-28</sub> 处理的甘薯根系 GA 含量在复水后显著增加（图 5），表明甘薯在块根分化前、中期遭遇干旱胁迫时，GA 含量下降抑制了块根形成，复水后这 2 个处理的根系 GA 含量也未得到有效修复，进而使 D<sub>8-14</sub> 和 D<sub>15-21</sub> 处理的单株鲜薯重受影响最大（图 1），而 D<sub>15-21</sub> 和 D<sub>22-28</sub> 处理的甘薯根系 GA 含量在复水后显著增加，使单株鲜薯重受影响较小。

JA 是一种公认的新型植物生长调节剂，可调控植物在干旱胁迫下快速启动抗氧化系统以及酶保护系统，清除因干旱胁迫而堆积的 ROS，使氧

化胁迫带来的伤害降低<sup>[31]</sup>。ABA 是一种典型的胁迫激素，在受到非生物胁迫时，ABA 大量合成，可诱导植物体内与抗逆性有关的基因表达，产生大量相关的酶，使植物抵抗恶劣环境<sup>[32]</sup>。前人研究发现，济薯 26 属于中等抗旱品种，遭遇干旱胁迫时济薯 21<sup>[7]</sup>、济紫薯 1 号<sup>[33]</sup>、济薯 26<sup>[12]</sup>和广薯 87<sup>[34]</sup>等多个甘薯品种根系内源 ABA 含量显著增加，且移栽前期干旱胁迫下变化幅度最大，但关于内源 JA 的变化并未见报道。本试验条件下，与 CK 相比，D<sub>8-14</sub> 和 D<sub>15-21</sub> 处理的甘薯根系 ABA 和 JA 含量增幅在 40% 以上 ( $P < 0.05$ )，而在块根分化建成后期进行干旱处理 (D<sub>22-28</sub>) 时，甘薯根系这 2 种内源激素含量变化均未达到显著水平 (图 5)，说明甘薯在块根分化建成前期和中期受到干旱胁迫时，通过升高根系 JA 和 ABA 的含量来应对干旱胁迫，且响应比较强烈，但在块根膨大期遭遇干旱胁迫时，仅 JA 能够产生强烈的响应，有显著的增加。有学者<sup>[27]</sup>发现耐旱型甘薯郑红 23 号和干旱敏感型甘薯济农 432 在经历 3 周土壤干旱后，叶片内源 JA 含量显著下降。He 等<sup>[35]</sup>发现，干旱胁迫下耐旱型甘薯烟薯 25 叶片含有相对高含量的内源 JA，干旱敏感型甘薯徐薯 32 则含有相对高含量的 ABA。这说明甘薯叶片和根系响应干旱的机制不同。因此，推测干旱胁迫下 JA 有可能对甘薯块根分化建成的调控和抗旱诱导过程发挥重要作用，且与 ABA 存在协作调控，需要进一步系统研究。

#### 4 结论

干旱时间越早对甘薯产量影响越大。甘薯块根分化建成的前、中、后期遭遇干旱胁迫时，甘薯根系 SOD 和 APX 活性显著增加，脯氨酸含量也显著增加；复水后，甘薯根系 POD 活性增加，以恢复干旱胁迫所带来的伤害。与对照相比，D<sub>8-14</sub> 和 D<sub>15-21</sub> 处理的甘薯根系 ABA 和 JA 含量显著增加，而 GA 和 IAA 含量显著降低，且降低幅度均小于 ABA 和 JA 的增加幅度。综上，甘薯在块根分化建成前期和中期受到干旱胁迫时，主要通过升高根系 SOD 和 APX 活性、脯氨酸含量、内源 JA 和 ABA 的含量来应对胁迫。

#### 参考文献

- [1] Villordon A Q, Clark C A. Variation in virus symptom development and root architecture attributes at the onset of storage root initiation in 'beauregard' sweetpotato plants grown with or without nitrogen. PLoS ONE, 2014, 9(9): e107384.
- [2] 王翠娟. 甘薯块根分化建成的氮素效应及与产量形成的关系. 泰安: 山东农业大学, 2016: 92.
- [3] Villordon A Q, Ginzberg I, Firon N. Root architecture and root and tuber crop productivity. Trends in Plant Science, 2014, 19(7): 419-425.
- [4] 张静, 刘伟泉, 夏厚强, 等. 持续土壤干旱对甘薯光合性能及产量的影响. 江苏师范大学学报 (自然科学版), 2019, 37(2): 21-25.
- [5] Wishart J, George T S, Brown L K, et al. Measuring variation in potato roots in both field and glasshouse: the search for useful yield predictors and a simple screen for root traits. Plant and Soil, 2013, 368(1/2): 231-249.
- [6] Prabawardani S, Suparno A. Water use efficiency and yield of sweetpotato as affected by nitrogen and potassium application. Journal of Agricultural Science, 2015, 7(7): 128-137.
- [7] 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. 作物学报, 2018, 44(1): 126-136.
- [8] 李长志, 李欢, 刘庆, 等. 不同生长时期干旱胁迫甘薯根系生长及荧光生理的特性比较. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(2): 511-517.
- [9] 张海燕, 解备涛, 段文学, 等. 不同时期干旱胁迫对甘薯光合效率和耗水特性的影响. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1943-1950.
- [10] 张海燕, 汪宝卿, 冯向阳, 等. 不同时期干旱胁迫对甘薯生长和渗透调节能力的影响. 作物学报, 2020, 46(11): 1760-1770.
- [11] Villordon A, Labonte D, Solis J, et al. Characterization of lateral root development at the onset of storage root initiation in 'beauregard' sweetpotato adventitious roots. Horticultural Science, 2012, 47(5): 961-968.
- [12] 王金强, 李欢, 刘庆, 等. 干旱胁迫对甘薯苗期根系分化和生理特性的影响. 应用生态学报, 2019, 30(9): 3155-3163.
- [13] Wang B, Zhai H, He S Z, et al. A vacuolar Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter gene, *IbNHX2*, enhances salt and drought tolerance in transgenic sweetpotato. Scientia Horticulturae, 2016, 201: 153-166.
- [14] Kim Y H, Lim S, Han S H, et al. Expression of both *CuZnSOD* and *APX* in chloroplasts enhances tolerance to sulfur dioxide in transgenic sweet potato plants. Comptes Rendus Biologies, 2015, 338(5): 307-313.
- [15] Eltayeb A E, Yamamoto S, Habora M E E, et al. Transgenic potato overexpressing *Arabidopsis* cytosolic *AtDHAR1* showed higher tolerance to herbicide, drought and salt stresses. Breeding Science, 2011, 61(1): 3-10.
- [16] 陆燕元. 干旱胁迫及复水过程中转 Cu/Zn SOD 和 APX 基因甘薯生理生化响应机制研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010.
- [17] Duan W, Wang Q, Zhang H, et al. Comparative study on carbon-nitrogen metabolism and endogenous hormone contents in normal and overgrown sweetpotato. South African Journal of Botany, 2018, 115: 199-207.
- [18] Khan M A, Gemenet D C, Villordon A. Root system architecture and abiotic stress tolerance: current knowledge in root and tuber crops. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1584.
- [19] Wang H Y, Wang H L, Shao H B, et al. Recent advances in utilizing transcription factors to improve plant abiotic stress tolerance by transgenic technology. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 67.
- [20] Ljung K, Nemhauser J L, Perata P. New mechanistic links between sugar and hormone signalling networks. Current Opinion in Plant Biology, 2015, 25: 130-137.
- [21] Chen Y L, Li R K, Ge J F, et al. Exogenous melatonin confers enhanced salinity tolerance in rice by blocking the ROS burst and improving Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> homeostasis. Environmental and Experimental Botany, 2021, 189: 104530.
- [22] Mittler R. ROS are good. Trends in Plant Science, 2017, 22(1):

- 11-19.
- [23] 周旭, 何晓蕾, 曹亮, 等. 苗期不同程度水分胁迫及复水处理对大豆抗氧化特性及产量的影响. 作物杂志, 2023(6): 135-142.
- [24] 肖钢. 不同时长干旱—复水对夏玉米生理调节机制及产量的影响. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [25] 徐建欣, 杨洁, 刘实忠, 等. 干旱胁迫对云南陆稻幼苗生理特性的影响. 中国农学通报, 2014, 30(27): 145-152.
- [26] 钟月仙, 黄伟群, 林赵森, 等. 甘薯对干旱胁迫的生理响应及分子机理研究进展. 安徽农业科学, 2023, 51(1): 1-4.
- [27] Yin Y M, Qiao S C, Kang Z H, et al. Transcriptome and metabolome analyses reflect the molecular mechanism of drought tolerance in sweet potato. *Plants*, 2024, 13(3): 351.
- [28] 龚秋, 王欣, 后猛, 等. PEG-6000 模拟干旱胁迫对紫甘薯幼苗生理生化指标的影响. 江西农业学报, 2015, 27(3): 6-10.
- [29] 曹清河, 李雪华, 戴习彬, 等. PEG-6000 模拟干旱胁迫对甘薯近缘野生种 *Ipomoea trifida* (Kunth) G. Don 幼苗生理生化指标的影响. 西南农业学报, 2016, 29(11): 2536-2541.
- [30] Xu X, Van L A A, Vermeer E, et al. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro. *Plant Physiology*, 1998, 117(2): 575-584.
- [31] Per T S, Khan M I R, Anjum N A, et al. Jasmonates in plants under abiotic stresses: crosstalk with other phytohormones matters. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 145: 104-120.
- [32] Singh A, Roychoudhury A. Abscisic acid in plants under abiotic stress: crosstalk with major phytohormones. *Plant Cell Reports*, 2023, 42(6): 961-974.
- [33] Xue C K, Sheng M F, Zhu J Y, et al. Antioxidant capacity and root  $K^+$  retention: regulation mechanisms of drought tolerance in sweetpotato. *Plant Cell Reports*, 2025, 44: 239.
- [34] 张海燕, 解备涛, 姜常松, 等. 不同抗旱性甘薯品种叶片生理性状差异及抗旱指标筛选. 作物学报, 2022, 48(2): 518-528.
- [35] He J P, Wu Y Y, Xue C K, et al. Coordinated regulation between jasmonic acid and abscisic acid mediates drought tolerance in sweetpotato. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2025, 229: 110260.

## Effects of Drought and Re-Watering on Reactive Oxygen Species Metabolism and Endogenous Hormones in Sweetpotato Roots during Tuberos Root Differentiation and Formation Stage

Wu Hao, He Jinping, Liao Zhaoxia, Xue Chengkang, Wu Yaoyao, Li Zongyun, Liu Jingran

(School of Life Sciences, Jiangsu Normal University, Xuzhou 221116, Jiangsu, China)

**Abstract** Drought experiments were carried out in different stages of tuberos root differentiation and formation by potting soil cultivation to analyze the changes of reactive oxygen species metabolism and endogenous hormone content in sweetpotato roots. The results showed that drought stress caused the decrease of sweetpotato fresh tuber weight per plant, and the earlier the drought, the greater the effect. Compared with normal irrigation treatment (CK), the  $O_2^-$  content in sweetpotato roots was significantly decreased and  $H_2O_2$  content was significantly increased under drought stress. The increase of  $H_2O_2$  was effectively inhibited after rehydration. Drought stress at different periods resulted in the decrease of activities of peroxidase (POD) and catalase (CAT) in sweetpotato roots, and ascorbate peroxidase (APX) activity increased significantly in early, middle and late stages of sweetpotato root differentiation and formation under drought stress. The results showed that the root system of sweetpotato mainly relied on APX to remove reactive oxygen species under drought stress, and SOD also made great contribution to the removal of reactive oxygen species during the early and middle stages of drought stress. After rehydration, the APX activity in sweetpotato roots decreased, while POD activity increased, indicating that sweetpotato root recovered the damage caused by drought stress by enhancing POD activity to improve antioxidant capacity after rehydration. In addition, the free proline content in sweetpotato roots increased under drought stress, and as an osmotic regulator to resist drought stress, the proline content in sweetpotato roots decreased after rehydration. Compared with CK, the contents of ABA and JA in sweetpotato roots for the treatments of D<sub>8-14</sub> and D<sub>15-21</sub> were significantly increased, while the contents of GA and IAA were significantly decreased, and the decreasing ranges were smaller than the increasing ranges of ABA and JA. When drought treatment (D<sub>22-28</sub>) was carried out at late stage of root differentiation and formation, the contents of these four endogenous hormones in sweetpotato roots did not change significantly. These results indicated that when sweetpotato was subjected to drought stress in early and middle stages of tuberos root differentiation and formation, it responded strongly by increasing the contents of JA and ABA in roots. However, when sweetpotato was subjected to drought stress during tuberos root differentiation and formation stage, only JA had a significant increase.

**Key words** Sweetpotato; Drought; Tuber differentiation and formation; Endogenous hormone; Reactive oxygen species metabolism