



根茎类作物贮藏器官的发育和膨大机理

陈柯铎^{1,2}, 兴旺^{1,2}, 王皓^{1,2}, 褚明月^{1,2}, 刘大丽^{1,2,*}

¹国家甜菜种质中期库/黑龙江大学, 哈尔滨150080

²黑龙江省普通高等学校甜菜遗传育种重点实验室/黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 哈尔滨150080

*通信作者(daliliu_hlju@163.com)

摘要: 根茎类作物营养丰富, 其贮藏器官的发育和膨大直接影响产品的品质和产量。本文综合论述了影响根茎类作物贮藏器官发育和膨大的外界环境因素、内源激素变化、同化产物变化及相关基因调控。研究发现, 细胞分裂或分生组织生长会导致根或茎发育, 并受营养条件、光照、昼夜温差、水分等限制。同时, 在根和茎膨大过程中, 细胞分裂素(CTK, ZR, t-ZR)、生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)、赤霉素(GA)、油菜素内酯(BR)、水杨酸(SA)等的调控伴随着体内代谢状态的感知, 相关基因(包括内源激素调控、淀粉及蔗糖代谢、木质素的形成、转录因子、小RNA和DNA甲基化)积极参与根茎类作物贮藏器官的形成。本综述为更好地理解根茎类作物贮藏器官膨大过程中的解剖和形态变化以及各种生理和分子响应提供了理论基础。

关键词: 块根; 肉质直根; 块茎; 发育; 内源激素; 合成代谢产物; 分子机制

Development and bulking mechanism of storage organs in root and tuber crops

CHEN Kehua^{1,2}, XING Wang^{1,2}, WANG Hao^{1,2}, CHU Mingyue^{1,2}, LIU Dali^{1,2,*}

¹National Beet Medium-term Gene Bank, Heilongjiang University, Harbin 150080, China

²Key Laboratory of Sugar Beet Genetics and Breeding, Heilongjiang Province Common College/College of Advanced Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080, China

*Corresponding author (daliliu_hlju@163.com)

Abstract: Root and tuber crops are rich in nutrients, and the development and bulking of their storage organs directly affects the quality and yield of the product. This paper comprehensively discussed the external environmental factors, endogenous hormone changes, assimilation product changes and related gene regulation that affect the development and bulking of storage organs in root and tuber crops. It is found that cell division or meristem growth leads to the tuberous root or tuber development, which is restricted to the nutritional conditions, light, temperature differences between day and night, water and etc. Meanwhile, during tuberous root and tuber enlargement, the regulation of cytokinins (CTK, ZR, t-ZR), auxin (IAA), abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA), gibberellin (GA), brassinolide (BR), salicylic acid (SA), etc. is accompanied by the perception of metabolic status *in vivo*, and related genes (including endogenous hormone regulation, starch and sucrose metabolism, lignin formation, transcription factors, small RNA and

收稿 2024-09-04 修定 2024-11-08

资助 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系(糖料)建设项目(CARS-170102)、内蒙古自治区“揭榜挂帅”项目(2022-JBGS0029)、黑龙江省自然科学基金(LH2023C090)和黑龙江省高校科研业务费项目(2022-KYYWF-1070)。

DNA methylation) actively participate in the formation of tuberous root or tuber. This review provides a theoretical basis for a better understanding of the anatomical and morphological changes as well as various physiological and molecular responses during storage organ expansion in root and tuber crops.

Key words: tuberous root; fleshy tap root; tuber; development; endogenous hormones; anabolic products; molecular mechanisms

根茎类作物作为全球第二大碳水化合物来源, 为人类提供的热量仅次于谷类作物(Villordon等2014)。它们形成的地下贮藏结构(图1)形态各异, 除含有大量碳水化合物外, 还含有不同含量的蛋白质和维生素, 为人类提供了不可或缺的营养价值。根茎类作物贮藏器官的大小是一个重要的农艺性状, 其生物学特性主要由生长发育时间、环境条件和遗传因素等共同决定(Zierer等2021)。作物根或茎的发育和膨大是一个极其复杂的过程, 深入分析根茎类作物贮藏器官的膨大机理对提高其产量和品质具有重要意义。本文综述了影响根茎类作物贮藏器官发育和膨大的各种因素, 包括外部环境因素、内源激素变化、同化产物变化及相关分子调控等, 为进一步设计育种提供理论支持。

1 根茎类作物贮藏器官的发育和膨大

根茎类作物贮藏器官的形成起始于地下前体器官, 但它们的解剖和生理特性并不相同。研究发现根类作物例如甜菜的块根主要是由12~15个同心圆的次生形成层环由内而外形成的, 在一个环

内, 韧皮部和木质部被薄壁组织射线分割开而捆绑在一起。甜菜块根中后期的发育主要是形成层细胞的细胞分裂和分化。甜菜块根的最内层7~9个环包含整个块根绝大部分的体积和蔗糖, 外部的环对块根的径向膨大贡献较小, 具有活跃形成层的环膨大速率较快。当环间薄壁细胞体积小于 $15 \times 10^{-8} \text{ cm}^3$ 时, 每个细胞的蔗糖含量随细胞增加而成比例增加, 但是随着体积继续膨大将不再成比例增加(Milford 1973; Bellin等2007)。萝卜肉质直根的发育膨大主要是由于形成层环的细胞增生、薄壁组织的分裂生长和次生组织的发育所共同引起的。其中次生结构在萝卜根发育上具有重要意义: 木质部中木质化导管分子不发达, 而次生木质部中存在异常的次生形成层, 它可以产生具有一个中央韧皮部的三生木质部和三生韧皮部组成的维管束。萝卜肉质直根中的三生加粗, 配合次生木质部中薄壁组织的分裂, 共同促进了肉质直根的膨大(王玮2007)。甘薯贮藏根的发育通常始于茎干衍生的不定根, 这些不定根扩大并形成含淀粉的贮藏根(Ma等2015)。在贮藏根发育初期, 幼根的

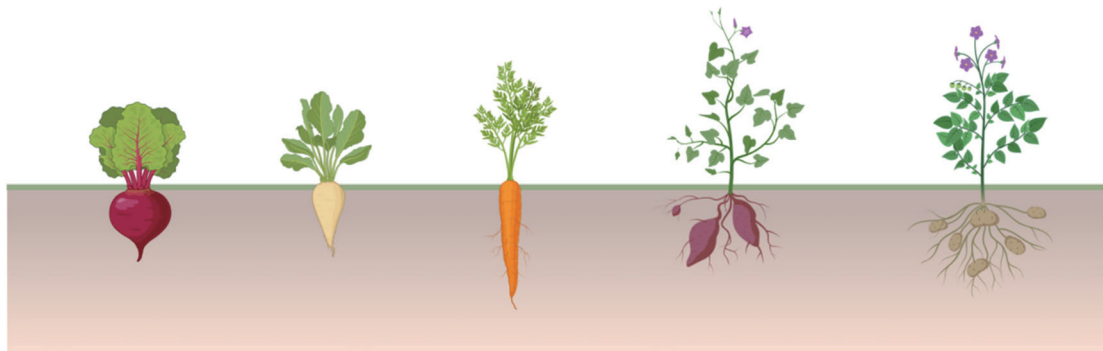


图1 根茎类作物不同贮藏器官类型

Fig. 1 Different storage organ types of root and tuber crops

从左往右甜菜贮藏器官为块根, 萝卜、胡萝卜的贮藏器官为肉质直根, 甘薯贮藏器官为贮藏根, 马铃薯的贮藏器官为匍匐茎。

原生木质部和原生韧皮部之间形成维管形成层, 并且维管形成层连续形成环状的初生形成层。随后, 次生分生组织, 包括导管周围的分生组织和异常的次生形成层, 在木质部中分化。初生形成层和次生分生组织中的细胞分裂和扩展, 以及木质部中大型薄壁组织细胞的分裂, 导致根直径的扩大(Tanaka等2016)。这些形成层区域的细胞分裂和扩张是影响根类作物贮藏器官膨大的主要因素(图2)。

茎类作物例如马铃薯在块茎形成初期, 髓周区和皮层细胞纵向增大分裂, 导致匍匐茎尖膨大。当块茎直径为0.8 cm左右时, 纵向分裂停止, 但在髓周区域发生随机定向分裂, 细胞继续扩大, 直到块茎达到最大直径(Xu等1998)。总之, 茎类作物主要通过产生的薄壁组织细胞从匍匐茎顶端的维管系统的特定区域中的分散的分生组织进行生长, 从而影响贮藏器官膨大(图3)。

2 影响根茎类作物贮藏器官发育和膨大的环境因素

根茎类作物的生长发育和产量受多种外界环境因素影响。肥料、温度、光照、水分等都对贮藏器官的膨大起着重要作用。氮肥作为植物必需的三大肥料之一(Yahaya等2023), 对作物根系发育具有重要作用(Otvos等2021)。前期适量施用氮肥能加快马铃薯贮藏器官的形成和发育, 增加干物质质量和淀粉含量(Lombardo等2020), 并提高产量

(Chen等2015)。而过高或过低供氮量会降低甘薯细胞形成层的活性, 从而导致形成层数量减少, 产生更多的木质化细胞, 影响贮藏器官发育(Dong等2022)。适宜的温度有利于碳水化合物大量输送到贮藏器官中, 促进贮藏器官膨大; 而过高或过低的温度则会降低光合效率, 减少光合产物对根部的供应, 阻碍根系发育(Wijewardana等2018; Kim等2019)。昼夜温差对作物根系生长同样具有促进作用, 研究发现萝卜在昼夜温度24/18℃下, 不会受到温度胁迫, 相反根系生长速率达到最高, 能生产出最重、最粗、最长且内部不会发生褐变的萝卜(Oh等2022)。光是促进植物生长发育和提高光合作用效率的最关键因素(Gommers 2020)。光照可以通过调节植物根部各种激素、黄酮醇和活性氧水平, 影响根系的发育(Cabrera等2022)。遮荫条件可以减少根茎类作物的叶片数量, 降低蔗糖和淀粉含量, 影响贮藏器官的发育和膨大(Jing等2023; Mng'omba等2017)。根类作物甜菜(Oh等2022), 樱桃萝卜(陈冰星等2020), 在8:2的红蓝光处理下, 诱导了蔗糖、可溶性蛋白等营养物质的积累, 促进贮藏器官的发育膨大。马铃薯在5:5的红蓝光处理下能够促进苗期提早形成块茎(He等2021)。此外水分作为植物生长最受限制的因素, 影响着植物根系生长发育和作物产量(Dinney 2019)。适宜的土壤含水量能够满足作物根系前期发育需求, 促进贮藏器官快速形成和膨大(Zhang等2015, 2022)。当水分过

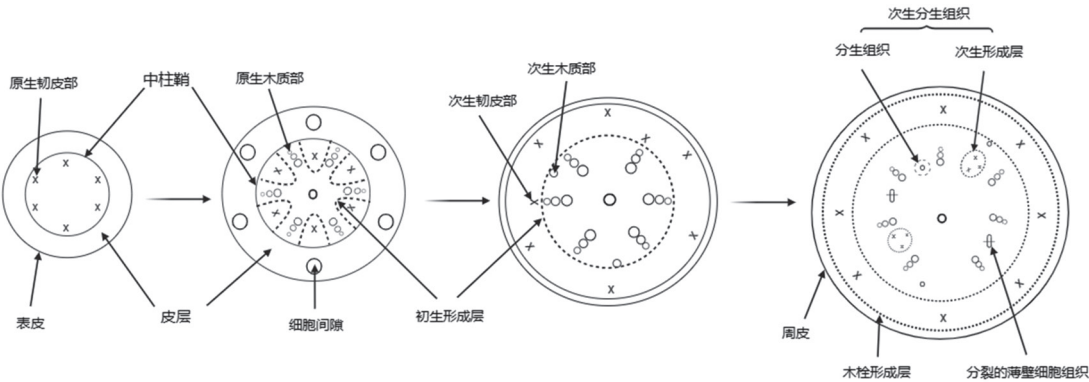


图2 贮藏根形成过程中的不定根的横截面

Fig. 2 The cross section of adventitious roots during storage root formation

从左往右显示了甘薯贮藏根形成的各个阶段中的不定根的横截面。参考Masaru等(2015)。

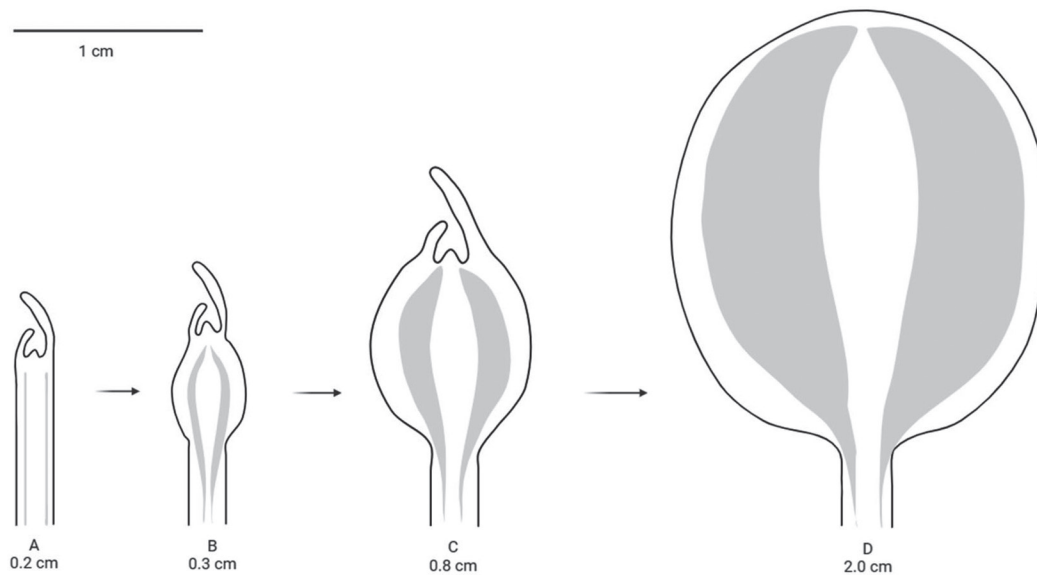


图3 马铃薯发育过程中块茎的纵切面

Fig. 3 The longitudinal section of tubers during potato development

环髓带的匍匐茎和块茎形态以及(灰色阴影区)髓周区的加厚。A: 0.2 cm匍匐茎, 表现为连续的维管束。B: 0.3 cm块茎, 呈髓部生长。C: 0.8 cm块茎, 表现为髓周区开始生长。D: 2.0 cm块茎, 表现为髓周区增厚。参考Tanaka等(2016)。

低不能满足根系发育时, 就会导致干旱胁迫, 造成贮藏器官形成和膨大的关键时期得不到充足的水分供应而发育迟缓, 最终导致产量显著降低(Zhang等2018; Obidiegwu等2015)。

3 影响根茎类作物贮藏器官发育和膨大的内源激素

植物根系的生长发育、形态建成以及性状表现都离不开内源激素的调控和它们之间的相互作用(Pacifici等2015; Durbak等2012)。内源激素含量的变化在很大程度上决定了作物贮藏器官的发育和膨大(Zierer等2021; Naskar等2014)。研究发现, 细胞分裂素(CTK、ZR、t-ZR)、生长素(IAA)、脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)、赤霉素(GA)、油菜素内酯(BR)、水杨酸(SA)等植物内源激素对根茎类作物贮藏器官的发育和膨大均具有积极作用。

在甘薯块根发育过程中, 细胞分裂素是调节细胞分裂的主要内源性激素, 玉米蛋白核苷(ZR)和反式玉米蛋白核苷(t-ZR)作为内源性细胞分裂素, 在块根形成早期调控初生形成层的活性, 并且含量也在块根形成初期与IAA、ABA一同升高, 但在

块根发育后期开始下降; 相反JA和GA₄在块根发育初期含量较低, 随着块根的膨大其含量逐渐提升。t-ZR与ABA起到协同作用, 促进甘薯块根的膨大。此外, 外源施用一定浓度的细胞分裂素、萘乙酸(NAA)、JA也能促进块根发育, 提高甘薯产量(Yang等2023)。GA₃、ZR、IAA、6-BA和ABA在牛大力块根膨大过程中同样具有重要作用, 其中内源激素GA₃、ZR、IAA的含量与块根膨大程度和块根直径呈正相关关系。研究表明, 施用GA、6-BA、氯苯脲、BR、复硝酚钠、萘乙酸钠等几种植物生长调节剂, 相应的内源激素含量发生变化, 从而影响牛大力生长和块根膨大(叶春秀2017)。不同基因型甜菜体内内源激素含量变化显著影响块根的发育和膨大。研究发现甜菜块根发育及膨大与块根中BR、IAA、ZR和GA₄含量变化具有密切关系; 外源BR处理后, 甜菜块根直径和根重变化显著(张永丰2018)。萝卜作为典型的块根类作物, 其块根中的CTK含量随着次生生长的开始逐渐增加, 并可促进块根的膨大; 同时, 外源施用CTK、GA₃可有效促进萝卜肉质直根的膨大和直径的增加(Radin和Loomis 1971; Mal 2018); 但施用NAA则会导致块

根中薄壁细胞的分裂和扩张受到抑制,刺激与细胞间隙相邻的细胞中木质素的形成,从而降低萝卜肉质直根的质量和产量(Kano和Fukuoka 1996)。在对3个山药品种块茎膨大的研究中发现,不同内源激素在块茎膨大的不同时期的含量不尽相同。IAA、ZR含量变化呈先上升后下降趋势;ABA、SA含量在块茎整个发育期间呈上升趋势;而JA、GA₃以及IPA含量由于品种差异导致变化趋势不一致,但同样在山药整个生育期间影响块茎膨大(敖兰吉亚2020)。此外外源施用赤霉素可以增加山药块茎膨大过程中的鲜重、直径和长度;并且内源GA含量显著增加,而内源ABA的含量显著降低(葛明然2023)。在马铃薯块茎形成和膨大过程中,SA、JA、IAA、GA₁含量呈下降趋势,ABA含量呈先上升后下降趋势,GA₃含量呈先下降后上升趋势(孟丽丽2021)。通过外源施用6-BA可提前马铃薯块茎形成时间,促进块茎形成(Cheng等2020)。以上研究报道均说明不同内源激素的作用和含量变化可显著影响根茎类作物贮藏器官的发育和膨大。

4 根茎类作物贮藏器官发育和膨大过程中的同化产物变化

作物根或茎在形成和膨大过程中各种同化产物例如淀粉、糖、蛋白质和纤维素等的含量也会出现相应变化,这些同化产物含量的变化是根茎类作物产量和品质的重要评价指标(Anwar等2022)。研究发现,随着佛手瓜块根的发育,淀粉含量逐渐上升并保持在较高水平,还原糖含量先升高随后降低,蔗糖含量则是随着块根发育逐渐降低(Cheng等2023)。甜菜块根发育早期葡萄糖含量与蔗糖、果糖含量差异显著,随着块根发育,葡萄糖含量呈迅速上升趋势,淀粉含量在甜菜块根整个发育期间含量较低并且几乎不变(Jammer等2020)。淀粉和蔗糖含量与甘薯块根大小呈正相关,在块根发育过程中蔗糖浓度的增加可能在淀粉积累中起重要作用,此外蛋白质和木质素含量的多少与甘薯块根发育和膨大也密切关系(Firon等2009)。在萝卜肉质直根膨大过程中,可溶性糖含量处于平稳上升趋势,可溶性蛋白质和粗纤维含量则呈逐渐下降趋势;同时,淀粉含量变化波动较大,可能是由于淀粉作为

代谢中间产物被不断合成又进一步降解合成新的营养贮存物质(刘贤娴等2008)。山药块茎作为“库”结构,其块茎发育与淀粉糖类物质合成代谢密切相关,在块茎膨大过程中,淀粉含量呈先升高后下降趋势,可溶性糖、蔗糖、还原糖含量在块茎膨大初期呈较高水平,之后逐渐下降并趋于稳定(赵令敏2023)。在马铃薯块茎形成发育过程中,蔗糖含量变化显著,淀粉、葡萄糖含量呈先升高后下降趋势,果糖含量逐渐升高后降低,之后大幅度升高(孟丽丽2021)。由此可见,同化产物的含量变化对块根和块茎类作物贮藏器官的发育和膨大具有重要作用。

5 根茎类作物贮藏器官发育和膨大的分子机理

作物贮藏器官的形成和膨大是相关基因在个体发育过程中在特定的部位和时期程序性表达的结果,随着现代生物学技术的发展和运用,一些与根茎类作物贮藏器官形成和膨大的相关基因已被发掘并鉴定。

5.1 与内源激素调控相关的基因

在甜菜块根发育过程中,Guo等(2023)发现*BvCPD*对其块根发育膨大具有促进作用。甜菜块根中*BvCPD*的过表达可促进内源BR的生物合成,从而上调*BvBZR1*的表达。*BvBZR1*可调控*BvTAA1*和*BvGA3OX1*,进而增加了IAA和GA含量。这三种激素通过协同作用调节薄壁细胞的数量和大小以及木质部和维管束导管管腔的面积来增加甜菜块根的直径,促进甜菜块根的膨大。*StInvInh1*基因对马铃薯块茎的发育和膨大具有调控作用。马铃薯块茎中*StInvInh1*基因的表达水平与块茎大小、重量、干物质以及淀粉积累量呈负相关关系。通过抑制*StInvInh1*的表达可以提高马铃薯块茎膨大时期细胞壁转化酶(CWI)的活性,IAA、ZR和t-ZR含量显著增加。此外,在库器官中,抑制*StInvInh1*基因的表达能促进IAA及CTK途径相关基因的表达,调控植株生长,延缓衰老,促进细胞分裂分化和块茎的发育膨大(刘程2022)。Cai等(2022)在研究甘薯块根发育过程中共鉴定出58个与各种激素的生物合成、代谢和信号转导相关的基因。这些基因属于AUX/

IAA、CH3、ARF、SAUR、ETR和PYR/RYL等植物激素信号转导相关途径的基因家族,参与生长素信号转导、乙烯信号转导、细胞分裂素信号转导、脱落酸合成、赤霉素合成、水杨酸合成、油菜素内酯合成等途径。其中生长素相关基因、细胞分裂素相关基因和乙烯相关基因在甘薯块根膨大关键时期显著上调,说明这些激素信号相关基因在甘薯块根膨大阶段起着至关重要的作用。

5.2 与淀粉及蔗糖代谢相关的基因

赵令敏(2023)对山药块茎发育时期的转录组和代谢组进行联合分析,富集到了14条碳水化合物代谢通路,13条氨基酸代谢通路以及10条脂质代谢通路。在碳水化合物代谢中淀粉和蔗糖代谢是富集较为显著的通路。通过对淀粉-蔗糖代谢通路中所涉及的DEGs和DEMs进行相关性分析表明,大部分差异基因通过正向或负向调控参与调控山药块茎内淀粉与蔗糖的积累及转化。其中*UGD5*、*BAM1*、*SUS2*、*TPP6*、*SS2*和*ISA3*等11个基因在淀粉-蔗糖代谢途径中起到关键的调控作用,促进山药块茎的发育和膨大。Mitsui等(2015)在*Raphanus*基因模型中共发现142条KEGG通路,其中淀粉和蔗糖代谢途径在块根膨大和细胞增殖组织中尤其丰富。通过分析萝卜库源组织中蔗糖代谢基因表达的时空变化,发现在幼苗早期根系和叶片中*SUTs*和*SUCs*的表达率相对较高。在根膨大阶段,叶片中*SUC*基因表达受限,而在根中*SUC1*基因特异性表达,扩增了根直径。说明蔗糖转运基因在蔗糖代谢中起着关键作用,影响萝卜肉质直根的形成和之后的发育。在葛根不同发育阶段,通过RNA-seq发现大量的差异表达基因与块根的发育和膨大有关。由KEGG通路富集分析表明这些基因主要参与细胞壁和细胞周期、植物激素信号转导、蔗糖和淀粉代谢等相关通路。由于块根的发育伴随着碳水化合物的积累,蔗糖和淀粉代谢对块根膨大极为重要。其中*SPS*、*SS*、*GBSS*、*SSS*、*SBE*、*ISA*和*INT*基因在蔗糖和淀粉代谢途径中表达显著,对促进葛根块根的膨大具有重要作用(Xiao等2023)。淀粉对马铃薯块茎发育至关重要。研究发现,在马铃薯块茎发育过程中通过RNA-seq分析鉴定出73个与淀粉生物合成途径相关的基因。对这些基因

进行qRT-PCR进一步分析,发现*GBSSI*、*SSI*和*SSII*在块茎发育整个时期表达增加,ADP葡萄糖焦磷酸化酶表达呈先增加后减少趋势,内源性-2,4- β 葡聚糖酶和纤维素合成酶在块茎形成初期表达升高;其中内源性-2,4- β 葡聚糖酶mRNA转录水平在块茎膨大关键时期表达显著(Shirani-Bidabadi等2024)。

5.3 与木质素形成相关的基因

木质素作为一种复杂的有机聚合物,嵌入在植物细胞的细胞壁中,在植物生长发育中起着重要作用,而木质素生物合成基因的表达是决定聚合物合成的主要因素(Rogers和Campbell 2004)。研究发现,从胡萝卜转录组中筛选出与木质素生物合成有关的基因可协同作用促进肉质直根木质素的形成。其中*DcPAL*、*DcCCoAOMT*、*DcCAD*、*DcPER1*和*DcLAC2*的表达水平与贮藏器官发育过程中木质素积累呈正相关,可能在胡萝卜木质素生物合成中发挥重要作用(Wang等2016)。在甘薯贮藏根形成和发育过程中,淀粉和木质素代谢途径中的碳通量分布会影响贮藏根发育;木质素生物合成基因下调和淀粉生物合成基因上调是导致贮藏根发育的主要因素;*swbp1*和*swpa7*作为参与木质素生物合成的两个差异表达基因,在甘薯发育过程中显著下调,降低了木质素含量,从而促进块根膨大。同时,*IbERF061*和*IbERF109*基因的表达水平在甘薯发育中降低,从而影响贮藏根中POD活性,木质素含量降低,进而促进块根膨大(Du等2023)。Vulavala等(2017)发现马铃薯表皮层与块茎之间的差异表达基因的表达水平具有显著差异。在块茎膨大期间,活跃的木栓层构成了表皮的内层,一些基因如*StFAR3*、*StRAP2*在表皮形成早期表达增加,到成熟期时活性降低,而*StCYP86A22*、*StHAT3*和*StRAX2*在表皮成熟期表达增加。进一步对转基因马铃薯块茎进行分析,发现*StFAR3*、*StPOD72*、*StHAP3*、*StCYP86A22*、*StCASP1B2*和*StCASP1*几乎没有在块茎中表达,但在表皮中存在表达,表明它们可能与马铃薯块茎膨大和表皮木质化程度具有密切联系。

5.4 其他与贮藏器官膨大的相关基因

5.4.1 转录因子调控贮藏器官膨大

转录因子在根茎类作物贮藏器官的形成和发育中起着重要的调控作用。研究发现,*RsSND1*的

过表达可能与萝卜木质部次生壁的大量积累有关。木质部次生壁沉积的减少是肉质主根形成的关键(Wang等2024)。转录因子*IbNF-YA1*在甘薯贮藏根发育过程中起到至关重要的作用。Xue等(2024b)通过构建*IbNF-YA1*过表达(OE)植株,发现生长前期OE植株贮藏根膨大速度明显高于对照,说明*IbNF-YA1*的过表达对甘薯贮藏根早期发育具有重要意义。在山药块茎膨大期, 14 238个差异表达基因受到调控。这些基因如*CDPK*、*CaM*、*CDL*、*SAUR*、*DELLA*、*SuSy*等参与细胞代谢、生物合成和信号转导等过程,在一定程度上响应块茎的膨大。在对山药的研究中发现, 541个转录因子在其块茎膨大阶段被显著差异表达, 其中*MADS*、*bHLH*和*GRAS*参与了细胞的分化, 这可能与块茎膨大有关(Zhou等2020)。Xue等(2024a)通过分析甜菜SPL转录因子家族, 发现在甜菜成熟期转录因子*BvSPL3*和*BvSPL6*在块根中高表达, 其中*BvSPL3*的差异表达高达90倍。说明*BvSPL3*可能在甜菜块根膨大或糖积累中发挥一定作用。

5.4.2 小RNA参与贮藏器官的膨大调控

小RNA, 尤其是miRNA, 是植物生长和发育的关键调节因子。许多研究表明, miRNA在根茎类作物贮藏器官的形成或发育中起着重要作用(Liu等2020; Lakhota等2014)。Luo等(2024)在马铃薯中鉴定了miR156及其靶基因转录因子SPL9。过表达miR156的转基因植株侧根数显著增加, 其miR156/SPL的调控模式在马铃薯块茎发育和生长中起着重要的调控作用。Liu等(2024)也在甜菜中发现miR156可能通过调节SPL表达直接或间接地对甜菜根系形态发育产生积极影响。Sun等(2022)通过qRT-PCR分析miRNAs的器官特异性表达谱, 发现miR156g、miR158a-3p和novel 522在甘薯须根中高表达, 而在其他组织中表达水平较低。而miR167d和miR397a不仅在须根中高表达, 而且分别在茎和成熟贮藏根中高表达。此外, miR157d、novel 120和novel 359在5 cm的贮藏根中表达较高, 而novel 104在10 cm贮藏根的阶段表达较高, 这些miRNAs可能在甘薯贮藏根的生长发育过程中发挥多种功能。Yu (2015)通过Solexa测序鉴定萝卜肉质直根不同膨大阶段的小RNA群。在前皮层分裂期、皮层分裂期和膨

大期共鉴定出98个差异表达的miRNAs可能在主根增厚中发挥重要调控作用。其中, miR156、miR158、miR159、miR160、miR166、miR168和miR2118等miRNAs的表达水平相对较高, 表明它们在根中高度表达, 并且可能是萝卜肉质直根发育的重要调节因子。

5.4.3 DNA甲基化影响贮藏器官的膨大

DNA甲基化作为表观遗传学的重要内容之一, 在植物的转座子沉默和基因表达调控中起着重要的作用(Bartels等2018)。Zhang等(2023)在杂交萝卜中发现DNA甲基化水平与基因表达水平呈负相关, F₁杂交种相对于亲本甲基化水平增加, 杂交种对主根产量表现出很强的杂交活力。杂交系中甲基化水平的重塑导致其水平高于亲本系。DNA甲基化修饰的基因多数富集在能量代谢途径和激素信号转导途径, 尤其是生长素反应途径, 包括*RsSU-C2a*、*RsSUS1*、*RsIAA18*、*RsIAA7*和*RsARF*, 它们通过调节糖和生长素含量的积累促进主根形成层活性, 对萝卜产量的形成具有重要意义。薛晶晶等(2018)通过对淀粉含量差异较大的两个木薯种质块根发育3个关键时期的甲基化变化进行分析, 发现两份种质甲基化变化的整体趋势是一致的。形成期到膨大期主要以发生甲基化为主, 而膨大期到成熟期主要以去甲基化为主, 表明在木薯生长过程中, 基因组DNA的表观修饰具有普遍规律性。Ai等(2021)研究发现, DNA甲基化抑制剂可以通过调节光周期和GA通路中涉及的基因的表达来促进光周期敏感基因型马铃薯的块茎发育, 其中*StSP6A*和*StFDL140*及其潜在的下游靶基因*StMADS1*和*StMADS134I*在块茎发育起始时间点显著上调, 表明这些基因受DNA甲基化调节并导致块茎的早期形成。此外参与GA生物合成途径的两个关键基因*StGA20ox1* (抑制/延迟块茎形成)和*StGA2ox1* (诱导块茎形成), 在块茎形成起始时间点分别下调和上调, 表明DNA甲基化抑制剂也可能通过调节GA通路促进早期块茎形成。

6 讨论

作为仅次于谷类作物的第二大碳水化合物来源, 根茎类作物在全球粮食安全和社会经济稳定

中发挥着重要作用。根茎类作物贮藏器官的形成和发育是一个高度程序化的过程, 涉及形态、生理和生化变化, 以及大量基因、蛋白质和酶的变化。从形态学上讲, 贮藏器官的形成和膨大是细胞分裂和形成层活动的结果。从生理学上讲, 贮藏器官的形成和膨大受多种激素信号和代谢通路的调节。而在分子机理上, 由于根茎类作物基因组的复杂性, 贮藏器官形成和膨大的潜在分子机制仍不是十分清楚。随着现代生物技术的飞速发展, 研究人员利用高通量测序和组学测序技术发现了一些可能参与根茎类作物贮藏器官膨大的基因。然而, 这些功能因子之间的关系, 以及它们如何协同调控根茎类作物贮藏器官膨大过程中的信号通路等问题仍未得到解决。此外, 贮藏器官形成和发育过程中激素-激素协同作用、激素-调节基因协同作用和基因-miRNA协同作用的机制也需要进一步研究。因此, 未来的研究应侧重于探究基因功能以及基因/miRNAs与贮藏器官形成发育过程中形态、生理和生化变化之间的关系, 并为根茎类作物高效、精准的定向培育奠定分子基础。

参考文献(References)

- Ai Y, Jing S, Cheng Z, et al (2021). DNA methylation affects photoperiodic tuberization in potato (*Solanum tuberosum* L.) by mediating the expression of genes related to the photoperiod and GA pathways. *Hortic Res*, 8 (1): 181
- Aolan JY (2020). Study on the correlation between endogenous hormones and yam (*Dioscorea opposita*) tuber swelling (dissertation). Hohhot: Inner University of Mongolia Agricultura (in Chinese with English abstract) [敖兰吉亚(2020). 内源激素与山药(*Dioscorea opposita*)块茎膨大相关性的研究(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Anwar M, Birch EJ, Ding Y, et al (2022). Water-soluble non-starch polysaccharides of root and tuber crops: extraction, characteristics, properties, bioactivities, and applications. *Crit Rev Food Sci*, 62 (9): 2309–2341
- Bartels A, Han Q, Nair P, et al (2018). Dynamic DNA methylation in plant growth and development. *Int J Mol Sci*, 19 (7): 2144
- Bellin D, Schulz B, Soerensen TR, et al (2007). Transcript profiles at different growth stages and tap-root zones identify correlated developmental and metabolic pathways of sugar beet. *J Exp Bot*, 58 (3): 699–715
- Cabrera J, Conesa CM, Del Pozo JC (2022). May the dark be with roots: a perspective on how root illumination may bias *in vitro* research on plant-environment interactions. *New Phytol*, 233 (5): 1988–1997
- Cai Z, Cai Z, Huang J, et al (2022). Transcriptomic analysis of tuberous root in two sweet potato varieties reveals the important genes and regulatory pathways in tuberous root development. *BMC Genomics*, 23 (1): 473
- Chen BX, Wang XQ, Liu T, et al (2020). Effect of different light quality and photoperiods on growth development and nutritional quality of cherry radish. *Acta Bota Boreali-Occid Sin*, 40 (1): 77–86 (in Chinese with English abstract) [陈冰星, 王晓倩, 刘涛等(2020). 不同光质光周期对樱桃萝卜生长发育及营养品质的影响. *西北植物学报*, 40 (1): 77–86]
- Cheng L, Wang D, Wang Y, et al (2020). An integrative overview of physiological and proteomic changes of cytokinin induced potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber development *in vitro*. *Physiol Plantarum*, 168 (3): 675–693
- Cheng S, Liu Y, Su L, et al (2023). Physiological, anatomical and quality indexes of root tuber formation and development in chayote (*Sechium edule*). *BMC Plant Biol*, 23 (1): 413
- Chen XG, Ding YF, Tang ZH, et al (2015). Suitable nitrogen rate for storage root yield and quality of sweet potato. *J Plant Nut Fer*, 21 (4): 979–986 (in Chinese with English abstract) [陈晓光, 丁艳锋, 唐忠厚等(2015). 氮肥施用量对甘薯产量和品质性状的影响. *植物营养与肥料学报*, 21 (4): 979–986]
- Dinneny JR (2019). Developmental responses to water and salinity in root systems. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 35: 239–257
- Dong HT, Li Y, Henderson C, et al (2022). Optimum nitrogen application promotes sweetpotato storage root initiation. *Horticulturae*, 8 (8): 710
- Durbak A, Yao H, McSteen P (2012). Hormone signaling in plant development. *Curr Opin Plant Biol*, 15 (1): 92–96
- Du T, Qin Z, Zhou Y, et al (2023). Comparative transcriptome analysis reveals the effect of lignin on storage roots formation in two sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] cultivars. *Genes*, 14 (6): 1263
- Firon N, LaBonte D, Villordon A, et al (2009). Botany and physiology: storage root formation and development. In: Loebenstein G, Thottappilly G (eds). *The weepotato*. Dordrecht, the Netherlands: Springer, 13–26
- Ge MR (2023). Effects of exogenous gibberellin treatment on enlargement of Yam (*Dioscorea opposita* Thunb.) tubers (dissertation). Hohhot: Inner University of Mongolia Agricultura (in Chinese with English abstract) [葛明然(2023). 外源赤霉素对山药(*Dioscorea opposita* Thunb.)块茎膨

- 大的影响(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Gommers CMM (2020). Adapting to high light: at a different time and place? *Plant Physiol*, 182 (1): 10–11
- Guo X, Li Y, Li N, et al (2023). BvCPD promotes parenchyma cell and vascular bundle development in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) taproot. *Front Plant Sci*, 14: 1271329
- He W, Pu M, Li J, et al (2021). Potato tuber growth and yield under red and blue LEDs in plant factories. *J Plant Growth Regul*, 41: 40–51
- Jammer A, Albacete A, Schulz B, et al (2020). Early stage sugar beet taproot development is characterized by three distinct physiological phases. *Plant Direct*, 4 (7): e00221
- Jing X, Chen P, Jin X, et al (2023). Physiological, photosynthetic, and transcriptomics insights into the influence of shading on leafy sweet potato. *Genes*, 14 (12): 2112
- Kano Y, Fukuoka N (1996). Effects of auxin application on the lignification of xylem parenchymatous cells and the development of hollowness in the root of Japanese radish (*Raphanus sativus* L.). *J Hort Sci*, 71 (5): 791–799
- Kim YU, Lee BW (2019). Differential mechanisms of potato yield loss induced by high day and night temperatures during tuber initiation and bulking: photosynthesis and tuber growth. *Front Plant Sci*, 10: 300
- Lakhotia N, Joshi G, Bhardwaj AR, et al (2014). Identification and characterization of miRNAome in root, stem, leaf and tuber developmental stages of potato (*Solanum tuberosum* L.) by high-throughput sequencing. *BMC Plant Biol*, 14: 6
- Liu C (2022). Function of *StInvInh1* in potato tuber development (dissertation). Chongqing: University of Southwest (in Chinese with English abstract) [刘程(2022). 马铃薯 *StInvInh1* 调控块茎发育的功能研究(学位论文). 重庆: 西南大学]
- Liu C, Liu X, Xu W, et al (2018). Identification of miRNAs and their targets in regulating tuberous root development in radish using small RNA and degradome analyses. *3 Biotech*, 8: 311
- Liu X, Lu Z, Yao Q, et al (2024). MicroRNAs participate in morphological acclimation of sugar beet roots to nitrogen deficiency. *Int J Mol Sci*, 25 (16): 9027
- Liu XX, Wang SF, Shi QH (2008). Content changes of major nutrient components during root expansion of Chinese radish. *Shandong Agric Sci*, (9): 22–24 (in Chinese with English abstract) [刘贤嫻, 王淑芬, 史庆华(2008). 萝卜肉质根膨大过程中主要营养物质含量的变化. *山东农业科学*, (9): 22–24]
- Lombardo S, Pandino G, Mauromicale G (2020). Optimizing nitrogen fertilization to improve qualitative performances and physiological and yield responses of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Agronomy*, 10 (3): 352
- Luo H, Yang J, Liu S, et al (2024). Control of plant height and lateral root development via Stu-miR156 regulation of SPL9 transcription factor in potato. *Plants*, 13 (5): 723
- Ma J, Aloni R, Villordon A, et al (2015). Adventitious root primordia formation and development in stem nodes of ‘Georgia Jet’ sweetpotato, *Ipomoea batatas*. *Am J Bot*, 102 (7): 1040–1049
- Meng LL (2021). Potato tuber formation mechanism and its response to cultivars and nitrogen content (dissertation). Hohhot: Inner University of Mongolia Agriculture (in Chinese with English abstract) [孟丽丽(2021). 马铃薯块茎形成机制及其对品种与氮素的响应(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Mal D, Thakur V, Datta S (2018). Effect of different plant growth regulators (GA3 and NAA) on growth and yield parameters of radish (*Raphanus sativus* L.) var. Pusa Reshmi. *J Pharm Phytochem*, 7 (3): 3434–3437
- Maan C, ten Veldhuis MC, van de Wiel BJH (2023). Dynamic root growth in response to depth-varying soil moisture availability: a rhizobox study. *Hydrol Earth Syst Sc*, 27 (12): 2341–2355
- Milford GFJ (1973). The growth and development of the storage root of sugar beet. *Ann Appl Biol*, 75 (3): 427–438
- Mitsui Y, Shimomura M, Komatsu K, et al (2015). The radish genome and comprehensive gene expression profile of tuberous root formation and development. *Sci Rep*, 5 (1): 10835
- Mng’omba SA, Mwale H, Chimzinga B, et al (2017). In vitro potato (*Solanum tuberosum* L.) growth under different orientation and light/dark exposure conditions. *Afr J Biotechnol*, 16 (34): 1784–1790
- Obidiegwu JE, Bryan GJ, Jones HG, et al (2015). Coping with drought: stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Front Plant Sci*, 6: 542
- Oh C, Park JE, Son YJ, et al (2022). Light spectrum effects on the ions, and primary and secondary metabolites of red beets (*Beta vulgaris* L.). *Agronomy*, 12 (7): 1699
- Oh SY, Moon KH, Shin M, et al (2022). Growth and productivity of radish (*Raphanus sativus* var. *hortensis*) under different day/night temperatures. *Hortic Sci Technol*, 40 (2): 168–178
- Otvos K, Marconi M, Vega A, et al (2021). Modulation of plant root growth by nitrogen source-defined regulation of polar auxin transport. *EMBO J*, 40 (3): e106862
- Pacifici E, Polverari L, Sabatini S (2015). Plant hormone cross-talk: the pivot of root growth. *J Exp Bot*, 66 (4): 1113–1121
- Radin JW, Loomis RS (1971). Changes in the cytokinins of radish roots during maturation. *Physiol Plantarum*, 25 (2): 240–244

- Naskar S, Makesh Kumar T, Babu B, et al (2009). Molecular physiology of storage root formation and development in sweet potato. *J Root Crops*, 35 (1): 1–27
- Rogers LA, Campbell MM (2004). The genetic control of lignin deposition during plant growth and development. *New Phytol*, 164 (1): 17–30
- Shirani-Bidabadi M, Nazarian-Firouzabadi F, Sorkheh K, et al (2024). Transcriptomic analysis of potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber development reveals new insights into starch biosynthesis. *PLOS One* 19 (4): e0297334
- Sun L, Yang Y, Pan H, et al (2022). Molecular characterization and target prediction of candidate miRNAs related to abiotic stress responses and/or storage root development in sweet potato. *Genes*, 13 (1): 110
- Tanaka M (2016). Recent progress in molecular studies on storage root formation in sweetpotato (*Ipomoea batatas*). *Jap Agr Res Quart*, 50 (4): 293–299 (in Japanese with English abstract) [田中勝(2016). サツマイモ貯蔵根形成の分子生物学的研究の進展(*Ipomoea batatas*). 季刊日本農業研究, 50 (4): 293–299]
- Vulavala VKR, Fogelman E, Rozental L, et al (2017). Identification of genes related to skin development in potato. *Plant Mol Biol*, 94: 481–494
- Villordon AQ, Ginzberg I, Firon N (2014). Root architecture and root and tuber crop productivity. *Trends Plant Sci*, 19 (7): 419–425
- Wang GL, Huang Y, Zhang XY, et al (2016). Transcriptome-based identification of genes revealed differential expression profiles and lignin accumulation during root development in cultivated and wild carrots. *Plant Cell Rep*, 35: 1743–1755
- Wang W (2017). Study on the physiological and mRNA differential display and DNA methylation during fleshy tap root development in radish (*Raphanus sativus* L.) (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [王玮(2007). 萝卜肉质直根形成膨大的生理生化、基因差异表达与甲基化变化研究(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Wang Y, Wang Q, Wu X, et al (2024). A NAC transcription factor RsSND1 regulating secondary cell wall deposition involves in fleshy taproot formation in radish (*Raphanus sativus* L.). *J Plant Growth Regul*, 43 (6): 1844–1857
- Wijewardana C, Reddy KR, Shankle MW, et al (2018). Low and high-temperature effects on sweetpotato storage root initiation and early transplant establishment. *Sci Hortic*, 240: 38–48
- Xiao X, Hu Y, Zhang M, et al (2023). Transcriptome profiling reveals the genes involved in tuberous root expansion in Pueraria (*Pueraria montana* var. *thomsonii*). *BMC Plant Biol*, 23 (1): 338
- Xu X, Vreugdenhil D, Lammeren AAM (1998). Cell division and cell enlargement during potato tuber formation. *J Exp Bot*, 49 (320): 573–582
- Xue G, Wu W, Fan Y, et al (2024a). Genome-wide identification, evolution, and role of SPL gene family in beet (*Beta vulgaris* L.) under cold stress. *BMC Genomics*, 25 (1): 101
- Xue L, Wang Y, Fan Y, et al (2024b). IbNF-YA1 is a key factor in the storage root development of sweet potato. *Plant J*, 118 (6): 1991–2002
- Xue JJ, Chen SB (2018). Variation analysis of DNA methylation in different development stages of cassava. *Biotechnol Bull*, 34 (5): 117–123 (in Chinese with English abstract) [薛晶晶, 陈松笔(2018). 木薯不同发育期块根基因组DNA甲基化变化分析. 生物技术通报, 34 (5): 117–123]
- Yahaya SM, Mahmud AA, Abdullahi M, et al (2023). Recent advances in the chemistry of nitrogen, phosphorus and potassium as fertilizers in soil: A review. *Pedosphere*, 33 (3): 385–406
- Yang Y, Zhu J, Sun L, et al (2023). Progress on physiological and molecular mechanisms of storage root formation and development in sweetpotato. *Sci Hortic*, 308: 111588
- Ye CX (2017). Study on the characters of swollen root and the physiological effects of chemical regulators of *Callerya speciosa* (dissertation). Nanning: University of Guangxi (in Chinese with English abstract) [叶春秀(2017). 牛大力膨大根特征及其化学调控的生理学机制(学位论文). 南宁: 广西大学]
- Zhang HY, Xie BT, Duan WX, et al (2018). Effects of drought stress at different growth stages on photosynthetic efficiency and water consumption characteristics in sweet potato. *J Appl Ecol*, 29 (6): 1943–1950 (in Chinese with English abstract) [张海燕, 解备涛, 段文学等(2018). 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, 29 (6): 1943–1950]
- Zhang H, Zhu L, Zhang C, et al (2015). Effect of water stress on dry mass accumulation and allocation in sweet potato based on stable isotope analysis. *Can J Plant Sci*, 95 (2): 263–271
- Zhang P, Yang X, Manevski K, et al (2022). Physiological and growth responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) to air temperature and relative humidity under soil water deficits. *Plants*, 11 (9): 1126
- Zhang X, Xu L, Wang Y, et al (2023). Integration of transcriptome and DNA methylome analysis reveals the molecular mechanism of taproot yield heterosis in radish (*Raphanus sativus* L.). *Hortic Plant J*, doi.org/10.1016/j.hpj.2023.11.002
- Zhang YF (2018). Transcriptomic profiling of taproot devel-

- opment in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) and the functional analysis of *BvDof* (dissertation). Hohhot: Inner University of Mongolia Agricultura (in Chinese with English abstract) [张永丰(2018). 甜菜(*Beta vulgaris* L.)块根发育的转录组学分析及*BvDof*基因的克隆与功能研究(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Zhao LM (2023). Analysis of the regulatory mechanism of starch-sucrose metabolism on yam (*Dioscorea opposita* Thunb.) tuber development (dissertation). Hohhot: Inner University of Mongolia Agricultura (in Chinese with English abstract) [赵令敏(2023). 淀粉-蔗糖代谢对山药(*Dioscorea opposita* Thunb.)块茎膨大调控机制的研究(学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Zhou Y, Luo S, Hameed S, et al (2020). Integrated mRNA and miRNA transcriptome analysis reveals a regulatory network for tuber expansion in Chinese yam (*Dioscorea opposita*). BMC Genomics, 21: 117
- Zierer W, Rüschler D, Sonnewald U, et al (2021). Tuber and tuberous root development. Ann Rev Plant Biol, 72: 551–580