DOI: 10.3724/SP.J.1006.2021.04112

铵态氮素促进甘薯块根形成的解剖特征及其 *IbEXP1* 基因的表达

王翠娟^{1,**} 柴沙沙^{2,**} 史春余^{3,*} 朱红⁴ 谭中鹏³ 季杰³
任国博⁵

¹ 山东省烟台市农业科学研究院, 山东烟台 265500; ² 湖北省农业科学院粮食作物研究所 / 湖北省甘薯工程技术研究中心 / 粮食作物物种质创新与遗传改良湖北省重点实验室, 湖北武汉 430064; ³ 山东农业大学农学院 / 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; ⁴ 山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018; ⁵ 鲁西化工有限公司, 山东聊城 252000

摘要: 探讨铵态氮素对甘薯块根形成的调控效应及其作用机制, 本研究利用单株结薯数差异显著的甘薯品种商薯 19 (S19) 和济徐 23 (J23) 为材料, 于 2014—2015 年进行大田试验和盆栽辅助试验, 设置 60 kg hm⁻² 低氮(L_{N60}) 和 180 kg hm⁻² 高氮(H_{N180}) 2 个氮素水平, 酰胺态(X_N) 和铵态(A_N) 2 种氮素形态, 进行甘薯幼根向块根分化关键时期的发育解剖观察和 *IbEXP1* 基因的表达分析。结果表明, 单株有效结薯数较高的商薯 19 块根产量显著高于济徐 23, 生长前期甘薯块根的分化建成相较于块根的膨大生长更利于最终块根产量的形成。同时, 2 个甘薯品种 60 kg hm⁻² 铵态氮素处理在茎叶封垄期建成更多根径介于 0.5~5.0 cm 的薯块, 显著提高了收获期的单株有效薯块数目, 块根产量最高。其中, 60 kg hm⁻² 铵态氮素处理 2 个品种甘薯幼根在前形成层时期原生木质部束的导管数目及中柱薄壁组织木质化薄壁细胞数目最多; 初生形成层发育时期 *IbEXP1* 基因高水平表达, 幼根直径、中柱直径大, 原生、次生木质部束数目多; 次生形成层活动初期 *IbEXP1* 基因的相对表达和中柱薄壁细胞的木质化程度介于不施氮和高氮素处理之间, 但幼根直径、中柱直径和中柱占横截面比均显著最高, 在块根分化建成中建立了中柱薄壁细胞木质化活动和分裂活动的平衡。

关键词: 甘薯; 铵态氮素; 块根分化建成; 解剖观察; *IbEXP1* 基因

Anatomy characteristics and *IbEXP1* gene expression of tuberization under ammonia nitrogen treatment in sweet potato

WANG Cui-Juan^{1,**}, CHAI Sha-Sha^{2,**}, SHI Chun-Yu^{3,*}, ZHU Hong⁴, TAN Zhong-Peng³, JI Jie³, and REN Guo-Bo⁵

¹ Institute of Sweet Potato, Yantai Academy of Agricultural Sciences, Yantai 265500, Shandong, China; ² Institute of Food Crops, Hubei Academy of Agricultural Sciences / Hubei Engineering and Technology Research Center of Sweetpotato / Hubei Key Laboratory of Food Crop Germplasms and Genetic Improvement, Wuhan 430064, Hubei, China; ³ Resources of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University / State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, Shandong, China; ⁴ Crop Protection Institute, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; ⁵ Luxi Chemical Group Co. Ltd., Liaocheng 252000, Shandong, China

Abstract: This study chose Shangshu 19 (S19) and Jixu 23 (J23) categorized by valid tuber root number per plant as analyzing varieties and arranged treatment combinations consisted of two nitrogen forms ammonium nitrogen (A_N) and amide nitrogen (X_N) integrated with two nitrogen rates 60 kg hm⁻² (L_{N60}) and 180 kg hm⁻² (H_{N180}), using field and pot trial assays, plus a check treatment received no nitrogen supply in order to make research on the anatomical observation on sweet potato tuber root differentiation and expression characteristics of *IbEXP1* gene associated with tuber root formation in ammonia nitrogen in 2014 and 2015. Our results showed that the storage root yield of Shangshu 19 associated with more valid tuber root number per plant was signifi-

本研究由山东省薯类产业创新团队首席专家项目(SDAIT-16-01)资助。

This study was supported by the Shandong Agriculture Innovation Team (SDAIT-16-01).

* 通信作者(Corresponding author): 史春余, E-mail: scyu@sdau.edu.cn

** 同等贡献(Contributed equally to this work)

第一作者联系方式: 王翠娟, E-mail: cuijuanwangwang@126.com; 柴沙沙, E-mail: chaishasha2008@126.com

Received (收稿日期): 2020-05-21; Accepted (接受日期): 2020-08-19; Published online (网络出版日期): 2020-09-08.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20200904.1658.003.html>

cantly higher than Jixu 23 at harvest stage, which was significant difference compared with each other. In addition, nitrogen levels and nitrogen forms had significant interaction effects. The 60 kg hm⁻² ammonium nitrogen treatment in two sweet potato genotypes achieved the highest final storage root yield in field experiment and showed higher valid tuber root number per plant, which attributed to the younger tubers whose root diameter between 0.5 cm and 5.0 cm during the canopy closure period. It had been observed that 60 kg hm⁻² ammonium nitrogen treatment possessed the most vessels in the primary xylem bundle and the lignified parenchyma cells of the stele tissues in the pre-cambial period, followed with possessing high level expression of *IbEXPI* gene, the biggest root diameter and stele diameter and the most number of primary and secondary xylem bundles in the course of primary cambium growth. As the vascular cambium was initiated, relative expression of *IbEXPI* gene at 60 kg hm⁻² ammonium nitrogen treatment and the degree of parenchyma cells lignification were intermediate between no nitrogen application and high nitrogen treatments, however, the diameter of root and stele and the ratio of them were highest, which achieved the perfect harmony in lignification and division of parenchyma cells in tuberization.

Keywords: sweet potato; ammonium nitrogen; tuberization; anatomical observation; *IbEXPI* gene

适宜块根库器官的建成对于最终甘薯块根的高产优质具有重要的意义^[1]。已有研究表明,甘薯生长前期是块根分化建成的关键时期,其茎叶封垄时形成的单株薯块数目性状的表现与最终块根产量的形成密切相关^[2-4],而块根的分化建成因品种特性、栽培环境的不同,单株有效薯块数目会有显著的差异。在甘薯生长前期,根系统的构建和组成中不定根向块根的变态分化,是一系列基因分子表达和生理生化代谢协同作用的结果^[2]。因此,探索甘薯块根形成的调控措施,研究块根分化建成解剖特征、分子或生理生化差异机制,对甘薯高产优质具有重要的实践价值和理论意义。

现有研究表明,氮素作为甘薯前期生长的主要营养因素,对块根的形成具有重要的调控作用^[5-7]。氮素亏缺甘薯根系细而少^[8],氮素过量会抑制不定根形成层活动,使中柱细胞过度木质化^[9-11],均不利于甘薯块根的形成^[12-13]。在甘薯对不同形态氮素吸收与利用的研究中发现,铵态氮素的施用于甘薯生长前期根系的生长,促进单株有效薯块数目和最终块根产量的形成^[14]。同时,其他作物的研究表明,铵态氮素会改变根系解剖结构发育^[15],促进根系侧根分枝的形成^[16],加快根生长发育进程^[17]。而目前关于铵态氮素对甘薯块根形成的影响尚缺乏系统全面的研究。基于以上认识,本研究利用单株结薯数差异显著的 2 个甘薯品种商薯 19 和济徐 23 为材料,设置 60 kg hm⁻² 低氮和 180 kg hm⁻² 高氮 2 个氮素水平,酰胺态和铵态 2 种氮素形态,进行甘薯封垄期、收获期块根产量及产量构成因素的调查验证,采用盆栽试验辅助了解其块根分化建成在显微细胞水平的发生过程,并对影响甘薯块根分化发育的 *IbEXPI* 基因在关键发育时期的表达进行分析,从解剖和分子水平深入认识铵态氮素处理促甘薯块根形成的机制,旨在为大田生产中通过适量铵态氮肥促块根形成提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2014—2015 年在山东农业大学农学实验站(山东泰安)进行。供试品种为单株结薯数差异显著的淀粉型甘薯品种商薯 19 (S19)和济徐 23 (J23),其中,商薯 19 薯块多而匀,结薯数一般是 5~6 个,而济徐 23 大中薯率较高,结薯数一般是 3~4 个。供试土壤质地为沙壤土。2014 年 0~20 cm 土层土壤含有机质 1.44%、碱解氮 67.65 mg kg⁻¹、速效磷 16.00 mg kg⁻¹ 和速效钾 77.80 mg kg⁻¹; 2015 年 0~20 cm 土层土壤含有机质含量为 1.69%、碱解氮含量为 73.67 mg kg⁻¹、速效磷含量为 18.83 mg kg⁻¹、速效钾含量为 76.56 mg kg⁻¹。

本试验包括大田试验和盆栽辅助试验两部分。大田试验采用三因素裂区设计,品种为主区,以甘薯品种 S19 和 J23 为供试材料;氮素水平为裂区,设纯氮 60 kg hm⁻² 低氮(LN60)和 180 kg hm⁻² 高氮(HN180) 2 个水平;氮素形态为裂区,设铵态氮素硫酸铵(AN)和酰胺态氮素尿素(XN) 2 个水平,以不施氮(N0)为对照。共 10 个处理,基施且均配以 24 g m⁻² 的钾肥(K₂O),其中所有酰胺态氮素处理基施以相同氮素水平下铵态氮素处理同等水平的纯硫(升华硫),进行土壤施用硫素的平衡。

其中,大田试验分别于 2014 年 5 月 15 日栽植、10 月 22 日收获和 2015 年 5 月 12 日栽植、10 月 24 日收获。小区面积 16 m²,行距 0.8 m,株距 0.25 m,栽植密度为 5 株 m⁻²,基施钾肥(K₂O) 24 g m⁻²,以甘薯品种作为处理水平,4 次重复,随机排列;盆栽试验于 2015 年进行,栽植时间与 2015 年大田试验一致,选用高 0.25 m,上下内径分别是 0.23 m 和 0.20 m 的硬塑料盆,取大田耕层土壤,每盆装土 10 kg,栽植秧苗 1 株,每个处理各栽 20 盆,其余处理与大田试验一致。

1.2 取样方法

大田试验中设置专门取样区, 分别于茎叶封垄期(大约秧苗栽后 45 d)和收获期(大约秧苗栽后 165 d)取样。其中, 茎叶封垄期从每个处理选择长势一致的代表性植株 5 株, 将所有根径 0.5 cm 的根系挖出, 计算单株形成的薯块数和平均单薯鲜重, 并参照 Tanaka 等^[18]和 Noh 等^[19]的标准, 按照根径范围进行形成薯块组成的分类, 其中介于 0.5~1.0 cm 的幼根列为幼龄薯块(young storage root, YSR), 根径介于 1.0~5.0 cm 并形成局部膨大的块根列为发育薯块(developing storage root, DSR), 根径大于 5.0 cm 的块根列为成熟薯块(mature storage root, MSR); 而收获期将每个试验小区根径大于 1 cm 并形成局部膨大的薯块纳入计数和称取鲜重的范围, 调查小区的株数、有效薯块数目和薯块鲜重产量, 并计算单株有效薯块数和平均单薯鲜重。

2015 年盆栽试验为研究甘薯块根分化建成的辅助试验。以甘薯块根形成过程中内部形成层的活动为依据, 在幼根向块根分化前的前形成层期、分化的初生形成层活动时期和建成的次生形成层活动时期这 3 个主要变化的关键节点取样, 大约为秧苗栽后 7、14 和 21 d, 进行块根分化过程的解剖学观察; 同时对块根分化关键时间点(初生形成层活动期)和建成关键时间点(次生形成层活动初期)的取样发育根进行 *IbEXPI* 基因表达的检测试验。其中, 在根系解剖学观察试验的根系取样中, 须将整株根系挖出、冲根, 每株选取着生的最粗不定根 3 条(最具分化潜力的不定根), 距其着生端 5~10 cm 处截取最粗部位 1 cm 左右长度, 先于 FAA 固定液(其中的酒精浓度为 50%)中进行杀死固定, 固定 6~8 h 之后, 60% 乙醇过渡 0.5 h, 最后浸泡于 70% 酒精, 4℃ 冰箱保存; 而基因表达试验的根取样, 将最粗 3 条不定根膨大部位及其以上部切段(切段长度 $\approx$ 1 cm), 然后切片并各自混匀, 液氮速冻, -80℃ 保存。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 根系解剖学观察 采用石蜡切片法, 参照叶宝兴等^[20]方法, 并分别利用番红-固绿、间苯三酚和高碘酸席夫试剂染色。番红-固绿染色切片用以观察初生形成层的发育和薄壁组织细胞的活动; 根据间苯三酚切片颜色反应的深浅, 观察幼根内中柱细胞和导管的木质化程度; 高碘酸希夫染色切片, 观察淀粉粒分布。用 OLYMPUS BX51 型光学显微镜观察根系结构并拍照, 采用 IMAGE-Pro PLUS v 6.0

图片处理软件和人工计数测量量化指标。

1.3.2 实时荧光定量(Real-time quantitative PCR)基因检测 参照刘德高^[21]方法, 采用异硫氰酸胍提取液结合 10% (w/v) KOAc 和 1% (w/v) CTAB 沉淀多糖的方法提取甘薯根组织总 RNA^[22], 用 First Strand cDNA Synthesis Kit (Thermo Scientific, Germany)合成 cDNA 第 1 链。通过 NCBI 网(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed>)得到 *IbEXPI* 基因序列, 利用 Primer Premier 5 设计基因 3'和 5'端特异性引物(*IbEXPI*-F: 5'-CGGAATTCATCAAACACCI-3' 和 *IbEXPI*-R: 5'-TGTCTCCACACTCAGC-3'), 引物和相关基因的实时荧光定量检测委托华大基因公司完成。

实时荧光定量 PCR 检测的荧光染料为 SYBR Green (厦门致善生物科技有限公司), PCR 热循环仪是 Bio-Rad CFX 384, 所用操作软件为 Bio-Rad CFX Manager, 使用两步法进行 PCR 扩增, 程序设置为 95℃ 10 min; 95℃ 15 s, 60℃ 1 min, 35~40 个循环。使用融解曲线分析检测扩增产物的特异性, 反应程序为 95℃ 15 s, 60℃ 1 min, 95℃ 15 s, 60℃ 15 s。以甘薯肌动蛋白基因 β -Actin 作为内参基因(GenBank 登录号为 AY905538), 对不同样品的基因表达量进行均一化评估^[22]。每个反应设 3 次重复, 采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 分析法测定基因的相对表达水平。

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2013 软件计算数据, SigmaPlot 10.0 软件制图, SAS 9.2 软件分析数据, 三因素随机区组法分析收获期块根产量的方差、三因素完全随机法分析其他项目方差, 利用 Duncan's 新复极差法检验进行处理间的差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 收获期块根产量及产量性状

2014 年和 2015 年大田收获的块根产量及产量性状具有相似的处理效应, 因此将 2 年的数据平均进行结果分析。由表 1 可以看出, 在相同的处理条件下, 甘薯品种商薯 19 (S19)的单株有效薯块数目和块根产量均高于甘薯品种济徐 23 (J23), 其中对照处理(N0)条件下的增幅分别为 62.83%和 12.54%。同时, 2 个甘薯品种均表现为低水平铵态氮素处理(AN60)的单株有效薯块数目和块根产量最高, 且差异显著。高水平铵态氮素处理和酰胺态氮素处理不利于 2 个甘薯品种单株有效薯块数目的形成, 降低收获期块根产量。

由表 2 可以看出, 高低 2 个氮素水平和 2 种氮素形态对最终收获的块根产量和单株有效薯块数目均有显著影响, 且氮素水平和氮素形态 2 种处理间的交互效应显著。

表 1 块根产量及产量性状(大田, 2014–2015)
Table 1 Fresh yield of storage root and yield traits in field trials at harvest time (in the field, from 2014 to 2015)

品种 Variety	处理 Treatment	块根产量 FYSR (kg hm ⁻²)	单株有效薯块数 VSRNP (plant ⁻¹)	平均单薯鲜重 AFWP (g)
商薯 19 S19	N0	40,461.31 b	4.82 b	168.29 d
	AN60	43,567.71 a	5.24 a	166.62 d
	XN60	39,218.75 c	3.82 c	205.46 b
	AN180	37,667.41 d	3.89 c	194.89 c
	XN180	35,982.15 e	3.20 d	227.45 a
济徐 23 J23	N0	35,953.13 b	2.96 b	247.16 c
	AN60	38,127.61 a	3.95 a	198.25 e
	XN60	33,306.37 c	2.62 c	262.35 b
	AN180	33,391.93 c	3.20 b	209.66 d
	XN180	32,578.13 d	2.38 d	272.92 a

S19: 商薯 19; J23: 济徐 23; N0: 不施用氮素处理; AN60: 60 kg hm⁻²的低水平铵态氮素; XN60: 60 kg hm⁻²的低水平酰胺态氮素; AN180: 180 kg hm⁻²的高水平铵态氮素; XN180: 180 kg hm⁻²的高水平酰胺态氮素; 同一列中不同小写字母表示数值在 0.05 的水平上差异显著。
S19: Shangshu 19; J23: Jixu 23; N0: no nitrogen; AN60: low ammonium nitrogen rates of 60 kg hm⁻²; XN60: low amide nitrogen rates of 60 kg hm⁻²; AN180: high ammonium nitrogen rates of 60 kg hm⁻²; XN180: high amide nitrogen rates of 60 kg hm⁻²; FYSR: fresh yield of storage root; VSRNP: valid storage root number per plant; AFWP: average fresh weight per tube. Values in each column followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level.

表 2 氮素形态和氮素用量对收获期块根产量与单株有效薯块数目性状影响的方差分析(*F* 值, 2014–2015)
Table 2 Partial correlated coefficients among yield traits in field trials at harvest time (*F*-value, 2014–2015)

变异来源 Source of variation	块根产量 Yield (kg hm ⁻²)	单株有效薯块数 Valid storage root number per plant
V	34.56*	230.33**
A	30.69**	24.65**
F	16.48**	66.99**
A×F	5.79**	19.91**

V、F、A 分别表示甘薯品种、氮素形态和氮素用量。*表示在 0.05 的水平上相关显著,**表示在 0.01 的水平上相关显著。
V: variety; F: nitrogen forms; A: nitrogen amount. *: significant difference at $P \leq 0.05$; **: significant difference at $P < 0.01$.

2.2 茎叶封垄期的结薯特性

将 2014 年和 2015 年封垄期调查数据平均化进行结果分析发现, 氮素水平和氮素形态对 2 个甘薯品种封垄期形成的薯块数目均有显著影响(表 3)。在相同的处理条件下, 商薯 19 形成的单株薯块数目高于济徐 23, 而其单株薯块鲜重重要低于济徐 23。其中对照(N0)处理条件下的结薯数较高的商薯 19 形成的单株薯块数目显著高于甘薯品种 J23, 其根径介于 0.5~1.0 cm 的幼龄薯块(YSR)和 1.0~5.0 cm 的发育薯块(DSR)均高于甘薯品种 J23, 而济徐 23 形成了更多

根径大于 5 cm 的成熟薯块(MSR)。同时, 相较于不施氮对照, 低水平铵态氮素处理(AN60)形成的薯块数目最高, 其余氮素处理显著降低或相似。其中商薯 19 氮素形态效应更加显著, 铵态氮素处理形成的单株薯块数目均高于酰胺态氮素, 2 个甘薯品种的低水平氮素处理的单株薯块数目均高于高水平氮素处理。其中, 在低水平铵态氮素处理(AN60)的单株薯块组成中, 根径介于 0.5~1.0 cm 和 1.0~5.0 cm 的薯块数目均最高, 且差异显著。说明该处理单株薯块数目的优势是因为其提高了根径介于 0.5~5.0 cm 薯块的形成。

表 3 封垄期单株薯块鲜重、单株薯块数目及其组成(2014–2015)
Table 3 Valid storage roots number, valid storage root fresh weight per plant and its compositional features during the canopy closure period in pot trials from 2014 to 2015

品种 Variety	处理 Treatment	薯块鲜重 VSRFWP (g plant ⁻¹)	薯块数 VSRNP (per plant)	YSR (cm)	DSR (cm)	MSR (cm)
				0.5 ≤ Φ < 1.0	1.0 ≤ Φ < 5.0	Φ ≥ 5.0
商薯 19 S19	N0	79.15 b	6.19 b	2.00 cd	2.67 b	1.50 a
	AN60	85.97 a	7.17 a	3.00 a	4.00 a	0.34 d
	XN60	78.34 b	4.50 c	2.17 c	1.67 c	0.67 b
	AN180	77.44 b	4.84 c	2.67 b	1.67 c	0.50 c
	XN180	65.01 c	3.34 d	1.67 d	1.05 d	0.67 b
济徐 23 J23	N0	87.41 b	4.00 b	0.67	1.00 c	2.34 a
	AN60	96.71 a	5.25 a	1.50 a	2.50 a	1.25 c
	XN60	87.79 b	3.17 c	0.84	1.17 bc	1.67 b
	AN180	70.59 c	3.00 cd	0.50	1.33 b	1.17 c
	XN180	70.30 c	2.67 d	0.75	1.34 b	0.67 d

Φ 为不定根局部膨大处最大直径。同一列中不同小写字母表示数值在 0.05 的水平上差异显著。处理同表 1。
Φ: local maximum diameter of the adventitious root enlargement. VSRFWP: valid storage root fresh weight per plant; VSRNP: valid storage root number per plant; YSR: young storage root; MSR: mature storage root. Values in each column followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as those given in Table 1.

2.3 块根形成过程幼根的解剖学观察

2.3.1 前形成层期(秧苗栽后 7 d)幼根内部结构

图 1 和图 2 为前形成层期 2 个甘薯品种各处理最粗 3 条幼根相同切片的番红-固绿、间苯三酚和高碘酸席夫染色横截面, 分别用以观察初生形成层的发育和薄壁组织细胞的活动, 中柱细胞、导管的木质化程度, 淀粉粒分布等。此时期各处理幼根解剖

结构与一般双子叶植物幼根相似, 结合其部分量化指标(表 4)可以看出, 低水平氮素处理不同程度的提高了 2 个甘薯品种幼根直径、中柱直径和中柱占根横截面比例。其中, 低水平铵态氮素处理(AN60)幼根原生木质部束的导管数目及中柱薄壁组织木质化薄壁细胞数目显著高于不施氮对照(N0)和其余氮素处理。

(图 1)

图 1 秧苗栽后 7 d 甘薯 S19 不定根切片番红-固绿染色、间苯三酚染色和高碘酸希夫染色的横切面图(2015)

Fig. 1 Histological observation of conventional paraffin sections of adventitious root on the seventh day after planting stained by safranin and fast green, phloroglucinol and periodic acid-Schiff in 2015

SF: 番红-固绿染色; Ph: 间苯三酚染色; PAS: 高碘酸希夫染色; Px: 原生木质部; PPh: 初生韧皮部。

SF: safranin and fast green; Ph: phloroglucinol; PAS: periodic acid-Schiff; Px: primary xylem; PPh: primary phloem.

(图 2)

图 2 秧苗栽后 7 d 甘薯 J23 不定根切片番红-固绿染色、间苯三酚染色和高碘酸希夫染色的横切面图(2015)
Fig. 2 Histological observation of conventional paraffin sections of adventitious root on the seventh day after planting stained by safranin and fast green, phloroglucinol and periodic acid-Schiff in 2015
缩写同图 1。Abbreviations are the same as those given in Fig. 1.

表 4 秧苗栽后 7 d 幼根根内部结构部分量化指标(2015)
Table 4 Quantitative indices of young root internal structure in different treatments on the seventh day after planting in 2015

品种 Variety	处理 Treatment	根直径 RD (mm)	中柱直径 SD (mm)	原生木质部 数目 PSN	原生木质部 导管数目 PXCN	木质化薄壁 细胞数目 LPCN	中柱占 横截面比例 RSCS (%)
商薯 19 S19	N0	0.92 a	0.34 a	5.00 a	27.00 b	3.00 c	11.95 b
	AN60	1.00 a	0.38 a	5.33 a	83.00 a	37.00 a	14.62 a
	XN60	0.91 a	0.33 a	5.00 a	70.00 a	23.00 b	13.37 a
	AN180	0.77 b	0.29 b	5.00 a	38.00 b	18.00 b	14.61 a
	XN180	0.79 b	0.27 b	5.00 a	37.00 b	15.00 b	13.47 a
济徐 23 J23	N0	0.94 a	0.31 b	6.00 a	41.00 b	3.00 c	11.11 c
	AN60	1.09 a	0.42 a	6.00 a	70.00 a	28.00 a	15.01 a
	XN60	0.98 a	0.37 b	6.33 a	62.00 a	24.00 a	14.44 a
	AN180	0.95 a	0.35 b	6.00 a	42.00 b	9.00 c	13.77 ab
	XN180	0.93 a	0.35 b	6.00 a	32.00 c	18.00 b	14.36 a

同一列中不同小写字母表示数值在 0.05 的水平差异显著。处理同表 1。
RD: root diameter; SD: stele diameter; PSN: protoxylem strand number; PXCN: primary xylem catheter number; LPCN: lignified parenchyma cell number; RSCS: ratio of stele to cross-section. Values in each column followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as those given in Table 1.

2.3.2 初生形成层活动期(秧苗栽后 14 d)幼根内部结构 与前形成层期相比,图 3 和图 4 中各处理幼根的初生形成层开始向外扩展,原生木质部导管因形成层薄壁组织的活动开始分离,与形成层分裂分化的薄壁细胞构成次生木质部。结合其内部初生结构

的部分量化指标(表 5)发现,低水平铵态氮素处理(AN60) 2 个甘薯品种的幼根直径、中柱直径和中柱占根横截面比例不同程度的高于不施氮对照(N0)和其余氮素处理。通过间苯三酚和番红固绿 2 种不同染色切片对比观察,与不施氮对照(N0)相比较,氮素处理

图 3 秧苗栽后 14 d 甘薯 S19 幼根切片番红-固绿染色、间苯三酚染色和高碘酸希夫染色的横切面图(2015)

Fig. 3 Histological observation of conventional paraffin sections of adventitious root on the 14th day after planting stained by safranin and fast green, phloroglucinol and periodic acid-Schiff in 2015

Sx: 次生木质部; LPCS: 中柱木质化薄壁细胞; Vc: 维管形成层。

Sx: secondary xylem; LPCS: lignified parenchyma cell in stele; Vc: vascular cambium.

图 4 秧苗栽后 14 d 甘薯 J23 幼根切片番红-固绿染色、间苯三酚染色和高碘酸希夫染色的横切面图(2015)

Fig. 4 Histological observation of conventional paraffin sections of adventitious root on the 14th day after planting stained by safranin and fast green, phloroglucinol and periodic acid-Schiff in 2015

缩写同图 3。Abbreviations are the same as those given in Fig. 3.

不同程度的提高了 2 个甘薯品种的次生木质部束数目和薄壁组织木质化的薄壁细胞数目, 且木质化薄壁细胞数目的氮素水平效应显著, 高水平氮素处理显著的高于低水平氮素处理。其中, 低水平铵态氮素处理(AN60)的次生木质部束最多, 而木质部间薄壁组

织的木质化薄壁细胞数目介于不施氮对照(N0)和其余氮素处理间。说明该处理幼根的初生形成层活动力强, 中柱薄壁细胞木质化适度。此外, 高碘酸希夫染色切片图中该时期各处理均开始有少量淀粉粒产生于初生形成层外侧的薄壁细胞中, 但未见处理间差异。

表 5 秧苗栽植后 14 d 幼根根内部结构部分量化指标

Table 5 Quantitative indices of young root internal structure in different treatments on the 14th day after planting

品种 Variety	处理 Treatment	根直径 RD (mm)	中柱直径 SD (mm)	原生木质部束数目 PSN	次生木质部束数目 SXN	木质化薄壁细胞数目 LPCN	中柱占横截面比例 RSCS (%)
商薯 19 S19	N0	1.22 a	0.88 b	5.00 b	8.00 c	29.00 d	40.96 b
	AN60	1.24 a	0.96 a	6.33 a	14.00 a	71.00 c	47.61 a
	XN60	1.10 b	0.69 c	6.00 a	10.00 b	68.00 c	47.61 a
	AN180	1.14 b	0.74 c	5.00 b	10.00 b	83.00 b	42.19 b
	XN180	1.17 b	0.70 c	5.00 b	6.00 c	126.00 a	40.96 b
济徐 23 J23	N0	1.42 ab	0.85 a	7.00 a	9.00 b	19.00 d	33.64 a
	AN60	1.53 a	0.85 a	8.00 a	13.00 a	61.00 c	27.04 a
	XN60	1.30 b	0.69 b	7.00 a	11.00 ab	59.00 c	28.09 a
	AN180	1.48 a	0.85 a	6.00 b	11.00 ab	110.00 a	33.64 a
	XN180	1.21 c	0.54 c	6.33 b	10.00 b	91.00 b	20.25 b

同一列中不同小写字母表示数值在 0.05 的水平上差异显著。处理同表 1; 缩写同表 4。
Values in each column followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level. SXN: secondary xylem number. Treatments and abbreviations are the same as those given in Table 1 and Table 4, respectively.

2.3.3 次生形成层活动初期(秧苗栽后 21 d)分化根的内部结构 图 5 和图 6 为秧苗栽后 21 d 时 2 个甘薯品种各处理最粗根膨大部位的 3 种染色切片的横截面图, 相较于初生形成层活动时期, 各处理幼根进一步发育, 初生形成层分裂的薄壁细胞数目越

来越多, 中柱扩大。同时, 其中的原生木质部、后生木质部和次生木质部, 因薄壁组织细胞的活动而星散在中柱的薄壁组织间, 与以木质部的导管群或单个导管为中心的周围薄壁组织形成次生维管束, 开始次生形成层的活动。结合表 6 发现, 在次生形

(图 5)

图5 秧苗栽后 21 d 甘薯 S19 分化根切片番红-固绿染色、间苯三酚染色和高碘酸希夫染色横切面图(2015)

Fig. 5 Histological observation of conventional paraffin sections of adventitious root on the 21th day after planting stained by safranin and fast green, phloroglucinol and periodic acid-Schiff in 2015

A: 淀粉体; Msv: 导管周围分裂组织。A: amyloplast; Msv: meristem.

成层活动初期(秧苗栽后 21 d), 低水平铵态氮素处理(AN60) 2 个甘薯品种的幼根直径、中柱直径和中柱占根横截面比例均高于其余处理, 差异显著。在番红固绿和间苯三酚 2 种染色切面结构的比较中发现, 与初生形成层活动时期的表现规律相似: 与不施氮对照处理(N0)相比较, 各氮素处理不同程度的提高了 2 个甘薯品种的次生维管束数目和木质化薄壁细胞数目, 其中低水平铵态氮素处理(AN60)的次生维管束数目显著高于其余处理, 且在中柱的分布也更为分散。说明该处理在初生形成层活动期形成较多的次生木质部及其周围的薄壁组织, 利于此时期次生形成层维管束的形成和次生形成层的发生活动, 促进块根建成。此外, 淀粉粒在初生形成层外侧的皮层薄壁细胞中大量积累贮藏, 但高碘酸希夫染色切片图未见各处理间差异。

2.4 块根分化建成中 *IbEXPI* 基因的表达分析

由图 7 可知, 2 个甘薯品种 *IbEXPI* 基因在块根形成过程的表达具有较为相似的变化规律。在初生形成层活动期(秧苗栽后 14 d), 商薯 19 各氮素处理相对于不施氮对照(N0)根系 *IbEXPI* 基因的表达上调, 其中低水平铵态氮素处理(AN60)的 *IbEXPI* 基因上调表达幅度最高, 高达 75; 而济徐 23 低水平铵态氮素处理(AN60)的 *IbEXPI* 基因显著上调。次生形成层活动初期(秧苗栽后 21 d), 相较于不施氮对照, 氮素处理不同程度的提高了 2 个品种甘薯幼根中 *IbEXPI* 基因的表达, 氮素水平处理效应显著, 高

水平氮素处理 *IbEXPI* 基因的表达要高于低水平氮素处理; 同时不同形态氮素处理间也有差异, 酰胺态氮素处理 *IbEXPI* 基因的表达要高于铵态氮素处理。其中, 低水平铵态氮素处理(AN60) *IbEXPI* 基因的表达高于不施氮对照处理(N0), 但低于其余氮素处理。

3 讨论

3.1 封垄期结薯特性及收获期块根产量

一般在甘薯茎叶封垄期, 单株有效薯块数就基本稳定^[11,23], 且此时单株有效薯块数目性状的表现对于最终块根产量的形成具有重要意义^[2-4,24]。本研究试验 2014 年和 2015 年茎叶封垄期对照(N0)处理条件下, 2 个甘薯品种结薯特性单株有效薯块的组成中, 商薯 19 侧重于有效块根的分化(形成更多根径介于 0.5~1.0 cm 和 1.0~5.0 cm 的薯块), 而济徐 23 侧重于块根的膨大发育(形成了更多根径大于 5 cm 的薯块), 且收获期单株有效结薯数较高的商薯 19 的块根产量显著的高于济徐 23, 说明在生长前期甘薯块根的分化建成相对于块根的膨大生长对最终块根产量的形成具有更为重要的意义。同时, 在 2014 年和 2015 年茎叶封垄期不同氮素处理结薯特性的比较中发现, 与其余处理相比较, 60 kg hm⁻² 铵态氮素处理 2 个品种甘薯植株均提高根径介于 0.5~1.0 cm 和 1.0~5.0 cm 的薯块数目, 因此显著地提高其单株有效薯块数目, 并最终实现了 2 年收获期显著最

图 6 秧苗栽后 21 d 甘薯 J23 分化根切片番红-固绿染色、间苯三酚染色和高碘酸希夫染色横切面图(2015)

Fig. 6 Histological observation of conventional paraffin sections of adventitious root on the 21th day after planting stained by safranin and fast green, phloroglucinol and periodic acid-Schiff in 2015

缩写同图 5。Abbreviations are the same as those given in Fig. 5.

高的块根产量。说明 60 kg hm^{-2} 铵态氮素处理通过促进生长前期单株有效薯块的分化建成, 实现了最终块根产量的提高。

3.2 铵态氮素促进甘薯块根形成的解剖特征及与 *IbEXPI* 基因表达的关系

甘薯块根的分化建成主要由不定根初生形成层

和次生形成层的活动共同决定着: 不定根初生形成层活动能力强、中柱薄壁细胞木质化程度低, 利于不定根幼根向块根的分化发育^[8,11]; 次生形成层活动能力强, 活动范围广, 促进块根形态的建成^[9-10,23-25]。近些年研究发现, 对植物细胞生长分化有显著调控作用的扩展蛋白基因 *IbEXPI*, 可以作用于甘薯幼根

表 6 秧苗栽植后 21 d 分化根根内部结构部分量化指标(2015)
Table 6 Quantitative indices of young root internal structure in different treatments on the 21th day after planting in 2015

品种	处理	根直径	中柱直径	次生维管束数目	木质化薄壁细胞数目	中柱占横截面比例
Variety	Treatment	RD (mm)	SD (mm)	SCN	LPCN	RSCS (%)
商薯 19	N0	1.85 c	1.02 c	10.00 c	45.00 d	15.00 c
	S19					
	AN60	2.56 a	1.46 a	20.00 a	64.00 c	32.00 a
	XN60	2.10 b	1.20 b	15.00 b	87.00 b	23.00 b
	AN180	2.17 b	1.22 b	16.00 ab	79.00 b	18.00 c
济徐 23	N0	2.01 c	1.13 c	11.00 b	30.00 b	18.00 b
	J23					
	AN60	3.39 a	2.07 a	18.00 a	39.00 a	28.00 a
	XN60	2.56 b	1.55 b	21.00 a	30.00 b	24.00 ab
	AN180	2.22 b	1.41 b	17.00 a	31.00 b	16.00 b
S19	N0	1.71 c	0.91 c	16.00 ab	102.00 a	30.00 a
	S19					
	AN60	2.56 a	1.46 a	20.00 a	64.00 c	32.00 a
	XN60	2.10 b	1.20 b	15.00 b	87.00 b	23.00 b
	AN180	2.17 b	1.22 b	16.00 ab	79.00 b	18.00 c
J23	N0	2.01 c	1.13 c	11.00 b	30.00 b	18.00 b
	J23					
	AN60	3.39 a	2.07 a	18.00 a	39.00 a	28.00 a
	XN60	2.56 b	1.55 b	21.00 a	30.00 b	24.00 ab
	AN180	2.22 b	1.41 b	17.00 a	31.00 b	16.00 b
XN180	N0	2.14 c	1.10 c	14.00 b	40.00 a	30.00 a
	XN180					
	AN60	2.56 a	1.46 a	20.00 a	64.00 c	32.00 a
	XN60	2.10 b	1.20 b	15.00 b	87.00 b	23.00 b
	AN180	2.17 b	1.22 b	16.00 ab	79.00 b	18.00 c

SC: 次生形成层。同一列中不同小写字母表示数值在 0.05 的水平上差异显著。处理同表 1。
SCN: the number of secondary cambium. Values in each column followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level. Abbreviations are the same as those given in Table 1.

图 7 块根分化建成期间根系 *IbEXPI* 基因表达(2015)
Fig. 7 Expression level of *IbEXPI* gene in root tuberization of sweet potato by qRT-PCR in 2015
同一列中不同小写字母表示数值在 0.05 的水平上差异显著。处理同表 1; 缩写同表 4。
Bars superscripted by different letters in each column are significantly different at the 0.05 probability level. DAP: days after planting. Treatments and abbreviations are the same as those given in Table 1 and Table 4, respectively.

形成层细胞的分裂活动和在中柱组织细胞的木质化以调控甘薯块根的分化建成^[26-29],与块根形成密切相关。本试验对幼根向块根分化建成的 3 个主要变化的关键时间节点进行取样,观察不同处理幼根在显微细胞水平的生长发育特点。在本研究试验对照(N0)处理条件下,2 个结薯特性不同甘薯品种的幼根在向块根分化建成中,单株有效结薯数较高的商薯 19 的优势根(取样时期最粗壮的幼根)发育根径和中柱直径均小于济徐 23 根径,其中商薯 19 各取样时间点根显微结构中的原生木质部数目、原生木质部导管数目、次生木质部束数目和次生维管束数目均不同程度的少于济徐 23。说明同发育时期济徐 23 比商薯 19 更加的侧重于幼根的膨大生长。同时在不同氮素处理的比较中,60 kg hm⁻² 铵态氮素处理 2 个品种甘薯的幼根在向块根分化建成中的幼根直径、中柱

直径和维管组织结构(原生木质部束导管、次生木质部束和次生维管束)均具有显著的发育优势。说明该处理幼根的初生生长和早期次生长活动能力强,分裂分化了更多的薄壁细胞和维管组织,既扩大了根径,同时为幼根后续生长发育提供营养贮藏的空间和更多水养吸收、输送的可能性,促进块根形成。同时,我们发现在块根分化和建成这 2 个关键时间节点 *IbEXPI* 基因的表达分析中,各处理幼根 *IbEXPI* 基因的表达与幼根薄壁组织细胞的木质化程度、木质部导管数目具有相同的变化规律。与不施氮处理相比较,氮素处理可以提高甘薯幼根 *IbEXPI* 基因的表达,并显著提高甘薯幼根薄壁组织细胞的木质化程度和木质部导管数目。其中,60 kg hm⁻² 铵态氮素处理 2 个品种甘薯幼根在块根分化的初生形成层活动时期(秧苗栽后 14 d) *IbEXPI* 基因高

水平表达, 其次生木质部束最多; 而在块根建成的次生形成层活动初期(秧苗栽后 21 d), 与其余氮素处理相比较, *IbEXPI* 基因的表达相对下调, 其 *IbEXPI* 基因的相对表达量和中柱木质化薄壁细胞数目均介于不施氮对照(N0)和其余氮素处理之间。结合前人在实验室离体培养 *IbEXPI* 基因反义植株幼根的中央木质部木质化程度低^[30-32]的研究结果, 我们推测认为, 本研究块根分化建成中, 氮素处理促进幼根 *IbEXPI* 基因的相对表达, 不仅提高中柱组织细胞的木质化程度, 也作用于中柱维管组织的木质部导管的形成。但本试验条件下幼根 *IbEXPI* 基因表达和形成层细胞活动规律, 与 Noh 等^[30-31]的研究结果不尽相同, 分析考虑归因于本试验大田开放环境和前人实验室离体培养 2 种不同培养条件下幼根生长发育进程的差异性。其中, 前人测定 *IbEXPI* 基因表达, 取样于实验室离体培养 10 d 和 21 d 时的反义植株幼根, 根径均小于 10 mm, 且未发生局部膨大变化^[31], 而本试验大田盆栽秧苗栽后 14 d 和 21 d 的取样幼根开始加粗, *IbEXPI* 基因表达的测定取样于幼根的局部膨大部位(根径大于 10 mm)。我们认为本试验条件下对幼根 *IbEXPI* 基因表达与块根分化建成关系的讨论具有更好的参考性。

4 结论

在本试验条件下, 单株有效结薯数较高的商薯 19 的块根产量显著的高于济徐 23, 在生长前期甘薯块根的分化建成相较于块根的膨大生长更利于最终块根产量的形成。其中, 60 kg hm⁻² 铵态氮素处理 2 个品种甘薯幼根建立了更利于不定根幼根向块根形成的根组织结构分化发育基础。前形成层时期原生木质部束的导管数目及中柱薄壁组织木质化薄壁细胞数目最多; 初生形成层发育时期 *IbEXPI* 基因高水平表达, 幼根直径、中柱直径大, 原生、次生木质部束数目多; 次生形成层活动初期 *IbEXPI* 基因的相对表达和中柱薄壁细胞的木质化程度介于不施氮和高氮素处理之间, 但幼根直径、中柱直径和中柱占横截面比均显著最高, 在块根分化建成中建立了薄壁组织细胞木质化活动和分裂活动的平衡。该处理在茎叶封垄期形成更多根径介于 0.5~5.0 cm 的低龄薯块, 以此显著提高单株有效薯块数目, 且 2014—2015 年收获期块根产量最高。

References

[1] 张鹏, 许智宏. 加强薯类基础研究, 推动农业产业稳定发展.

植物生理学报, 2017, 53: 747-748.

Zhang P, Xu Z H. Intensifying basic research on root and tuber crops for sustainable agro-industrial development. *Plant Physiol J*, 2017, 53: 747-748 (in Chinese).

- [2] 陆淑韵, 刘庆昌, 李维基. 甘薯育种学. 北京: 中国农业出版社, 1998. p 211.
Lu S Y, Liu Q C, Li W J. Sweet Potato Breeding. Beijing: China Agriculture Press, 1998. p 211 (in Chinese).
- [3] 周全卢. 秋甘薯不同类型品种干物质积累特性研究. 西南大学硕士学位论文, 重庆, 2007.
Zhou Q L. Research of Dry Matter Accumulating Characters on Autumn Sweet Potato Varieties of Different Types. MS Thesis of Southwest University, Chongqing, China, 2007 (in Chinese with English abstract).
- [4] 王翠娟, 史春余, 王振振, 柴沙沙, 史衍玺. 覆膜栽培对甘薯幼根生长发育、块根形成及产量的影响, 作物学报, 2014, 40: 1677-1685.
Wang C J, Shi C Y, Wang Z Z, Chai S S, Shi Y X. Effects of plastic film mulching cultivation on young roots growth development, tuber formation and tuber yield of sweet potato. *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 1677-1685 (in Chinese with English abstract).
- [5] Nakamura K, Ohto M A, Yoshida N, Nakamura K. Sucrose-induced accumulation of α -amylase occurs concomitant with the accumulation of starch and sporamin in leaf-petiole cuttings of sweet potato. *Plant Physiol*, 1991, 96: 902-909.
- [6] 安建刚, 敬夫, 丁祎, 肖怡, 尚浩浩, 李宏利, 杨晓璐, 唐道彬, 王季春. 氮肥分期运筹对套作甘薯产量、品质及氮素效率的影响. 作物学报, 2018, 44: 1858-1866.
An J G, Jing F, Ding W, Xiao Y, Shang H H, Li H L, Yang X L, Tang D B, Wang J C. Effects of split application of nitrogen fertilizer on yield, quality and nitrogen use efficiency of sweet potato. *Acta Agron Sin*, 2018, 44: 1858-1866 (in Chinese with English abstract).
- [7] Phillips S B, Warren J G, Mullins G L. Nitrogen rate and application timing affect Beauregard sweetpotato yield and quality. *Hort Sci*, 2005, 40: 214-217.
- [8] Villordon A, LaBonte D, Solis J. Characterization of Lateral root development at the onset of storage root initiation in 'Beauregard' sweet potato adventitious roots. *Hortic Sci*, 2012, 47: 961-968.
- [9] Togari Y. A study of tuberous root formation in sweet potato. *Bull Nat Agric Exp Stn Tokyo*, 1950, 68: 1-96 (in Japanese with English abstract).
- [10] Wilson L A, Lowe S B. The anatomy of the root system in West Indian sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) cultivars. *Ann Bot*, 1973, 37: 633-643.
- [11] Gifford M L, Dean A, Gutierrez R A, Coruzzi G M, Birnbaum K D. Cell-specific nitrogen responses mediate developmental plasticity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 803-808.
- [12] Ukom A N, Ojmelukwe P C, Okpara D A. Nutrient composition of selected sweet potato varieties as influenced by different levels of nitrogen fertilizer application. *Pakistan J Nutr*, 2009, 8: 1791-1795.
- [13] 陈晓光, 李洪民, 张爱君, 史新敏, 唐忠厚, 魏猛, 史春余. 不同氮水平下多效唑对食用型甘薯光合和淀粉积累的影响. 作物学报, 2012, 38: 1728-1733.
Chen X G, Li H M, Zhang A J, Shi X M, Tang Z H, Wei M, Shi C

- Y. Effect of paclobutrazol under different N-application rates on photosynthesis and starch accumulation in edible sweet potato. *Acta Agron Sin*, 2012, 38: 1728–1733 (in Chinese with English abstract).
- [14] 史春余, 张晓冬, 张超, 陈晓光. 甘薯对不同形态氮素的吸收与利用. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16: 389–394.
Shi C Y, Zhang X D, Zhang C, Chen X G. Absorption and utilization of different nitrogen forms for sweet potato. *Plant Nutr Fert Sci*, 2010, 16: 389–394 (in Chinese with English abstract).
- [15] 李勇, 周毅, 郭世伟, 沈其荣. 铵态氮和硝态氮营养对水、旱稻根系形态及水分吸收的影响. *中国水稻科学*, 2007, 21: 294–298.
Li Y, Zhou Y, Guo S W, Shen Q R. Effects of different N forms on root morphology and water absorption of low land and upland rice plants. *Chin J Rice Sci*, 2007, 21: 294–298 (in Chinese with English abstract).
- [16] Lima J E, Kojima S, Takahashi H. Ammonium triggers lateral root branching in *Arabidopsis* in an ammonium transporter1, 3-dependent manner. *Plant Cell*, 2010, 22: 3621–3633.
- [17] Camberato J J, Bock B R. Spring wheat response to enhanced ammonium supply: I. Dry matter and nitrogen content. *Agron J*, 1990, 82: 463–467.
- [18] Tanaka M, Kato N, Nakayama H. Expression of class 1 Knotted1-like homeobox genes in the storage roots of sweet potato (*Ipomoea batatas*). *J Plant Physiol*, 2008, 165: 1726–1735.
- [19] Noh S A, Lee H S, Kim Y S. Down-regulation of the *IbEXPI* gene enhanced storage root development in sweet potato. *J Exp Bot*, 2013, 64: 129–142.
- [20] 叶宝兴, 毕建杰, 孙印石. 植物细胞与组织研究方法. 北京: 化学工业出版社, 2011. pp 49–57.
Ye B X, Bi J J, Sun Y S. Research Methods of Plant Cells and Tissues. Beijing: Chemical Industry Press, 2011. pp 49–57 (in Chinese).
- [21] 刘德高. 过表达 *IbP5CR*、*IbERD3*、*IbELT*、*IbNFU1* 基因的甘薯植株的获得及耐盐性鉴定. 中国农业大学博士学位论文, 北京, 2014.
Liu D G. Production and Salt Tolerance Evaluation of Sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) Plants Overexpressing *IbP5CR*, *IbERD3*, *IbELT* or *IbNFU1* Gene. PhD Dissertation of China Agricultural University, Beijing, China, 2014 (in Chinese with English abstract).
- [22] 杨元军, 王玉萍, 翟红, 刘庆昌. 甘薯块根总 RNA 的高效快速提取方法. *分子植物育种*, 2008, 6: 193–196.
Yang Y J, Wang Y P, Zhai H, Liu Q C. A simple and rapid procedure for RNA isolation from storage roots of sweetpotato (*Ipomoea batatas*). *Mol Plant Breed*, 2008, 6: 193–196 (in Chinese with English abstract).
- [23] Ravi V, Indira P. Crop physiology of sweet potato. *Hortic Rev*, 1999, 23: 277–339.
- [24] Belehu T, Hammes P S, Robbertse P J. The origin and structure of adventitious roots in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Aust J Bot*, 2004, 52: 551–558.
- [25] 张庆会, 徐步东. 试论甘薯块根的生长机理. *生物学通报*, 2002, 37(8): 22–23.
Zhang Q H, Xu B D. Growth mechanism of sweet potato tuber root. *Bull Biol*, 2002, 37(8): 22–23 (in Chinese with English abstract).
- [26] Xie F L, Burklew C E, Yang Y F, Liu M, Xiao P, Zhang B H, Qiu D. De novo sequencing and a comprehensive analysis of purple sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) transcriptome. *Planta*, 2012, 236: 101–113.
- [27] Tao X, Gu Y H, Wang H Y, Zheng W, Li X, Zhao C W, Zhang Y Z. Digital gene expression analysis based on integrated de novo transcriptome assembly of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam]. *PLoS One*, 2012, 7: e36234.
- [28] Firon N, LaBonte D, Villordon A, Kfir Y, Solis J, Lapis E, Nadir L A. Transcriptional profiling of sweet potato (*Ipomoea batatas*) roots indicates down-regulation of lignin biosynthesis and up-regulation of starch biosynthesis at an early stage of storage root formation. *BMC Genomics*, 2013, 14: 460.
- [29] Cho H T, Cosgrove D J. Regulation of root hair initiation and expansin gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14: 3237–3253.
- [30] Noh S A, Lee H S, Huh E J. SRD1 is involved in the auxin-mediated initial thickening growth of storage root by enhancing proliferation of metaxylem and cambium cells in sweet potato. *Exp Bot*, 2010, 61: 1337–1349.
- [31] Noh S A, Lee H S, Kim Y S. Down-regulation of the *IbEXPI* gene enhanced storage root development in sweet potato. *J Exp Bot*, 2013, 64: 129–142.
- [32] Bae J M, Kwak M S, Noh S A, Oh M J, Kim Y S, Shin J S. Overexpression of sweetpotato expansin cDNA (*IbEXPI*) increases seed yield in *Arabidopsis*. *Transgenic Res*, 2014, 23: 657–667.