

综 述 Reviews

甘薯储藏根形成及其调控机制研究进展

吴银亮^{1,2}, 王红霞¹, 杨俊³, 范维娟¹, 杨楠¹, 殷旻昊⁴, 张鹏^{1,2,*}

¹中国科学院分子植物科学卓越创新中心/植物生理生态研究所植物分子遗传国家重点实验室, 上海200032; ²中国科学院大学, 北京100049; ³中国科学院上海辰山植物科学研究中心/上海辰山植物园上海市资源植物功能基因组学重点实验室, 上海201602; ⁴河南科技大学农学院, 河南洛阳471003

摘要: 甘薯是世界上重要的粮食作物和经济作物, 在食品、饲料、工业原料等方面有着重要的作用。甘薯储藏根作为最重要的能量储藏器官, 其起始和膨大过程受多方面因素的调控。本文介绍了甘薯根系统的组成和发育过程, 阐述了外界自然环境对甘薯根发育的影响, 从内源性激素及基因表达调控角度分析了甘薯储藏根发育过程中的一系列变化, 归纳总结了影响甘薯储藏根膨大的因素及其可能的内在调控机制, 并展望了今后的研究热点及主要研究方向。

关键词: 储藏根; 形态发生; 生长发育; 环境影响; 激素调控; 基因调控

甘薯 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] 为旋花科 (Convolvulaceae) 番薯属藤本植物, 起源于热带美洲 (Kobayashi 1981; 陆漱韵等1998), 在我国不同地区又名番薯、红薯、红苕、山芋、地瓜等。甘薯因为具有产量高、稳产性好、耐瘠薄等诸多优点, 可在多种生态环境下种植, 种植地遍布全世界100多个国家, 年总产量约1亿吨, 在世界粮食生产中位列第六, 是重要的粮食作物 (Bovell and Adelia 2007)。虽然甘薯起源于美洲, 但其80%的产量都来自于亚洲 (FAO 2016)。甘薯的叶片肉质多汁, 储藏根富含维生素、矿物质和淀粉, 因此可作为蔬菜、饲料和工业原料。甘薯还兼具保健作用和药用价值, 橘黄色甘薯中富含类胡萝卜素, 鲜重含量高达45~100 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, 人体吸收后可转化为维生素A (Tanahata等1993; van Jaarsveld 2005; Mohanraj and Sivasankar 2014)。在非洲, 近年来通过Harvest Plus项目的支持, 研究人员推广富含 β -胡萝卜素的橘黄甘薯改善当地儿童的维生素A缺乏症, 并取得了显著效果, 三位科学家Jan Low、Maria Andrade和Robert Mwanga荣获2016年世界粮食奖 (CIP 2016)。紫色甘薯中含有大量的花青素类物质, 具有抗氧化、抗炎症和抗肿瘤等对人体有益的生理功效, 可以保护大脑中枢神经系统和改善循环系统, 还可以美容养颜 (Suda等2003; Mohanraj and Sivasankar 2014)。甘薯的高产源于其高光合同化效率, 在常见的农作物中, 甘薯的光合同化效率非常高, 每天光合同化的量可达152 $\text{MJ}\cdot\text{hm}^{-2}$, 高于木薯和小麦的同化量 (分别为121和135 $\text{MJ}\cdot\text{hm}^{-2}$), 与水

稻相当 (151 $\text{MJ}\cdot\text{hm}^{-2}$), 但低于玉米的同化量 (159 $\text{MJ}\cdot\text{hm}^{-2}$)。甘薯同时具有较强的耐瘠薄能力, 在弱酸性或碱性土壤都能种植 (Scott等2000)。作为一个极具潜力的生物质能作物, 甘薯在我国第一代生物燃料中也发挥了重要的作用 (张彩霞等2010)。

甘薯是异源六倍体植物 ($2n=6x=90$), 基因组庞大, 六倍体基因组达4.4 Gb (Yang等2016)。由于甘薯自交不亲和, 不是进行基础研究的理想材料, 对甘薯的研究主要集中在栽培、杂交育种、病虫害防控等方面。近年来随着转基因技术和功能基因组学的发展, 甘薯的研究开始更多地转入到机理研究 (张鹏2015)。甘薯作为块根类植物, 储藏根膨大的起始 (包括细胞分裂、起始加厚) 和后续加厚过程是一个复杂的生物学过程, 包含了形态建成和同化产物的累积 (碳水化合物、蛋白质、脂类、次生代谢等)。总体看来, 甘薯根膨大不仅受内源性的激素和基因的调控, 还受到外界环境的影响。本文主要对甘薯根系产生、类型以及影响根膨大因素的研究现状分别进行综述, 并展望未来的研究。

1 甘薯根系统组成和发育过程

甘薯根系统的组成和发育过程涉及的表型和细胞组织学已经研究得很透彻了 (Togari 1950;

收稿 2017-03-08 修定 2017-04-05

资助 国家自然科学基金 (31201254, 31501356) 和科技部国家国际科技合作专项 (2015DFG32370)。

* 通讯作者 (E-mail: zhangpeng@sibs.ac.cn)。

Ravi和Indira 1999; Pardales等1999; Belehu等2004; Villordon等2012, 2014)。McCormick (1916)、Artschwager (1924)和Togari (1950)都对甘薯根发育作过组织学上的研究, 我国学者裘昭峯等早在1960年就对甘薯根系统组成和发育作过详细介绍(裘昭峯1960)。将甘薯藤蔓作为繁殖材料, 扦插后1~2 d左右就会在剪切点或者茎节处产生不定根(Belehu等2004)。从单个茎节产生的不定根的数量会因不同栽培种而存在差异, 一般会在5~10根之间。这些不定根在幼根阶段没有太大的形态差别, 但在生长过程中, 由于根原基形成早晚及环境条件的变化, 幼根形成后可向三个方向发展, 形成三大类根(图1): 第一类称为须根(fibrous root), 须根整个生长期都不增厚, 其主要作用就是吸收营养物质和水分; 第二类是牛蒡根(pencil root), 牛蒡根在发育中期也会产生次生长, 但木质部发育速度显著高于韧皮部, 中柱木质化程度很高, 后期不会形成储藏根, 也可以作为功能根去吸收营养; 第三类是储藏根(storage root), 其不规则形成层细胞快速大量分裂, 形成薄壁细胞用以储藏淀粉, 是甘薯光合同化物富集的核心(Togari 1950; Wilson 1982; Ravi和Indira 1996; Tanaka等2005, 2008; Tanaka 2016)。

从结构上看, 在幼根阶段, 甘薯的不定根与一般双子叶植物并无明显差异, 都具有表皮、皮层、中柱等组织结构, 初生木质部有四原型、五原型、六原型和多原型(图2)。不定根伸长到一定程度后, 在离其根尖不远处的某一特定部位逐渐膨大。膨大的具体部位因品种、栽培条件的不同

而异。整个发育过程可大致分为两个阶段: 初生形成层活跃期和次生形成层活跃期(裘昭峯1960; Kokubu 1973)。扦插发根15~20 d时, 在初生木质部和初生韧皮部间出现维管形成层片段, 该细胞群呈弧状, 细胞扁平, 具有很强的分裂能力(图2)。随着不定根的生长, 片段连接在一起, 形成圆圈, 即初生形成层。此时的初生形成层活跃程度和中柱的木质化程度直接决定着甘薯根的发育方向: 初生形成层活性高, 中柱木质化程度低, 则后期可能发育为储藏根; 初生形成层活性弱而中柱木质化程度高, 则一般形成须根; 牛蒡根的初生形成层也有一定活性, 但在后期迅速木质化, 不再进入后期膨大阶段(Togari 1950)。初生形成层向内活动可以在初生木质部和初生韧皮部间产生次生木质部, 向外则形成次生韧皮部, 该时期即是次生形成层活跃时期, 表现为根的加厚生长。而根的增厚限度实际上取决于次生木质部的数量和次生韧皮部的生长, 其本质上是不规则形成层细胞的分裂、增殖以及薄壁细胞内淀粉的富集(图2)。同时, 也需要叶片高效的光合同化和高效的源库运输(Keutgen等2002)。而高产则涉及到木质化和不规则形成层之间的竞争以及薄壁细胞在不定根膨大初期对淀粉的积累、淀粉积累持续的时间和储藏根生长的速率。次生分生组织活性高, 持续时间长, 甘薯膨大程度大则产量高; 反之, 甘薯膨大程度小, 产量低(Kokubu 1973; Wilson和Lowe 1973)。尽管甘薯的起始膨大时期会因不同栽培品种的差异而有所不同, 但是总体看来, 热带或者亚热带气候条件下, 高产品种的根系会在4周左右开

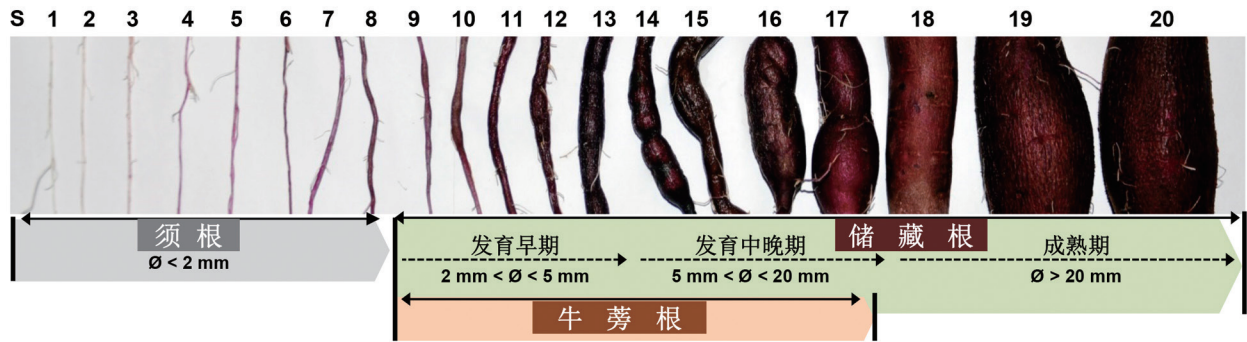


图1 甘薯根系发育过程示意图

Fig.1 Classification of root developmental stages in sweetpotato

S1~8: 须根; S9~13: 起始发育时期; S14~17: 发育后期; S17~20: 成熟期。牛蒡根的直径介于S9~17, 高度木质化。参考Wang等(2016)文献。

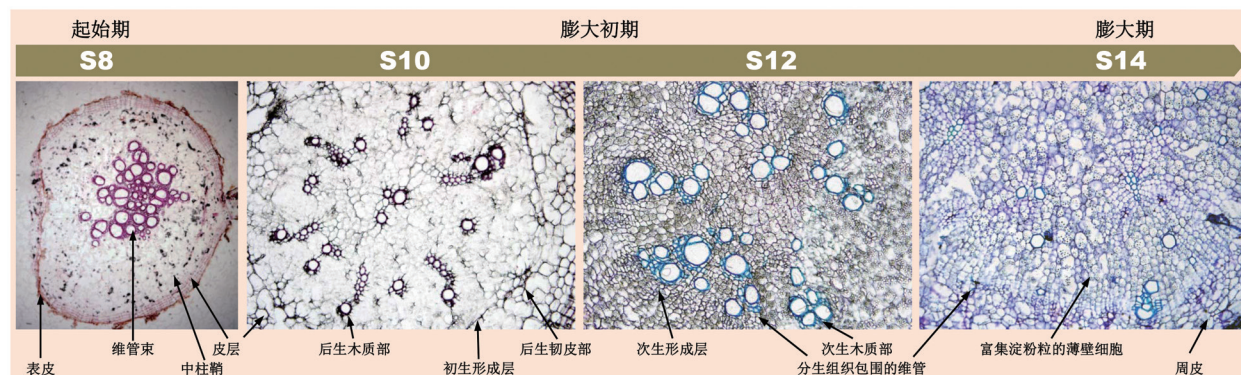


图2 甘薯储藏根发育过程从起始到膨大期的横切面示意图

Fig.2 Cross sections of roots during early storage root bulking in sweetpotato

始膨大, 在16周左右速率达到最大值。因为整个膨大时期持续较长, 因此整个膨大期的环境气候都可能引起膨大的波动。甘薯不像谷物类作物, 逆境胁迫后会很大程度上减产甚至绝收, 甘薯在逆境胁迫时会暂停生长, 而当环境适宜时, 还会再次膨大。

2 外界自然环境对甘薯根发育的影响

甘薯的生长和产量受外部多方面的影响, 包括土壤类型、土壤含水量、空气相对湿度、温度、光照、二氧化碳含量等(Kano等2000; Van Heerden和Laurie 2008; Villordon等2010)。空气温度和土壤温度对于甘薯发芽和储藏根发育最为重要(图3)。其中夜间温度对甘薯储藏根膨大的影响更大。当夜间温度低于15°C时, 甘薯根膨大受到抑制, 产量会相应下降(Ngeve等1992); 当夜间温度介于15°C和25°C之间时, 可以显著促进储藏根的膨大和发育(Janssens 1984); 而当夜间温度高于25°C时, 则将促进甘薯地上部的生长, 同时抑制储藏根的发育(Du Plooy 1989; Nakatani 1989)。土壤温度与空气温度类似, 在20~30°C时促进储藏根发育; 高于30°C会抑制根发育, 促进地上部生长; 低于15°C则促进纤维根的发育。Nakatan等在1989年的研究中曾推测可能是由于夜间需要将白天叶片光合产物运输至地底储藏根, 因而对夜间温度才格外敏感。一般认为甘薯储藏根起始发育的最适温度为24~25°C, 而根膨大的最适温度为22~23°C(裘昭峯1960)。

水资源对甘薯储藏根发育影响也很大, 整个生长期的最适降水量约为500 mm。不同的灌溉时

间点分布、不同分配方式等都会对储藏根最终产量产生影响。Chowdhury (1996)通过对甘薯灌溉水量的控制研究发现, 当生长期的灌溉量小于整个蒸腾作用损失水量的一半时, 甘薯的产量就会受到显著的影响。Ravi和Indira在同一年代的实验数据则表明, 土壤水分的缺乏会直接影响甘薯根膨大的起始, 导致储藏根数目减少, 造成产量降低(Ravi和Indira 1996)。

3 内源性激素对甘薯储藏根发育的影响

3.1 细胞分裂素

甘薯储藏根的生长包括体积的增大和质量的增加。体积的增大一方面是通过细胞大小的增加, 另一方面也是最重要的就是通过次生形成层的不规则分裂导致的细胞数目的增加。而储藏根质量的增加则是光合产物累积的结果(Wilson 1982)。调控细胞数目增加和产物积累的内源性激素涉及生长素和细胞分裂素(图3)。很多的报道都表明生长素和细胞分裂素与储藏根膨大具有密切的关系(王庆美等2005; 杨鑫等2013)。玉米素核糖核苷(zeatin riboside, ZR)、反式玉米素核糖核苷(*t*-ZR)和9-葡萄糖基-*N*-6(Δ^2 -异戊烯)腺苷是在甘薯起始膨大时期诱导初生形成层组织活性的主要内源性细胞分裂素。内源性的ZR会在甘薯不定根初生形成层快速积累, 显著地加快细胞的分裂。*t*-ZR水平方向的浓度分布模式表明其在近轴端的浓度会高于远轴端。在甘薯储藏根初始加厚时期, *t*-ZR含量快速增加, 同时会在加厚开始后的生长期下降。对比膨大根, 须根在整个生长期则不会出现*t*-ZR的变化, 其*t*-ZR含量只有膨大根的七分之一到六分之

一。外源性施加人工合成的细胞分裂素类物质也可以显著影响甘薯根膨大,增加甘薯储藏根的蔗糖含量。因此细胞分裂素(特别是*t-ZR*)在甘薯形成初期参与了维管形成层的激活。Desai (2008)鉴定了一个细胞分裂素受体应答调控基因,它是生长素信号通路上的负调控蛋白,可以在牛蒡根中短时间的下调表达。另一个重要的被称为纤维二糖酶的基因则会在纤维根和牛蒡根中大量表达。

3.2 吲哚乙酸

因为生长素在蕨类和高等植物中诱导着木质部原基数目,因此生长素的浓度水平对不定根形成五原基或者六原基至关重要,是甘薯储藏根膨大的基础。在甘薯中高的IAA氧化酶活性或者低的IAA浓度,会增加储藏根的木质化程度;而低的IAA氧化酶活性或者高的IAA浓度水平则可以加速细胞的分裂、膨大以及储藏根的生长。随着储藏根的发育,生长素的含量也会逐渐增加,这也解释了为什么储藏根会有远高于须根的生长素含量。Noh等(2010)证明,在甘薯储藏根早期膨大的过程中IAA的浓度逐渐增加,在次生长开始之后开始减少,因此IAA是与甘薯储藏根起始膨大后的次生长相互关联的。Desai (2008)鉴定了甘薯生长素响应通路上的4个基因,其中*Nt-iaa2.3*在须根中上调,在储藏根中下调;*dormancy-auxin associated*和*auxin-repressed/dormancy-associated proteins*在须根和储藏根中均下调;*auxin response factor*在牛蒡根中会短时性下调。

3.3 脱落酸

*I. trifida*是甘薯的近缘野生种,被认为是现在栽培甘薯的祖先(Saranya等2006),但其储藏根并不膨大,广泛地被用来和甘薯做比较研究。科学家们对它的储藏根ABA浓度水平做了测试,其水平远低于栽培甘薯品系,表明ABA可以通过刺激细胞分裂尤其是次生木质部的生长而使得储藏根直径增大。甘薯的内源ABA含量与甘薯的膨大呈正相关关系(Nakatani和Komeichi 1991, 1992; Nakatani等2002)。Desai (2008)鉴定了4个与ABA信号通路相关的基因,其中ABA响应蛋白在须根中明显上调,这表明ABA或许和甘薯储藏根的起始膨大有关。在常见甘薯栽培种中,ABA的浓度在甘薯膨大后期开始下降,而在须根中则会保持一致

均衡状态。此外,在维管形成层中的ABA的含量会显著高于外周筛部。这些结果表明ABA通过自身或者与细胞分裂素相互作用,可以调节维管、不规则形成层细胞的分化和根的加厚。

3.4 茉莉酸及其衍生物

茉莉酸(JA)和其衍生物在叶片和根部合成,茉莉酸通过茉莉酸羧基甲基转移酶(JA carboxylmethyltransferase, JMT)催化形成茉莉酸甲酯(MeJA; Seo等2001)。JA及MeJA可以在马铃薯块茎中诱导块茎的膨大和生长,尤其是细胞的膨大和分生组织的扩增(Koda等1991)。在甘薯茎提取物中可以检测到JA及其衍生物的活性,在储藏根中的JA含量很高,牛蒡根和须根中则相对较少(Ku等2008)。在栽培种中,施加外源的JA可以增加甘薯形成膨大根的几率和甘薯根的直径。在模式植物拟南芥中,JA抑制了根的伸长。类似的,在甘薯储藏根膨大之前也需要伸长的终止,这可能就是JA在根发育早期调控的结果(Kim等2002)。Desai (2008)在甘薯中检测了几个JA信号通路相关转录调控因子的表达量,其中*JA ZIM-domain protein*在须根中被显著上调。然而对于JA与ABA/IAA/GA等在甘薯中的相互作用还有待进一步研究。

3.5 乙烯

在甘薯储藏根发育的过程中许多响应乙烯信号的转录因子(包括ERF2、ERF5、MBF1等)都被上调(Firon等2013)。这些结果表明甘薯储藏根的发育过程和乙烯相关,具体的调控机制还有待进一步的研究。

4 基因调控对甘薯根膨大的影响

近年来,国内外在基因水平上的甘薯研究更加深入,已经鉴定和验证了一些基因对甘薯根膨大起重要作用(图3)。

4.1 KNOX基因

*Knotted-like homeobox (KNOX)*基因家族是植物中普遍存在的一个大家族,大致分为两个亚家族:类型I和类型II。一般情况下认为它们与植物的多样性和再生过程的发生相关。一系列的证据都表明KNOX基因和激素信号通路有关,KNOX1蛋白很可能正调控生长素的合成同时负调控赤霉素的合成(Sakamoto等2006)。在烟草或莴苣中过表达玉米*KNOTTED1*基因*KN1*、水稻KNOX基因

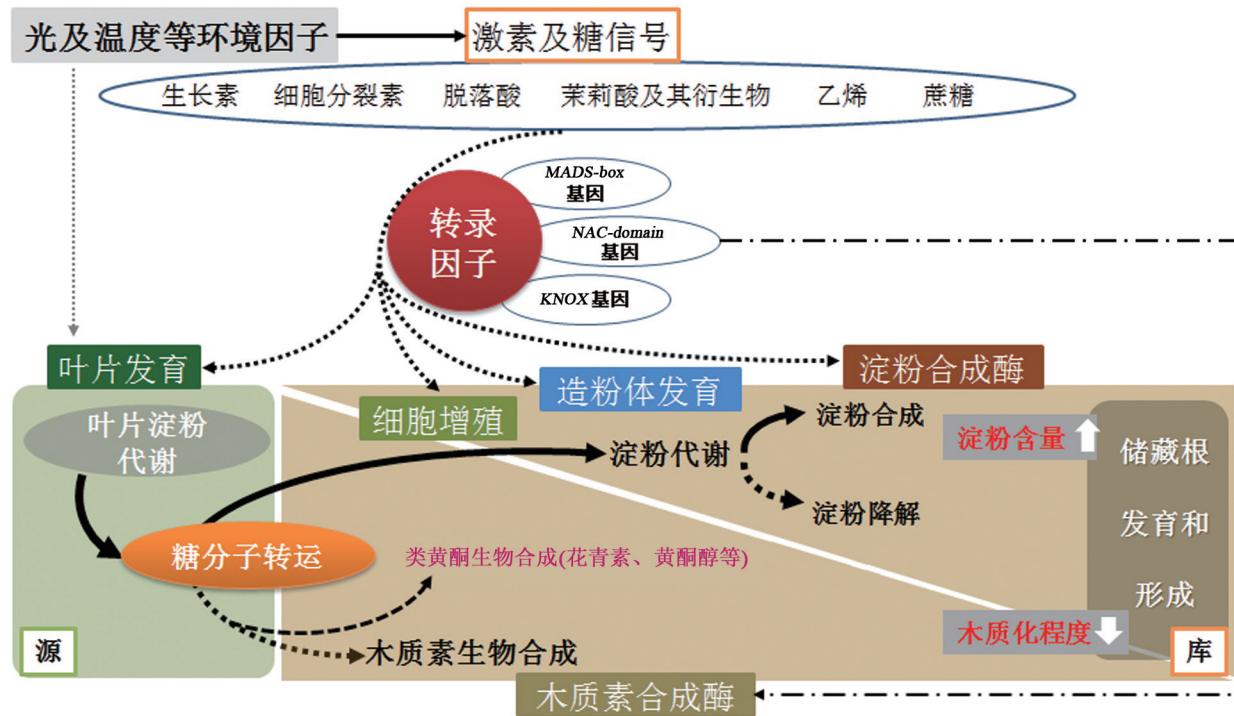


图3 外部环境因子和内部调节因子对甘薯储藏根发育和形成的影响

Fig.3 Effects of environmental and intrinsic factors regulating the storage root development and formation in sweetpotato

*NTH15*和拟南芥*KNAT1*基因,可以显著提高细胞分裂素的水平(Hewelt等2000; Frugis等2001)。植物自身合成的细胞分裂素浓度越大,其*KNAT1*和*STM* (*SHOOTMERISTEMLESS*)的表达水平也越高。而*KNOX1*基因在根中的表达都很少,或者在有限的组织中表达,在苹果、拟南芥、马铃薯、玉米、罂粟等植物已有所报道。

近十几年来在甘薯根发育过程中鉴定出了一系列的*KNOX1*基因(You等2003; Tanaka等2008)。Tanaka等(2008)从甘薯储藏根中分离鉴定了3个不同的*KNOX1*基因,分别命名为*Ibkn1*、*Ibkn2*和*Ibkn3*,系统进化分析显示*Ibkn1*与拟南芥*STM*基因最为接近,而*Ibkn2*和*Ibkn3*则是*BP*基因的同源基因。在发育根和成熟根中,*Ibkn1*和*Ibkn2*的表达发生明显上调。扦插繁殖之后,在根开始膨大之前,3个基因在成熟茎的节间都有很高的表达,当根开始膨大之后,则只有*Ibkn2*和*Ibkn3*在发育根、成熟根和茎干中有高表达,*Ibkn1*基因在成熟根中的表达量远小于茎。在须根中这3个基因的表达量都非常少,几乎无法检测到。此外,*Ibkn1*和*Ibkn2*在不同的栽培品种中的表达量是相似的,*Ibkn3*则会

因为栽培种的不同而产生很大的差异。三个基因的表达模式也存在不同,*Ibkn1*最先在茎的顶端开始表达,*Ibkn2*在中部、膨大的区域表达量增加,*Ibkn3*则在整个储藏根中均有很高的表达。*Ibkn2*和*Ibkn3*在周皮中的表达量也很高,但其生理意义是什么,现在还不得而知。Desai (2008)研究发现,转录因子*BEL1-related homeotic protein 13*与细胞的分化和增殖相关,在甘薯膨大根中的表达量高于牛蒡根的。在很多植物中,*KNOX1*基因的表达受到MYB转录因子家族中*PHANTASTICA* (*PHAN*)基因的负调控。同源基因*IbPHAN*也发现在甘薯膨大根中表达上调。在储藏根中,*IbPHAN*的表达位置与*Ibkn2*和*Ibkn3*相互重叠,但是在初生维管形成层和中央木质部薄壁组织区域高表达。

此外, Tanaka等(2005)通过对甘薯须根和起始发育的储藏根cDNA测序分析,鉴定了10个甘薯储藏根形成时表达量变化显著的基因*SRF1*~*SRF10*。其中*SRF5*基因编码的蛋白类似于玉米的*KIN1*蛋白,该蛋白结构上与人CENP-E蛋白类似,控制着细胞的分裂,在甘薯中与起始膨大时期细胞分裂的活性有关。

4.2 *MADS-Box*基因

*MADS-Box*是一类在植物、动物和真菌中都起非常重要作用的转录因子(Messenguy和Dubois等2003)。*MADS-Box*已经被证明可以调控花器官的分化,如金鱼草*DEFICIENS (DEF)*基因和拟南芥*AGAMOUS*基因都在花发育过程起重要作用(Schwarz-Sommer等1990; Yanofsky等1990)。马铃薯*POTM1 (MADS-box1)*基因控制着马铃薯营养分生组织向花序分生组织的过渡(Kang和Hannapel 1996)。与此相反的,马铃薯的*StMADS11*和*StMADS16*则会诱导马铃薯的营养生长(García-Maroto等2000, 2003)。*NMHC5*、*DEFH125*、*ANR1*、*AGL16*、*AGL17*和*AGL21*也与马铃薯块茎形态发生相关,可以看出*MADS*家族基因参与了很多的生物学过程。

一些甘薯*MADS*基因也已经被发掘出来,例如*IbMADS3*、*IbMADS4*、*IbMADS10*、*IbAGL20*和*IbMADS79*,这些基因在根膨大的不同时期发挥作用(Kim等2002; Lalusin等2006)。Kim等(2002)克隆了甘薯的*IbMADS3*、*IbMADS4*和*IbMADS79*基因,后续实验证明它们主要在甘薯储藏根膨大前期的不定根中表达,当根开始膨大时表达量达到最大值。其中*IbMADS3*和*IbMADS4*主要在维管形成层中表达,具有一定的组织特异性。这两个基因与*StMADS*亚家族的*SVP*、*StMADS11*、*StMADS16*和*AGL24*基因在序列和功能上都极其相似。Ku等(2008)在甘薯根膨大过程中找到了*IbMADS1 (Ipomoea batatas MADS-box1)*基因。进化分析显示,*IbMADS1*是*AGL17*亚家族成员,与*DEFH125*、*AGL16*、*AGL17*、*AGL21*基因相似,在甘薯膨大根中上调表达(Desai 2008)。在体外培养条件下,*IbMADS1*受6-BA、JA的诱导。比较甘薯中其他的*MADS-box*基因,发现*IbAGL17*、*IbAGL20*、*IbMADS3*、*IbMADS4*、*IbMADS10*、*IbMADS79*都与*IbAGL17*在氨基酸序列上很相似。Noh等(2010)通过木薯中的*MeANR1*鉴定到了甘薯中特异的*MADS-box*基因*SRD1*,最终证明*SRD1*通过控制生长素的水平来调控甘薯储藏根的早期发育。

4.3 淀粉生物合成基因

淀粉是甘薯储藏根的主要储存物质,含量在鲜重的18%~42%之间(Li和Zhang等2003),因此甘

薯根的膨大过程和淀粉的合成密切相关。在高等植物中,淀粉的合成由淀粉合成酶(starch synthase, SS)控制,SS又分为颗粒结合淀粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)和可溶性淀粉合成酶(soluble starch synthase, SSS)两种(赵姗姗等2013)。在发育根中,GBSS的表达量在前期很高,后期会极速下降。尽管SS控制着淀粉的合成,但是却不能决定储藏根中最后淀粉的含量,也不能决定甘薯最后的干物质量。在甘薯储藏根中合成淀粉的关键酶是ADPG焦磷酸化酶,该酶的活性明显影响着甘薯干物质量和终淀粉含量。Desai (2008)发现在牛蒡根和储藏根中,ADPG焦磷酸化酶、GBSS、SSS、 α -1,4-葡萄糖磷酸化酶均被上调;根膨大初期,UDPG焦磷酸化酶表达量达到最高。

4.4 木质素合成和相关基因

遗传和环境影响着形成层活性和木质化之间的平衡。如果初生形成层活动强烈但中柱细胞木质化程度较大,则根内部变硬,形成牛蒡根;如果初生形成层活动弱而且中柱细胞木质化程度也大,则形成纤维根,严重影响产量。木质素合成相关酶,包括木质素合酶、乙酰-CoA合酶、咖啡酰氧基-CoA、O-甲基转移酶和肉桂酸脱氢酶,在膨大根中表达下调,在牛蒡根和须根中表达量远高于膨大根。苯丙氨酸解氨酶(*PAL*)、肉桂酸-4-羟化酶(*C4H*)、4-羟基肉桂酰辅酶A连接酶(*4CL*)等基因会在甘薯须根、牛蒡根中上调表达。最新研究显示,在甘薯中过表达玉米*LC*转录因子基因,会导致甘薯根膨大被抑制,形成类似牛蒡根的储藏根,其中*C4H*、*4CL*、*CAD*等基因表达量也显著上调,说明甘薯中存在木质化和淀粉合成的相互竞争机制(Wang等2016)。

5 展望

甘薯储藏根发育调控机制十分复杂,而目前国内外对此研究并不深入。理清甘薯根膨大的内在机制对于我国粮食生产、国民经济以及缓解世界粮食危机都具有重要的意义。现阶段我们对外界自然环境(如光照、需水量、温度、栽培环境、合理施肥等)对甘薯根发育的影响有了比较系统的研究。因此,后续的科研方向更应偏向于内在功能基因的发掘和基因调控机制的研究(图3)。

(1)淀粉代谢基因:例如淀粉合成相关基因

AGPase、*GBSS*、*SSS*、*SBE*等, 这些基因和淀粉合成密切相关, 直接决定着甘薯的淀粉含量。而目前研究只涉及到个别基因功能的发掘, 对于这些基因和蛋白间的相互作用还需深入研究。

(2) 转录因子类基因: 例如NAC家族、MYB家族等转录因子。这类基因在信号通路中起重要的开关作用。拟南芥的相关研究证明, 很多转录因子都与根发育有着密切的联系。

(3) 糖代谢和转运相关基因: 甘薯是库源明显分离的植物, 其光合同化主要是地上部叶片, 储藏器官在地下。因此库和源之间的平衡和合理分配对于甘薯的发育至关重要。例如SUT转运蛋白、胞壁蔗糖转化酶、液泡蔗糖转化酶等。

(4) 激素相关基因: 激素调控贯穿着甘薯根膨大的始终, 激素合成、转运和信号传导相关的基因, 也对甘薯根膨大发挥关键作用。

(5) 竞争机制研究: 甘薯根发育过程中除了富集淀粉, 还有许多的次生代谢过程, 如花青素、类黄酮、胡萝卜素等。这些物质和淀粉富集间也有着直接或间接的联系, 它们对于根膨大可能存在的竞争性影响有待进一步揭示。

总的来说, 甘薯储藏根发育的研究空间还很大, 未来的研究道路依然任重而道远。

参考文献

- Artschwager EF (1924). On the anatomy of the sweet potato root with notes on internal breakdown. *J Agric Res*, 27: 157–166
- Belehu T, Hammes PS, Robbertse PJ (2004). The origin and structure of adventitious roots in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Aust J Bot*, 52: 551–558
- Bovell B, Adelia C (2007). Sweetpotato: a review of its past, present and future role in human nutrition. *Adv Food Nutr Res*, 52: 1–59
- Chowdhury SR (1996). Effect of different irrigation treatments on water requirements in sweet potato. *J Root Crop*, 22: 50–53
- CIP (2016). World Food Prize. (2016-06-28) [2017-04-02]. <http://cipotato.org/site/worldfoodprize>
- Desai DP (2008). Understanding the genetic basis of storage root formation along with starch and betacarotene biosynthesis and their inter-relation in sweetpotato (*Ipomoea batatas* LAM). (PhD thesis). Vienna, Austria: University of Natural Resources and Life Sciences
- Du Plooy CP (1989). Tuber morphogenesis of the sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) (PhD thesis). South Africa: University of Pretoria
- FAO (2016). FAOSTAT. (2017-03-29) [2010-04-02]. <http://faostat.fao.org>
- Firon N, LaBonte D, Villordon A, Kfir Y, Solis J, Lapis E, Perlman TS, Doron-Faigenboim A, Hetzroni A, Althan L, et al (2013). Transcriptional profiling of sweetpotato (*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* 14: 460
- Frugis G, Giannino D, Mele G, Nicolodi C, Chiappetta A, Bitonti MB, Innocenti AM, Dewitte W, Van Onckelen H, Mariotti D (2001). Overexpression of *KNAT1* in lettuce shifts leaf determinate growth to a shoot-like indeterminate growth associated with an accumulation of isopentenyl-type cytokinins. *Plant Physiol*, 126: 1370–1380
- García-Maroto F, Carmona MJ, Garrido JA, Vilches-Ferron M, Rodríguez-Ruiz J, Alonso DL (2003). New roles for MADS-box genes in higher plants. *Biol Plant*, 46 (3): 321–330
- García-Maroto F, Ortega N, Lozano R, Carmona MJ (2000). Characterization of the potato MADS-box gene STMADS16 and expression analysis in tobacco transgenic plants. *Plant Mol Biol*, 42 (3): 499–513
- Hewelt A, Prinsen E, Thomas M, Van Onckelen H, Meins FJ (2000). Ectopic expression of maize *knotted1* results in the cytokinin-autotrophic growth of culture tobacco tissues. *Planta*, 210: 884–889
- Islam SN, Nusrat T, Begum P, Ahsan M (2016). Carotenoids and β -carotene in orange fleshed sweet potato: A possible solution to vitamin A deficiency. *Food Chem*, 199: 628–631.
- Janssens MJJ (1984). Genotype by environment interactions of the yield components in sweetpotato. In: Shideler FS, Rineon H (eds). *Proceedings of the 6th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops*. Lima, Peru: CIP Press, 543–551
- Kang S, Hannapel DJ (1996). A novel MADS-box gene of potato (*Solanum tuberosum* L.) expressed during the early stages of tuberization. *Plant Mol Biol*, 31: 379–386
- Kano Y, Ming ZJ (2000). Effects of soil temperature on the thickening growth and the quality of sweetpotato during the latter part of their growth. *Environ Control Biol*, 38: 113–120
- Keutgen N, Mukminah F, Roeb GW (2002). Sink strength and photosynthetic capacity influence tuber development in sweet potato. *J Hortic Sci Biotechnol*, 77: 106–115
- Kim SH, Mizuno K, Fujimura T (2002). Isolation of MADS-box genes from sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] expressed specifically in vegetative tissues. *Plant Cell Physiol*, 43: 314–322
- Kobayashi M (1981). Origin and differentiation of the sweet potato 1. Geographic origin and varietal differentiation. *Rec Adv Breed*, 22: 107–113
- Koda Y, Kikuta Y, Tazaki H, Tsujino Y, Sakamura S, Yoshihara T (1991). Potato tuber-inducing activities of jasmonic acid and related compounds. *Phytochemistry*, 30 (5): 1435–1438
- Kokubu T (1973). Thremmatological studies on the relationship between the structure of tuberous root and its starch accumulating function in sweet potato varieties. *Bull Fac Agric Kagoshima Univ*, 23: 1–126
- Ku AT, Huang YS, Wang YS, Ma D, Yeh KW (2008). IbMADS1 (*Ipomoea batatas* MADS-box 1 gene) is involved in tuberous

- root initiation in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Ann Bot*, 102 (1): 57–67
- Lalusin AG, Nishita K, Kim SH, Ohta M, Fujimora T (2006). MADS-box gene (*IbMADS 10*) from sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] is involved in the accumulation of anthocyanin. *Mol Genet Genomics*, 275: 44–54
- Li XQ, Zhang D (2003). Gene expression activity and pathway selection for sucrose metabolism in developing storage root of sweet potato. *Plant Cell Physiol*, 44: 630–636
- Lu SY, Liu QC, Li WJ (1998). Sweet Potato Breeding. Beijing: Chinese Agricultural Press (in Chinese) [陆漱韵, 刘庆昌, 李惟基(1998). 甘薯育种学. 北京: 中国农业出版社]
- McCormick FA (1916). Notes on the anatomy of the young tuber of *Ipomoea batatas* Lam. *Bot Gaz*, 61 (5): 388–398
- Messenguy F, Dubois E (2003). Role of MADS box proteins and their cofactors in combinatorial control of gene expression and cell development. *Gene*, 316: 1–21
- Mohanraj R, Sivasankar S (2014). Sweet potato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.) – A valuable medicinal food: A review. *J Med Food*, 17 (7): 733–741
- Nakatani M (1989). Recent studies on dry matter production physiology. In: Improvement of Sweet Potato (*Ipomoea batatas*) in Asia: Report of the Workshop on Sweet Potato Improvement in Asia. Lima, Peru: International Potato Center, 147–159
- Nakatani M, Komeichi M (1991). Changes in the endogenous level of zeatin riboside, abscisic acid and indole acetic acid during formation and thickening of tuberous roots in sweet potato. *Jpn J Crop Sci*, 60: 91–100
- Nakatani M, Komeichi M (1992). Distribution of endogenous zeatin riboside and abscisic acid in tuberous roots of sweet potato. *Jpn J Crop Sci*, 60: 322–323
- Nakatani M, Tanaka M, Yoshinaga M (2002). Physiological and anatomical characterization of a late-storage root forming mutant of sweet potato. *J Am Soc Hortic Sci*, 127: 178–183
- Ngeve JM, Hahn SK, Bouwkamp JC (1992). Effects of altitude and environments on sweet potato yield in Cameroon. *Trop Agric Trinidad*, 69: 43–48
- Noh SA, Lee HS, Huh EJ, Huh GH, Paek KH, Shin JS, Bae JM (2010). SRD1 is involved in the auxin-mediated initial thickening growth of storage root by enhancing proliferation of metaxylem and cambium cells in sweetpotato (*Ipomoea batatas*). *J Exp Bot*, 61: 1337–1349
- Pardales JR, Bañoc JDM, Yamauchi A, Iijima M, Kono Y (1999). Root system development of cassava and sweetpotato during early growth stage as affected by high root zone temperature. *Plant Prod Sci*, 2: 247–251
- Qiu ZF (1960). Storage root formation. *Bull Biol*, 7: 289–292 (in Chinese with English abstract) [裘昭峯(1960). 甘薯块根的形成. 生物学通报, 7: 289–292]
- Ravi V, Indira P (1996). Anatomical studies on tuberization in sweetpotato under water deficit stress and stress free conditions. *J Root Crops*, 22: 105–111
- Ravi V, Indira P (1999). Crop physiology of sweet potato. *Hortic Rev*, 23: 277–338
- Sakamoto T, Skakibara H, Mikiko K, Yamamoto Y, Nagasaki H, Inukai Y, Sato Y, Matsuoka M (2006). Ectopic expression of KNOTTED1-like homeobox protein induces expression of cytokinin biosynthesis genes in rice. *Plant Physiol*, 142: 54–62
- Saranya S, Darasinh S, Sonja SY (2006). The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches. *Plant Sci*, 171: 424–433
- Schwarz-Sommer Z, Huijser P, Nacken W, Saedler H, Sommer H (1990). Genetic control of flower development by homeotic genes in *Antirrhinum majus*. *Science*, 250 (4983): 931–936
- Scott GJR, Best R, Rosegrant M, Bokango M (2000). Roots and Tubers in the Global Food System: A Vision Statement to the Year 2020. Lima, Peru: International Potato Center
- Seo HS, Song JT, Cheong JJ, Lee YH, Lee YW, Hwang I, Lee JS, Choi YD (2001). Jasmonic acid carboxyl methyltransferase: a key enzyme for jasmonate-regulated plant responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (8): 4788–4793
- Suda I, Oki T, Masuda M, Kobayashi M, Nishiba Y, Furuta S (2003). Physiological functionality of purple-fleshed sweet potatoes containing anthocyanins and their utilization in foods. *Japan Agric Res Quart*, 37 (3): 167–173
- Tanahata Y, Noda T, Nagata T (1993). HPLC content of sweet potato cultivars and its relationships with color values. *Jpn J Breed*, 43: 421–427
- Tanaka M (2016). Recent progress in molecular studies on storage root formation in sweetpotato (*Ipomoea batatas*). *Japan Agric Res Quart*, 50 (4): 293–299
- Tanaka M, Kato N, Nakayama H, Nakatani M, Takahata Y (2008). Expression of classI knotted1-like homeobox genes in the storage roots of sweet potato. *J Plant Physiol*, 165: 1726–1735
- Tanaka M, Takahata Y, Nakatani M (2005). Analysis of genes developmentally regulated during storage root formation of sweetpotato. *J Plant Physiol*, 162: 91–102
- Togari Y (1950). A study in the tuberous-root formation of sweet potato. *Bull Natl Agric Exp Sta*, 68: 1–96
- Van Heerden PDR, Laurie R (2008). Effects of prolonged restriction in water supply on photosynthesis, shoot development and storage root yield in sweet potato. *Physiol Plant*, 134: 99–109
- van Jaarsveld PJ, Faber M, Tanumihardjo SA, Nestel P, Lombard CJ, Benadé AJS (2005). β -Carotene-rich orange-fleshed sweet potato improves the vitamin A status of primary school children assessed with the modified-relative-dose-response test. *Am J Clin Nutri*, 81 (5): 1080–1087
- Villordon A, Ginzberg I, Firon N (2014). Root architecture and root and tuber crop productivity. *Trend Plant Sci*, 19 (7): 419–425
- Villordon A, LaBonte D, Solis J, Firon N (2012). Characterization of lateral root development at the onset of storage root initiation in ‘Beauregard’ sweetpotato adventitious roots. *Hortscience*, 47 (7): 961–968
- Villordon A, Solis J, La Bonte D, Clark C (2010). Development of a prototype Bayesian network model representing the relationship between fresh market yield and some agroclimatic variables known to influence storage root initiation. *HortScience*, 45: 1167–1177

- Wang H, Yang J, Zhang M, Fan W, Firon N, Pattanaik S, Yuan L, Zhang P (2016). Altered phenylpropanoid metabolism in the maize Lc-expressed sweet potato (*Ipomoea batatas*) affects storage root development. *Sci Rep*, 6: 18645
- Wang QM, Zhang LM, Wang ZL (2005). Formation and thickening of tuberous roots in relation to the endogenous hormone concentrations in sweetpotato. *J Sci Agric Sin*, 12: 2414–2420 (in Chinese with English abstract) [王庆美, 张立明, 王振林(2005). 甘薯内源激素变化与块根形成膨大的关系. *中国农业科学*, 12: 2414–2420]
- Wilson LA (1982). Tuberization in sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]. In: Villareal RL, Griggs TD (eds). *Sweet Potato: Proceedings of the First International Symposium*. Shanhu, Taiwan, China: Asian Vegetable Research and Development Center, 79–93
- Wilson LA, Lowe SB (1973). The anatomy of the root system in West Indian sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] cultivars. *Ann Bot*, 37: 633–643
- Yang J, Moeinzadeh M, Kuhl H, Helmuthj, Xiao P, Liu G, Zheng J, Sun Z, Fan W, Deng G, et al (2016). The haplotype-resolved genome sequence of hexaploid *Ipomoea batatas* reveals its evolutionary history. *bioRxiv*, 064428
- Yang X, Luo XL, Qin HY, Zhu JK, Deng S, Fan WJ, Wang HM, Liu XL, Chen HX, Wu HN (2013). Study on endogenous hormones content and its relations to tuberous root starch accumulation in cassava. *J Chin Agric Sci Bull*, 33: 158–164 (in Chinese with English abstract) [杨鑫, 罗兴录, 覃宏宇, 祝建坤, 邓思, 樊吴静, 王海苗, 刘兴淋, 陈会鲜, 吴海宁(2013). 木薯内源激素含量与块根淀粉积累关系研究. *中国农学通报*, 33: 158–164]
- Yanofsky MF, Ma H, Bowman JL, Drews GN, Feldmann KA, Meyerowitz EM (1990). The protein encoded by the Arabidopsis homeotic gene *agamous* resembles transcription factors. *Nature*, 346: 35–39
- You MK., Hur CG, Ahn YS., Suh MC, Jeong BC, Shin JS, Bae JM (2003). Identification of genes possibly related to storage root induction in sweet potato. *FEBS Lett*, 536: 101–105
- Zhang C, Xie G, Li S, Ge L (2010). Resource potential of sweet potato ethanol and its spatial distribution in China. *Resour Sci*, 32 (3): 505–511 (in Chinese with English abstract) [张彩霞, 谢高地, 李士美, 盖力强(2010). 中国甘薯乙醇的资源潜力及空间分布. *资源科学*, 32 (3): 505–511]
- Zhang P (2015). Trends and prospect of basic research on root and tuber crops in China. *Biotech Bull*, 31 (4): 65–71 (in Chinese with English abstract) [张鹏(2015). 我国薯类基础研究的动态与展望. *生物技术通报*, 31 (4): 65–71]
- Zhao S, Yang J, Zhou W, Zhang P (2013). Starch biosynthesis and the key enzymes of root and tuber plants. *Bot Res*, 2 (1): 24–33 (in Chinese with English abstract) [赵姗姗, 杨俊, 周文智, 张鹏(2013). 薯类植物中的淀粉生物合成及关键酶. *植物学研究*, 2 (1): 24–33]

Advances in storage root development and regulation in sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]

WU Yin-Liang^{1,2}, WANG Hong-Xia¹, YANG Jun³, FAN Wei-Juan¹, YANG Nan¹, YIN Min-Hao⁴, ZHANG Peng^{1,2,*}

¹National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Shanghai Key Laboratory of Plant Functional Genomics and Resources, Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences, Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602, China; ⁴Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China

Abstract: Sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] is one of the most important food and economic root crops in the world. It plays an important role in food, animal feed and renewable biomaterial industries. As the most desirable organ for energy storage, the root of sweetpotato is elaborately regulated by various factors during tuberous root initiation and expansion. In this review, we introduce the root system and development process of sweetpotato. We also highlight the recent advances in understanding the regulatory mechanism of storage root development by environmental factors, endogenous hormones and gene regulation. The main research direction and hot topics in near future are also projected.

Key words: storage root; morphogenesis; growth and development; environmental effect; hormonal regulation; gene regulation

Received 2017-03-08 Accepted 2017-04-05

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 31201254, 31501356) and International Science & Technology Cooperation Program of China (Grant No. 2015DFG32370).

*Corresponding author (E-mail: zhangpeng@sibs.ac.cn).