

甘薯栽培特性和储藏根发育的研究进展

施志鹏^{1,2}, 许文峰¹, 徐传婕¹, 周晓燕^{1,*}

¹临沂大学生命科学学院, 山东临沂276005

²齐鲁师范学院生命科学学院, 济南250013

摘要: 甘薯是世界主要粮食作物之一, 其适应性强、种植范围广泛, 有着悠久的栽培历史。本文重点梳理和概括了目前甘薯栽培种植及储藏根发育研究的相关进展, 综合剖析了目前甘薯种植生产面临的突出问题, 可为今后甘薯的栽培实践、遗传育种和甘薯产品的生产等方面提供参考。

关键词: 甘薯; 肥料; 栽培; 储藏根; 调控

甘薯(*Ipomoea batatas*)又称地瓜、白薯、番薯和红苕等, 是从属于双子叶植物纲管状花目旋花科的一年生草本植物。地下根分须根、柴根和块根, 块根可具圆形、椭圆形或纺锤形。块根和叶的颜色、形状通常因品种不同而不同, 尤其是顶叶颜色, 可作为品种的识别特征之一。甘薯原产于南美洲, 是典型的短日照植物, 性喜温暖, 适宜生长的温度在16~35°C之间, 较适应干旱。正因为甘薯对生长环境要求不严苛, 生长期短, 淀粉产量高, 所以种植范围较广, 产地分布在全球多个国家和地区, 这奠定了甘薯全球主要粮食作物的地位。本文概述了甘薯的需肥特性、栽培技术及储藏根发育的相关研究进展, 并对甘薯淀粉的代谢途径对花青素等其他物质代谢的影响机理作了简要梳理。

1 甘薯的栽培特性与栽培技术

甘薯是全球第七大粮食作物, 其光合同化效率非常高, 每天的光合同化量可达152 MJ·hm⁻², 仅次于玉米(International Potato Center 2000)。我国种植甘薯的地区相对较多, 各地甘薯种植面积受历史原因和政策导向影响较大(范泽民等2015)。20世纪以来, 我国甘薯种植面积和产量有过2次较大波动: 20世纪五六十年代由于自然灾害, 人们不得不大量种植甘薯以解决温饱问题; 改革开放后, 我国粮食结构格局发生变化, 市场对甘薯需求减小, 致使甘薯种植面积和产量不断被压缩, 近10年来种植面积稳定在450万hm²左右(张立明等2015; 戴起伟等2016)。从上世纪60年代到2012年, 中国甘

薯种植面积减少了约67%, 但是甘薯的单产水平却提高了约2.2倍, 栽培技术的提高是其中最重要的因素之一(戴起伟等2016)。目前对甘薯栽培技术的研究主要集中在肥料施用和栽培方式等方面。

1.1 肥料对甘薯产量和品质的影响

肥料对甘薯生长过程的影响是至关重要的。相关研究表明, 生物炭(Liu等2014)、有机肥(Ad-eyeye等2016)和腐殖酸尿素(Chen等2017)等非传统化肥可较大幅度提高甘薯储藏根产量, 增加土壤中有机碳和全氮含量、改善土壤环境条件, 同时可提高氮素化肥的有效利用率, 促进氮在甘薯中的积累(Kaupa和Rao 2014)。

传统肥料方面, 国内外研究多集中在氮肥、磷肥和钾肥对甘薯产量、品质形成、元素吸收特征以及对甘薯源库关系形成和器官发育等方面。氮肥、磷肥和钾肥对甘薯的影响首先体现在产量方面: 适当浓度的氮肥、磷肥和钾肥一方面可提高甘薯产量, 一定程度上抑制地上部的徒长(马征等2016; 窦怀良等2017; 汪顺义等2017; Mukhongo等2017); 另一方面可增加甘薯储藏根中可溶性糖、维生素C以及可溶性蛋白的含量, 显著提高淀

收稿 2019-05-06 修定 2020-05-07

资助 国家自然科学基金(31301397)、山东省农业重大应用技术创新项目(SZZX1301)、国家级大学生创新训练项目(201910452161)和临沂大学校级科技项目(LY-DX2016BS0076)。

致谢 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张鹏研究员和王红霞副研究员提出意见与建议。

* 通讯作者(lysyzy@163.com)。

粉最高粘度、最低粘度、最终粘度和消减值,改善甘薯品质(陈晓光等2015;高璐阳等2014)。

氮素是甘薯中最重要的营养元素之一,其对甘薯的光合能力及光合同化物的积累有重要的影响,是影响甘薯发育和产量的最重要的因素之一(Galloway等2004)。甘薯对氮肥的利用效率通常与土壤肥力水平有关(Martí和Mills 2002)。在窦怀良等(2017)对鲜食型甘薯‘烟薯25’的研究中,外施氮肥处理下,中低肥力土壤会使甘薯氮积累量随施氮量的增加而增加,而当土壤肥力较高时,氮积累量则是先升后降。宁运旺等(2015)的研究指出,低氮水平有利于甘薯生长前期源库关系的提早建立,适量或过量施氮有利于甘薯生长中期源库关系的发展,而仅后期适量施氮有利于维持甘薯生长后期的源库平衡。在甘薯栽培实践中,氮肥水平应控制在合理范围内,施氮量过高会导致甘薯地上部徒长、延迟块根膨大,进而造成块根的减产(宁运旺等2013)。这表明不同类型肥料在甘薯不同生长阶段的作用存在差异。

氮肥水平是影响产量的直接因素,而钾肥主要影响甘薯的光合过程(Koodi等2017;孙哲等2016)。钾利用效率(K utilization efficiency, KUE)常用来表征单位钾积累量所产生的最大积累量(Yang等2004)。田间试验中, KUE与甘薯全株钾浓度呈显著负相关,而KUE与钾收获指数呈显著正相关, KUE高的基因型甘薯,其钾分配和转运的能力更强(Dong等2017)。KUE主要受植株中钾含量影响,与甘薯产量或生物量之间的相关性不显著,高KUE基因型甘薯可将钾更多地分配到储藏根部分,而低KUE基因型甘薯中的钾则更多地分配到茎叶部分(汪吉东等2016)。柳洪鹃等(2015)通过研究钾肥对甘薯光合过程的影响,发现施用钾肥可减少生长前期功能叶中淀粉的合成,保证块根中光合产物的充足供应,提高生长中后期功能叶蔗糖含量和可运输态蔗糖的比例,促进块根的膨大,这也说明钾元素的分配和KUE均是影响甘薯源库流代谢关系的重要因素。

磷是决定作物产量的重要因素之一,其参与植物体内诸如光合作用和呼吸作用等多种重要的代谢反应(Plaxton和Tran 2011)。不同于氮和钾,土

壤中的磷素多数以难以被吸收的形式存在,且土壤对磷具有极强的固定能力,施入土壤的磷肥有75%到90%被土壤固定,进而造成植物对磷肥的有效利用率低下,形成缺磷胁迫(Boschetti等2009; Chakraborty等2011)。环境中缺乏磷时,植物会通过增加根冠比、诱导根毛发育以及改变根的类型及比例的形式响应胁迫,降低对植物生长的影响(Ramaekers等2010)。缺磷胁迫也会影响甘薯对其它元素的吸收和积累。马若因等(2017)的研究表明,缺磷能显著促进甘薯根系对N、K、Ca、Mn和Cu等元素的吸收,其根系活力和生物量显著低于正常磷水平环境中生长的甘薯,但是缺磷胁迫下甘薯的根总表面积、根系总体积、根尖数和平均直径等指标均呈现增加的趋势,表明缺磷胁迫会通过影响和改变根系的形态使甘薯适应缺磷环境。

不同磷肥水平对植物的影响存在差异。贾赵东等(2016)的研究表明,施加适量磷肥可以增加甘薯块根对钾的吸收、提高甘薯的干物质积累量,但是过高的磷肥水平会使块根钾元素的吸收积累量下降,导致块根干物质积累量下降。这暗示磷可能通过影响钾的吸收与积累,改变光合同化物在“源”器官和“库”器官中的分布比例,进而影响块根产量。

1.2 水分及保水栽培技术对甘薯产量和品质的影响

除肥料外,栽培技术也是影响甘薯生长的重要因素。甘薯各时期生物量会随水分的增加而增加,但水分含量过高反而会抑制光合产物在地下部的分配比例(张辉等2014)。杜清福等(2017)的研究表明,施用保水剂在增加土壤水分含量的同时,明显提高了甘薯幼苗的存活率以及甘薯产量。当水分含量过低形成干旱胁迫时,会影响甘薯内源激素的平衡,降低甘薯储藏根产量;同时,脯氨酸和可溶性糖含量显著升高,以应对胁迫对甘薯造成的不利影响(Saqib等2017;张海燕等2018)。在甘薯栽培的实践中,常以起垄和地表覆膜的方式来配合灌溉。起垄后覆盖地膜可提高浅层土壤的温度和含水量,加快甘薯储藏根的发育过程,从而提高块根产量(李雪英等2012;江燕等2014)。然而土壤中的水分含量应保持合理水平,土壤中水分含量过高

时,会导致土壤中二氧化碳浓度的升高,进而抑制甘薯的生长和储藏根的发育(Siqinbatu等2013)。田间套作是近年来应用较为广泛的高效栽培措施。甘薯常与大豆、玉米和小麦等作物套作,此栽培模式可同时提高各间作作物的产量,提高农田利用率(王小春等2015; 雍太文等2011; 屈会娟等2015)。

1.3 甘薯耐盐的生理基础

我国耕地面积广阔,有着发展农业的天然优势。然而随着工业的迅猛发展和农药的普遍使用,大量未经处理的污染物被排放到土壤和地表水中,造成了农耕区的严重污染,使耕地的地力下降、土壤酸碱失调,甚至产生了大量的盐碱地,这对我国的农业发展极为不利(徐建明等2018; 何艳等2016)。根是植物吸收营养物质的主要器官,所以根茎类作物抗逆生长的研究显得更为重要,甘薯是其中的典型代表。由于土壤条件的限制,栽培措施在提高盐碱地甘薯的产量和品质方面的作用十分有限,更多地还是靠育种改良。因此,对于甘薯响应高盐碱环境的基础研究显得尤为重要。

在盐胁迫条件下,过表达*CuZnSOD*和*APX*的转基因甘薯的耐盐性要明显高于野生型甘薯,*SOD*和*APX*的表达量和酶活性会提高(Yan等2016);另一方面,甘薯丙二醛(malondialdehyde, MDA)、超氧阴离子自由基(O_2^-)、脯氨酸和可溶性糖含量会升高,光合作用受到抑制(王刚等2014; 龚秋等2015; 张丽娟等2017)。过表达*IbOr*基因的甘薯其MDA和 O_2^- 的含量则相对较低(徐建明等2018)。在高盐环境下,植物可通过细胞内 Na^+ 区室化作用,增强植物对盐胁迫的耐受性。Fan等(2015)将拟南芥中编码液泡 Na^+/H^+ 逆转运蛋白的*AtNHX1*基因转入甘薯中表达,发现植物组织中高水平的 Na^+ 含量会增强活性氧的清除能力、促进渗透调节物质的产生,这与Wang等(2016a)对甘薯液泡型 Na^+/H^+ 逆转运蛋白基因*IbNHX2*响应盐胁迫的研究结果一致。Zhang等(2017a)的研究发现,盐胁迫会使甘薯内茉莉酸(jasmonic acid, JA)的生物合成、信号传导途径以及离子转运相关基因的显著上调,而JA的积累量会影响细胞中 Na^+ 的含量,这表明JA信号传导途径在甘薯响应盐胁迫过程中起重要作用。上述

研究也说明了植物抵抗盐胁迫涉及一个十分复杂的调控网络,转录水平的应答和激素的调节在这一过程中均起到了十分重要的作用。

2 甘薯储藏根发育

在传统生产中,甘薯的主要利用部分是储藏根,可用来提取淀粉或作为粮食直接食用。储藏根是甘薯淀粉主要的“库”器官,其不规则形成层细胞大量分裂分化产生薄壁细胞来储存淀粉,因此储藏根的发育程度很大程度上会影响甘薯糖代谢库的“容量”(Villordon等2014)。因此,促进甘薯储藏根的膨大发育、提高甘薯中淀粉含量、改善甘薯光合积累物的品质对淀粉工业的发展具有推动作用。目前国内外对甘薯储藏根的研究以激素和转录因子影响次生壁发育方面居多。

2.1 激素调控

许多内源性激素在甘薯储藏根发育的过程中扮演着重要的角色。相关研究表明,生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、玉米素核糖核苷(zeatin riboside, ZR)以及二氢玉米素核糖核苷(dihydrozeatin riboside, DHZR)等内源激素与次生形成层的发育进程有密切的关联(王庆美等2005)。侧根的发育是一个非常重要的农艺性状。相关研究发现生长素信号转导基因、GATA转录因子以及含LOB结构域蛋白在甘薯块根形成过程中被上调(Orman-Ligeza等2013),这暗示生长素可能参与甘薯侧根发育。Yu等(2014)通过对拟南芥中MADS-box转录因子成员AGL21的研究发现,AGL21可以促进生长素在侧根中的积累,并通过促进局部生长素的生物合成,促进侧根的形成和生长,同时AGL21的表达也受多种激素的诱导。这证实IAA等内源性激素确实参与介导了植物侧根的发育。

乙烯在植物根系发育过程中也起到了重要作用。乙烯可诱导主根的伸长和根毛发育(Hahn等2008; Tanimoto等2010; Liu等2018; Zhu等2005),但会抑制侧根的发育(Lewis等2011)。Ramaiah等(2014)发现,沉默乙烯响应因子*AtERF070*会促进拟南芥侧根的发育,这表明乙烯抑制侧根发育的过程受转录水平的调控。对甘薯储藏根发育初期的转录组分析表明,ERF2、ERF5和MBF1等响应乙烯信

号的转录因子表达量在这一进程中均被上调(Firon等2013), 具体机制还有待深入研究。

茉莉酸(JA)被认为是调控根系早期发育的重要激素之一(Kim等2002), 其在植物中主要由叶和根合成。JA可抑制拟南芥根的伸长, 主要体现在对细胞分裂和细胞伸长的影响上, 通过改变根尖干细胞微环境的细胞学结构, 包括引起静止中心细胞的非正常分裂和根冠干细胞的非正常分化, 从而导致根分生组织活性降低(Chen等2011)。甘薯储藏根的发育建立在根伸长过程终止的基础上。Ku等(2008)发现甘薯储藏根中JA含量要高于须根和牛蒡根, 故推测JA可能与甘薯根的时序性发育进程关联密切。

多种内源性激素在储藏根发育过程中起到了不同作用。如IAA可促进光照环境中下胚轴的伸长, 而乙烯则会抑制这一过程(Smalie等1997)。Li等(2016)的研究表明, 赤霉素(gibberellin, GA)和光在植物下胚轴伸长过程中起拮抗作用, 其作用原理为GA受体蛋白DELLA通过隔离光敏色素因子PIF3和PIF4的DNA识别结构域来抑制二者间的相互作用。由此, GA可能通过DELLA阻遏蛋白来平衡与其他激素间的关系(Hirano等2008)。

Dong等人(2019)的研究表明, 甘薯储藏根发育过程中不同激素的变化趋势存在差异, IAA、GA以及脱落酸的含量在储藏根发育初期下降, 但细胞分裂素(cytokinin, CTK)的含量则随储藏根的发育持续升高。由于IAA和JA等激素被认为是调控根伸长过程的重要激素, 而甘薯储藏根的发育的前提是根伸长过程的终止, 因此在甘薯储藏根的发育初期, 上述几种激素的含量呈现出下降趋势。

2.2 基因调控

甘薯储藏根的发育过程与次生壁的形成密切相关。植物次生壁的形成过程十分复杂, 许多基因参与了对这一过程的调控。Wang等人(2015)利用包含39 724个基因的芯片对甘薯根的不同发育阶段相关基因进行了转录组分析, 发现根发育的每个阶段或时期仅具有少量时序特异性基因, 并指出编码DA1相关蛋白的基因、*IbBEL1*等参与根发育的调控因子以及MYB84等转录因子在甘薯块根形成和发育过程中发挥关键的调节作用。

甘薯储藏根的发育很大程度上可以看作是根部次生壁的发育。在植物次生壁形成和发育的过程中, 许多转录因子发挥了重要的调控作用。NAC转录因子是一类典型的转录开关因子, 其可激活MYB转录因子等多级转录网络, 进而对木质素、纤维素以及半纤维素的合成过程进行调控(黄成和李来庚2016)。甘薯储藏根木质化过高不利于其生物质能源利用, 因此对甘薯储藏根次生壁进行改造的主要方向是降低其木质素含量以及木质部导管的形成。VNI2是含NAC结构域的转录抑制子, 其表达部位与VND7高度重合, 前者可以通过与VND7相互作用来抑制后者的表达, 进而负调控木质部导管的形成(Yamaguchi等2010)。除VNI2外, 还存在其他调控因子参与负调控甘薯储藏根的过程。Noh等(2013)发现, *IbEXPI*是在甘薯储藏根发育过程中的一个重要的负调控因子, 其通过抑制次生木质部和形成层细胞的增殖来抑制储藏根的初始增厚生长, 从而在甘薯储藏根的形成中起负调控作用。

木质素的含量一定程度上影响着组织的木质化程度, 4-香豆酸辅酶A连接酶(4-coumarate: coenzyme A ligase, 4CL)、阿魏酸-5-羟化酶(ferulate 5-hydroxylase, F5H)、肉桂酸-4-羟化酶(cinnamate 4-hydroxylase, C4H)和苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)等在木质素合成过程中起到了重要作用。在甘薯中, *C4H*、*PAL*以及*4CL*在须根和牛蒡根中有较高的表达(吴银亮等2017)。在山杨(*Populus davidiana*)中同时上调*F5H*和下调*4CL*的表达, 会使木质素的含量下降40%, 但纤维素含量会上升约14%(Li等2003), 相似的情况出现在Hu等(1999)的研究中, 这可能是植物对木质素含量下调的一种代偿机制。Wang等(2016b)的研究中, 过表达玉米*Lc*基因会抑制甘薯储藏根膨大, *C4H*以及*4CL*等表达量被显著上调, 这表明木质素合成过程和淀粉合成过程之间存在一定的竞争关系。

2.3 甘薯储藏根淀粉合成机制

淀粉是甘薯最主要的光合同化物储存形式, 主要在储藏根中进行转化和积累。高等植物光合源器官合成的蔗糖被装载到韧皮部筛管后, 通过质外体途径和共质体途径长距离运输到“库”器官

中,再经卸载和共质体后运输过程进入“库”细胞中,继而进行后续利用(Lalonde等2004)。Tiessen等(2006)发现,在马铃薯中存在一种调节蔗糖供应和淀粉合成之间关系的机制,即马铃薯块茎淀粉合成受到ADP-葡萄糖焦磷酸化酶的氧化还原型翻译后修饰调控。类似的调控作用也出现在Zhang等人(2017b)的研究中,该团队通过对甘薯中涉及淀粉和蔗糖代谢的基因表达模式与淀粉和糖含量之间的相关分析,发现蔗糖合成酶和UDP-葡萄糖焦磷酸化酶催化的糖与淀粉的转化过程是甘薯储藏根中积累淀粉的必需步骤,且Ib β FRUCT2可能是甘薯储藏根中淀粉含量的关键调节因子。这些结果均表明蔗糖在储藏根中的异构及活化过程对淀粉的合成至关重要。

在甘薯储藏根中,蔗糖主要被合成为淀粉储存在薄壁细胞内,颗粒结合型淀粉合成酶(granule-bound starch synthase, GBSS)和淀粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)等淀粉合成的关键酶在该过程中起到了重要作用。前者主要催化直链淀粉的合成,而后者则是在支链淀粉的合成中起调控作用(Denyer等2001)。发酵产业中,不同产品的生产对直链淀粉和支链淀粉的比例和纯度要求不同。支链淀粉含量高的淀粉称为糯性淀粉,其具有溶解度高、易糊化、淀粉糊具有透明度较高等特点,可作为乙醇等发酵产品的原料;而直链淀粉含量较高的淀粉则相对不易糊化、抗消化能力强、具有较好的成膜性,所以可用来生产性能优异的淀粉基材料。

近年来一些课题组致力于通过现代生物技术手段对薯类作物的直链淀粉和支链淀粉的比例进行调控,试图培育一些专用型品种。Schwall等(2000)通过抑制马铃薯SBE酶活性,显著减少了块茎中的支链淀粉含量,得到了高直链含量淀粉。Zhou等(2015)以优质淀粉型甘薯品种‘徐薯22’为材料,通过RNAi技术抑制了GBSSI和SBEs基因的表达,分别得到了糯性和高直链淀粉含量的转基因株系,通过对上述转基因株系淀粉理化性质的研究,发现SBEs下调的转基因甘薯直链淀粉含量远高于野生型对照,且上述转基因甘薯淀粉的平均粒径、长链淀粉含量均有不同程度的增加,这直

接引起了其淀粉糊化性质的改变,导致其淀粉颗粒的结晶度降低、提高了淀粉与碘的亲合力。这表明利用现代生物技术对甘薯的相关代谢过程进行改造是大量获得特定类型淀粉的一条重要途径。

甘薯淀粉的合成和降解过程往往会对其其他物质的代谢产生影响,进而平衡代谢产物间的关系。Wang等(2016b)的研究结果表明,在甘薯中异源表达玉米Lc基因会导致甘薯中木质素含量升高,同时,叶片和贮藏根中 β -淀粉酶基因表达的增加加速了淀粉的降解、提高了糖的利用效率,这说明木质素代谢可对甘薯储藏根的早期发育产生影响。

在紫薯中,淀粉的降解可能更利于花青素的形成。Wang等(2016c)通过比较蛋白质组学的方法,利用MALDI-TOF/TOF-MS技术从紫薯中鉴定出了11种与淀粉代谢和糖酵解过程相关的蛋白质,发现紫薯中有丰富的淀粉磷酸化酶和磷酸葡萄糖变位酶,可促进花青素前体的合成。这表明甘薯淀粉代谢与某些次生代谢物的代谢过程间存在一定联系。

3 总结与展望

目前国内的甘薯栽培种品类繁多,且种植地的气候及栽培习惯差异较大。栽培和育种是甘薯产业发展的两大重要环节,二者间是相辅相成的关系。因此,建立针对不同品种、不同耕地环境的配套栽培措施有利于更好地体现出品种优势,同时,合理栽培又能为相关育种工作提供参考。目前,甘薯大范围种植对水分、肥料等外部因素的需求尚缺乏统一标准。所以,针对甘薯不同种植地区的环境特点,建立成熟的配套栽培技术是甘薯产业发展过程中尚待完善和解决的一个关键问题。

薯块产量是甘薯最主要的农艺性状之一,其可通过水分运筹、肥料调控以及改进栽培措施等方式提高。在这当中,块根重量的增加是光合产物累积的结果,如何通过肥料、水分以及栽培方式等措施调控光合产物的“源”-“库”-“流”关系、促进光合同化物在甘薯储藏根中的积累、提高光合同化物的质量,是目前甘薯育种和栽培生产中的重要方向。

近年来,合成生物学领域取得了突破性的进展。前人通过改造水稻、小麦等作物的特定代谢途径,显著提高了其光合同化物的积累量,这对作物产量的提高具有重要的推动作用。因此,在充分理清淀粉合成与其他次生代谢物合成过程之间的关系的基础上,如何通过生物技术手段对甘薯淀粉合成与运输过程相关的代谢途径进行改造,进一步提高甘薯储藏根光合同化物积累的数量和质量是未来甘薯遗传育种与甘薯生物技术的一个重要方向。

甘薯产量的提高与其“库”器官的容量有着紧密的关系,而甘薯储藏根的膨大程度是决定“库”器官容量的重要因素之一。基于此,解析储藏根发育过程中激素和转录因子共同调节的分子机制、通过生物技术手段促进储藏根的膨大和发育进程等方面的工作还有待进一步研究。

参考文献(References)

- Adeyeye AS, Akanbi WB, Sobola OO, et al (2016). Comparative effect of organic and in-organic fertilizer treatment on the growth and tuberyield of sweet potato (*Ipomea batata* L). *Intl J Sustain Agric Res*, 3 (3): 54–57
- Boschetti NG, Quintero CE, Giuffrè L (2009). Phosphorus fractions of soils under *Lotus corniculatus* affected by different phosphorus fertilizers. *Biol Fert Soils*, 45 (4): 379–384
- Chakraborty D, Nair VD, Chrysostome M, et al (2011). Soil phosphorus storage capacity in manure-impacted Alaquods: implications for water table management. *Agric Ecosystems Environ*, 142 (3): 167–175
- Chen Q, Sun J, Zhai Q, et al (2011). The basic helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses *PLETHORA* expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (9): 3335–3352
- Chen X, Kou M, Tang Z, et al (2017). The use of humic acid urea fertilizer for increasing yield and utilization of nitrogen in sweet potato. *Plant Soil Environ*, 63 (5): 201–206
- Chen XG, Ding YF, Tang ZH, et al (2015). Suitable nitrogen rate for storage root yield and quality of sweet potato. *Pant Nutr Fert Sci*, 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]
- Dai QW, Niu FX, Sun J, et al (2016). Changes analysis of sweet potato production and consumption structure in China. *J Agric Sci Tech*, 18 (3): 201–209 (in Chinese with English abstract) [戴起伟, 钮福祥, 孙健等(2016). 我国甘薯生产与消费结构的变化分析. *中国农业科技导报*, 18 (3): 201–209]
- Denyer K, Johnson P, Zeeman S, et al (2001). The control of amylose synthesis. *J Plant Physiol*, 158 (4): 479–487
- Dong J, Peng G, Ju X (2017). Potassium partitioning and redistribution as a function of K-use efficiency under K deficiency in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Field Crops Res*, 211: 147–154
- Dong T, Zhu M, Yu J, et al (2019). RNA-Seq and iTRAQ reveal multiple pathways involved in storage root formation and development in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *BMC Plant Biol*, 19 (1): 136
- Dou HL, Shi YX, Liu Q, et al (2017). Effects of nitrogen application on yield and nitrogen use efficiency of sweet potato under different soil fertility. *J Soil Water Conserv*, 31 (4): 235–240 (in Chinese with English abstract) [窦怀良, 史衍玺, 刘庆等(2017). 不同土壤肥力水平下施氮对甘薯产量与氮肥利用率的影响. *水土保持学报*, 31 (4): 235–240]
- Du QF, Shang LL, Han JJ, et al (2017). Effects of water retaining agent on early growth and yield of sweet potato in greenhouse. *Shandong Agric Sci*, 49 (2): 81–84 (in Chinese with English abstract) [杜清福, 商丽丽, 韩俊杰等(2017). 保水剂对温室栽培甘薯前期生长及产量的影响. *山东农业科学*, 49 (2): 81–84]
- Fan W, Deng G, Wang H, et al (2015). Elevated compartmentalization of Na^+ into vacuoles improves salt and cold stress tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Physiol Plantarum*, 154 (4): 560–571
- Fan ZM, Xing FW, Zhu YL, et al (2015). Analysis of the curve of sweet potato planting area in china and its influencing factors. *J Anhui Agri Sci*, 43 (27): 309–311, 315 (in Chinese with English abstract) [范泽民, 邢凤武, 朱玉灵等(2015). 中国甘薯种植面积曲线拐点与影响因素分析. *安徽农业科学*, 43 (27): 309–311, 315]
- Firon N, Labonte D, Villordon A, 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 (1): 460–460
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, et al (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry (Dordrecht)*, 70 (2): 153–226
- Gao LY, Fang ZG, Shi YX (2014). Effects of nitrogen application on yield, quality and nitrogen utilization of fresh-eating sweet potato. *Acta Agric Boreali-Sin*, 29 (6): 189–194 (in Chinese with English abstract) [高璐阳, 房增国, 史衍玺(2014). 施氮量对鲜食型甘薯产量、品质及氮素利

- 用的影响. 华北农学报, 29 (6): 189–194]
- Gong Q, Wang X, Hou M, et al (2015). Effects of salt stress on photosynthetic properties and dry matter accumulation of purple sweetpotato. *Southwest China J Agric Sin*, 28 (5): 1986–1991 (in Chinese with English abstract) [龚秋, 王欣, 后猛等(2015). 盐胁迫对紫甘薯光合特性及干物质积累的影响. 西南农业学报, 28 (5): 1986–1991]
- Hahn A, Zimmermann R, Wanke D, et al (2008). The root cap determines ethylene-dependent growth and development in maize roots. *Mol Plant*, 1 (2): 359–367
- He Y, Ye Q, Xu JM (2016). Pollution prevention and control of farmland soil polluted by organic and biological contaminants. *Plant Physiol J*, 52 (12): 1771–1772 (in Chinese with English abstract) [何艳, 叶琦, 徐建明(2016). 农田有毒有害化学/生物污染与防控机制研究. 植物生理学报, 52 (12): 1771–1772]
- Hirano K, Ueguchi-Tanaka M, Matsuoka M (2008). GID1-mediated gibberellin signaling in plants. *Trends Plant Sci*, 13 (4): 192–199
- Hu WJ, Harding SA, Lung J, et al (1999). Repression of lignin biosynthesis promotes cellulose accumulation and growth in transgenic trees. *Nat Biotech*, 17 (8): 808–812
- Huang C, Li LG (2016). Research progress on regulation of plant secondary cell wall thickening. *Plant Physiol J*, 52 (1): 8–18 (in Chinese with English abstract) [黄成, 李来庚(2016). 植物次生细胞壁加厚调控研究进展. 植物生理学报, 52 (1): 8–18]
- International Potato Center (2000). Roots and tubers in the global food system: a vision statement to the year 2020. *Roots & Tubers in the Global Food System A Vision Statement to the Year*, 80 (22): 702–835
- Jia ZD, Ma PY, Bian XF, et al (2016). Effects of different phosphorus application rates on dry matter accumulation and N, P, K absorption and utilization in sweetpotato. *Southwest China J Agric Sin*, 29 (6): 1358–1365 (in Chinese with English abstract) [贾赵东, 马佩勇, 边小峰等(2016). 不同施磷水平下甘薯干物质积累及其氮磷钾养分吸收特性. 西南农业学报, 29 (6): 1358–1365]
- Jiang Y, Shi CY, Wang ZZ, et al (2014). Effects of plastic film mulching on arable layer soil temperature, moisture and yield of sweet potato. *Chin J Eco-Agric*, 22 (6): 627–634 (in Chinese with English abstract) [江燕, 史春余, 王振振等(2014). 地膜覆盖对耕层土壤温度水分和甘薯产量的影响. 中国生态农业学报, 22 (6): 627–634]
- Kaupa P, Rao BKR (2014). Nitrogen mineralization and efficiency from co-applied animal manures and mineral fertilizer in sweetpotato under humid tropical conditions. *Field Crops Res*, 168: 48–56
- Kim SH, Mizuno K, Fujimura T (2002). Isolation of MADS-box genes from sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) expressed specifically in vegetative tissues. *Plant Cell Physiol*, 43 (3): 314
- Koodi S, Singh SP, Rolaniya MK, et al (2017). Effect of NPK, FYM and vermicompost on growth, yield and quality of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.). *Chem Sci Rev Lett*, 6 (21): 495–499
- Ku YS, Huang YS, Wang YS, et al (2008). *IbMADS1* (*Ipomoea batatas MADS-box1* gene) is involved in tuberous root initiation in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Ann Bot*, 102 (1): 57–67
- Lalonde S, Wipf D, Frommer WB (2004). Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 341–372
- Lewis DR, Negi S, Sukumar P, et al (2011). Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development*, 138 (16): 3485
- Li K, Yu R, Fan LM, et al (2016). DELLA-mediated PIF degradation contributes to coordination of light and gibberellin signalling in *Arabidopsis*. *Nat Comm*, 7: 11868
- Li L, Zhou Y, Cheng X, et al (2003). Combinatorial modification of multiple lignin traits in trees through multigene cotransformation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (8): 4939–4944
- Li XY, Zhu HB, Liu G, et al (2012). Effects of plastic film mulching of sweet potato on in-row temperature and yield. *Crops*, 1: 121–123 (in Chinese with English abstract) [李雪英, 朱海波, 刘刚等(2012). 地膜覆盖对甘薯垄内温度和产量的影响. 作物杂志, 1: 121–123]
- Liu HJ, Shi CY, Chai SS, et al (2015). Effect of different potassium application time on the vigor of photosynthate transportations of edible sweet potato (*Ipomoea batata* L.). *Plant Nutr Fert Sci*, 21 (1): 171–180 (in Chinese with English abstract) [柳洪鹃, 史春余, 柴沙沙等(2015). 不同时期施钾对甘薯光合产物运转动力的调控. 植物营养与肥料学报, 21 (1): 17–1180]
- Liu M, Zhang H, Fang X, et al (2018). Auxin acts downstream of ethylene and nitric oxide to regulate magnesium-deficiency-induced root hair development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 59 (7): 1452–1465
- Liu Z, Chen X, Jing Y, et al (2014). Effects of biochar amendment on rapeseed and sweet potato yields and water stable aggregate in upland red soil. *Catena*, 123: 45–51
- Ma RN, Liu Q, Li H, et al (2017). Impact of phosphorus deficiency stress on root development and nutrient absorption of sweet potato. *Acta Agric Boreali-Sin*, 32 (5): 171–176 (in Chinese with English abstract) [马若囡, 刘庆, 李欢等(2017). 缺磷胁迫对甘薯前期根系发育及养分吸收的影响. 华北农学报, 32 (5): 171–176]
- Ma Z, Wang XJ, Sun ZQ, et al (2016). Suitable nitrogen fer-

- tilizer rate for foliar spray of uniconazole in sweet potato. *Pant Nutr Fert Sci*, 22 (5): 1433–1440 (in Chinese with English abstract) [马征, 王学君, 孙泽强等(2016). 甘薯喷施烯效唑的适宜氮水平研究. *植物营养与肥料学报*, 22 (5): 1433–1440]
- Marti HR, Mills HA (2002). Nitrogen and potassium nutrition affect yield, dry weight partitioning, and nutrient-use efficiency of sweet potato. *Comm Soil Sci Plant Anal*, 33 (1–2): 287–301
- Mukhongo RW, Tumuhairwe JB, Ebanyat P, et al (2017). Combined application of biofertilizers and inorganic nutrients improves sweet potato yields. *Front Plant Sci*, 8: 219
- Ning YW, Ma HB, Xu XJ, et al (2013). Effects of deficiency of N, P, or K on growth traits and nutrient uptakes of sweetpotato at early growing stage. *Sci Agric Sin*, 46 (3): 486–495 (in Chinese with English abstract) [宁运旺, 马洪波, 许仙菊等(2013). 氮磷钾缺乏对甘薯前期生长和养分吸收的影响. *中国农业科学*, 46 (3): 486–495]
- Ning YW, Ma HB, Zhang H, et al (2015). Response of sweetpotato in source-sink relationship establishment, expanding, and balance to nitrogen application rates. *Acta Agron Sin*, 41 (3): 432–439 (in Chinese with English abstract) [宁运旺, 马洪波, 张辉等(2015). 甘薯源库关系建立、发展和平衡对氮肥用量的响应. *作物学报*, 41 (3): 432–439]
- Noh SA, Lee HS, Kim YS, et al (2013). Down-regulation of the *IbEXPI* gene enhanced storage root development in sweetpotato. *J Exp Bot*, 64 (1): 129–142
- Orman-Ligeza B, Parizot B, Gantet PP, et al (2013). Post-embryonic root organogenesis in cereals: branching out from model plants. *Trends Plant Sci*, 18 (8): 459–467
- Plaxton WC, Tran HT (2011). Metabolic Adaptations of Phosphate-Starved Plants. *Plant Physiol*, 156 (3): 1006–1015
- Qu HJ, Shen XS, Huang G, et al (2015). Effects of planting density on dry matter production of purple sweetpotato under intercropping pattern of maize and sweetpotato. *Chin Agric Sci Bull*, 31 (12): 127–132 (in Chinese with English abstract) [屈会娟, 沈学善, 黄钢等(2015). 套作条件下种植密度对紫色甘薯干物质生产的影响. *中国农学通报*, 31 (12): 127–132]
- Ramaekers L, Remans R, Rao IM, et al (2010). Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. *Field Crops Res*, 117 (2–3): 169–176
- Ramaiah M, Jain A, Raghothama KG (2014). *Ethylene Response Factor070* regulates root development and phosphate starvation-mediated responses. *Plant Physiol*, 164 (3): 1484–1498
- Saqib M, Khalid MF, Hussain S, et al (2017). Effect of water stress and planting system on growth, yield and quality of sweet potato. *Acta Sci Pol-Hortoru*, 16 (6): 201–210
- Schwall GP, Safford R, Westcott RJ, et al (2000). Production of very-high-amylose potato starch by inhibition of SBE A and B. *Nat Biotech*, 18 (5): 551–554
- Siqinbatu, Kitaya Y, Hirai H, et al (2013). Effects of water contents and CO₂ concentrations in soil on growth of sweet potato. *Field Crops Res*, 152 (10): 36–43
- Smalle J, Haegman M, Kurepa J, et al (1997). Ethylene can stimulate *Arabidopsis* hypocotyl elongation in the light. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (6): 2756–2761
- Sun Z, Shi CY, Liu GL, et al (2016). Effect difference of potassium fertilizer on leaf photosynthetic characteristics and storage root yield of sweet potato under drought stress and normal water condition. *Plant Nutr Fert Sci*, 22 (4): 1071–1078 (in Chinese with English abstract) [孙哲, 史春余, 刘桂玲等(2016). 干旱胁迫与正常供水钾肥影响甘薯光合特性及块根产量的差异. *植物营养与肥料学报*, 22 (4): 1071–1078]
- Tanimoto M, Roberts K, Dolan L (2010). Ethylene is a positive regulator of root hair development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 8 (6): 943–948
- Tiessen A, Hendriks JHM, Stitt M, et al (2002). Starch synthesis in potato tubers is regulated by post-translational redox modification of adp-glucose pyrophosphorylase: a novel regulatory mechanism linking starch synthesis to the sucrose supply. *Plant Cell*, 14 (9): 2191–2213
- Villordon AQ, Ginzberg I, Firon N (2014). Root architecture and root and tuber crop productivity. *Trends Plant Sci*, 19 (7): 419–425
- Wang B, Zhai H, He S, et al (2016a). A vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter gene, *IbNHX2*, enhances salt and drought tolerance in transgenic sweetpotato. *Sci Hortic*, 201: 153–166
- Wang G, Xiao Q, Yi YJ, et al (2014). Alleviatory Function of exogenous calcium in responses of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) seedlings to NaCl stress. *Plant Physiol J*, 50 (3): 338–346 (in Chinese with English abstract) [王刚, 肖强, 衣艳君等(2014). 甘薯幼苗对NaCl胁迫的生理响应及外源钙的缓解效应. *植物生理学报*, 50 (3): 338–346]
- Wang H, Yang J, Zhang M, et al (2016b). Altered phenylpropanoid metabolism in the maize *Lc*-expressed sweet potato (*Ipomoea batatas*) affects storage root development. *Sci Rep*, 6: 18645
- Wang JD, Wang HY, Xu XJ, et al (2016). Different responses to potassium stress between sweet potato genotypes with high and low potassium use efficiencies. *Soils*, 48 (1): 42–47 (in Chinese with English abstract) [汪吉东, 王火焰, 许仙菊等(2016). 低钾胁迫下不同钾效率甘薯的钾吸收利用规律研究. *土壤*, 48 (1): 42–47]
- Wang QM, Zhang LM, Wang ZL (2005). Formation and thickening of tuberous roots in relation to the endogenous

- hormone concentrations in sweetpotato. *Sci Agric Sin*, 38 (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*, 38 (12): 2414–2420]
- Wang S, Pan D, Lü X, et al (2016c). Proteomic approach reveals that starch degradation contributes to anthocyanin accumulation in tuberous root of purple sweet potato. *J Proteomics*, 143: 298–305
- Wang SY, Li H, Liu Q, et al (2017). Effect of potassium application on root grow and yield of sweet potato and its physiological mechanism. *Acta Agron Sin*, 43 (7): 1057–1066 (in Chinese with English abstract) [汪顺义, 李欢, 刘庆等(2017). 施钾对甘薯根系生长和产量的影响及其生理机制. *作物学报*, 43 (7): 1057–1066]
- Wang XC, Yang WY, Deng XY, et al (2015). Differences of dry matter accumulation and distribution of maize and their responses to nitrogen fertilization in maize / soybean and maize/sweetpotato relay intercropping systems. *Plant Nutr Fert Sci*, 21 (1): 56–57 (in Chinese with English abstract) [王小春, 杨文钰, 邓小燕等(2015). 玉米/大豆和玉米/甘薯模式下玉米干物质积累与分配差异及氮肥的调控效应. *植物营养与肥料学报*, 21 (1): 46–57]
- Wang Z, Fang B, Chen X, et al (2015). Temporal patterns of gene expression associated with tuberous root formation and development in sweetpotato (*Ipomoea batatas*). *BMC Plant Biol*, 15 (1): 180
- Wu YL, Wang HX, Yang J, et al (2017). Advances in storage root development and regulation in sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]. *Plant Physiol J*, 53 (5): 749–757 (in Chinese with English abstract) [吴银亮, 王红霞, 杨俊等(2017). 甘薯储藏根形成及其调控机制研究进展. *植物生理学报*, 53 (5): 749–757]
- Xu JM, Meng J, Liu XM, et al (2018). Control of heavy metal pollution in farmland of china in terms of food security. *Bull Chin Acad Sci*, 33 (2): 153–159 (in Chinese with English abstract) [徐建明, 孟俊, 刘杏梅等(2018). 我国农田土壤重金属污染防治与粮食安全保障. *中国科学院院刊*, 33 (2): 153–159]
- Yamaguchi M, Ohtani M, Mitsuda N, et al (2010). VND-INTERACTING2, a NAC domain transcription factor, negatively regulates xylem vessel formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 22 (4): 1249–1263
- Yan H, Li Q, Park SC, et al (2016). Overexpression of *CuZn-SOD* and *APX* enhance salt stress tolerance in sweet potato. *Plant Physiol Biochem*, 109: 20–27
- Yang XE, Yang JX, Liu WM, et al (2004). Potassium internal use efficiency relative to growth vigor, potassium distribution, and carbohydrate allocation in rice genotypes. *J Plant Nutr*, 27 (5): 837–852
- Yong TW, Xiang DB, Zhang J, et al (2011). Analysis of the nitrogen uptake and utilization efficiency and N fertilizer residual effect in the wheat-maize-soybean and wheat-maize-sweet potato relay strip intercropping. *Acta Pratac Sci*, 20 (6): 34–44 (in Chinese with English abstract) [雍太文, 向达兵, 张静等(2011). 小麦/玉米/大豆和小麦/玉米/甘薯套作的氮素吸收利用及氮肥残效研究. *草业学报*, 20 (6): 34–44]
- Yu LH, Miao ZQ, Qi GF, et al (2014). MADS-Box transcription factor AGL21 regulates lateral root development and responds to multiple external and physiological signals. *Mol Plant*, 7: 1653–1669
- Zhang H, Zhang Q, Zhai H, et al (2017a). Transcript profile analysis reveals important roles of jasmonic acid signaling pathway in the response of sweet potato to salt stress. *Sci Rep*, 7: 40819
- Zhang H, Zhu LD, Ning YW, et al (2014). Effect of water deficit condition on water use efficiency and carbon isotope discrimination in sweet potato. *Soils*, 46 (5): 806–813 (in Chinese with English abstract) [张辉, 朱绿丹, 宁运旺等(2014). 土壤水分条件对甘薯水分利用效率和稳定性碳同位素影响. *土壤*, 46 (5): 806–813]
- Zhang HY, Duan WX, Xie BT, et al (2018). Effects of drought stress at different growth stages on endogenous hormones and its relationship with storage root yield in sweetpotato. *Acta Agron Sin*, 44 (1): 126–136 (in Chinese with English abstract) [张海燕, 段文学, 解备涛等(2018). 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*, 44 (1): 126–136]
- Zhang K, Wu Z, Tang D, et al (2017b). Comparative transcriptome analysis reveals critical function of sucrose metabolism related-enzymes in starch accumulation in the storage root of sweet potato. *Front Plant Sci*, 8: 914
- Zhang LJ, Li HB, Sun ZM, et al (2017). Physiological mechanism of enhanced salt stress tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) with overexpression of *IbOr* gene. *Chin J Appl Environ Biol*, 35 (1): 540–545 (in Chinese with English abstract) [张丽娟, 李红兵, 孙振玫等(2017). 过表达 *IbOr* 基因甘薯增强抗盐性的生理机制. *应用与环境生物学报*, 35 (1): 540–545]
- Zhang LM, Wang QM, Zhang HY (2015). *Shandong sweet Potato Resources and Varieties*. Beijing: Chinese Agricultural Science and Technology Press, 2–6 (in chinese) [张立明, 王庆美, 张海燕(2015). 山东甘薯资源与品种. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2–6]
- Zhou W, Yang J, Hong Y, et al (2015). Impact of amylose content on starch physicochemical properties in transgenic sweet potato. *Carbohydr Polym*, 122: 417–427
- Zhu C, Gan L, Shen Z, et al (2005). Interactions between jasmonates and ethylene in the regulation of root hair development in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 57 (6): 1299–1308

Advances in research on cultivation characteristics and storage root development of sweet potato (*Ipomoea batatas*)

SHI Zhipeng^{1,2}, XU Wenfeng¹, XU Chuanjie¹, ZHOU Xiaoyan^{1,*}

¹College of Life Sciences, Linyi University, Linyi, Shandong 276005, China

²College of Life Sciences, Qilu Normal University, Jinan 250013, China

Abstract: As one of the major food crop, sweet potato (*Ipomoea batatas*) has a long history of cultivation because of its adaptability and wide planting range. This article mainly summarized the current germ plasm resources of sweet potato, and focused on combing and summarizing the current progress in research on cultivation and storage of sweetpotato. This paper also analyzed the outstanding problems faced by the current sweetpotato planting production. It can provide references for future sweetpotato planting, genetic breeding and producing.

Key words: sweet potato; fertilizer; cultivation; storage root; regulation

Received 2019-05-06 Accepted 2020-05-07

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31301379), Shandong Agricultural Major Application Technology Innovation Project (SZZX1301), National Student's Platform for Innovation and Entrepreneurship Training Program (201910452161), and Linyi University Science and Technology Project (LYDX2016BS0076).

*Corresponding author (lysyzy@163.com).