

内源激素基因和生化物质调控 马铃薯块茎休眠的研究进展

查秋艳 王雪 王少阳 吴永超 刘浩 李俊花 邓纲
(云南大学资源植物研究院,昆明 650000)

摘要:马铃薯是中国四大粮食作物之一,其块茎休眠与发芽特性对马铃薯的播种培育和生产加工均有影响,但目前对于控制块茎休眠和萌发的相关基因及其分子机制的认识尚不深入,制约着中国马铃薯块茎产量的提高与品质的改良。深入研究马铃薯块茎的形成机理对马铃薯产量和品质的改善都有重要意义。从植物激素基因、生化物质(蛋白质、酶、酚类)等方面对马铃薯块茎休眠和萌发的研究进展进行综述,为块茎休眠和发芽调控机制研究、马铃薯种植、贮藏保鲜与产业化发展提供参考。

关键词:马铃薯;休眠;萌发;植物激素基因;生化物质

Research Progress in Regulation of Potato Tuber Dormancy by Endogenous Hormone Genes and Biochemical Substances

ZHA Qiu-yan, WANG Xue, WANG Shao-yang, WU Yong-chao, LIU Hao, LI Jun-hua, DENG Gang
(School of Agriculture, Yunnan University, Kunming 650000)

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)为全球第三大主粮作物,属于茄科茄属非谷类作物。马铃薯块茎

基金项目:云南省自然科学基金(202201AT070150)

通信作者:邓纲

能和劳动利用率,保障春季持续稳定生产。此外,在茶园引种叶色特异茶树品种应考虑种植面积、田间管理技术、加工技术问题,挖掘叶色特异茶树品种保健功能成分,开发适制茶类产品,增加企业利润。

3.3 加快扩建繁育基地,配套技术服务 根据基础、技术、资源等比较优势,扩建茶树母本园和繁育基地。重点支持具有一定基础的育种企业与种苗生产繁育企业合作,满足省内对优势自育品种的种苗需求。针对推广栽植的优势自育品种,集成配套生产技术,在选育适宜机采茶树新品种的同时,开展机采树冠培育、人工智能采摘、机采名优茶加工等方面研究,降低春茶生产劳动力需求。通过技术培训示范,提高建园管园水平,探索开展针对优势自育品种建园的社会化服务,确保良种快速成园投产。

是粮菜兼用和工业加工原料作物,营养丰富,在全世界广泛种植,为保障粮食安全发挥了重要作用。马铃薯主要通过块茎进行无性繁殖,休眠和发芽是块茎的关键生理特性,影响马铃薯的生长和产量。马

参考文献

- [1] 江苏省地方志编纂委员会. 江苏省志:园艺志. 南京:江苏古籍出版社,2003
- [2] 汤茶琴,徐德良,周静峰,邵元海,田晓兰,李明玉,蒋友成. 江苏省茶树品种分布现状分析. 中国茶叶,2009(1): 24-25
- [3] 杨亚军,梁月荣. 中国无性系茶树品种志. 上海:上海科学技术出版社,2014
- [4] 王磊,陈佳,邓慧群. 广西茶树种业的现状及发展对策. 中国园艺文摘,2016,32(1): 218-219,226
- [5] 王新超,王璐,郝心愿,曾建明,杨亚军. 中国茶树遗传育种40年. 中国茶叶,2019,41(5): 1-6
- [6] 宁静,杨阳,梁国强,刘振,赵洋,钟兴刚. 嫁接技术在茶树上的应用研究与展望. 茶叶通讯,2014,41(1): 30-33
- [7] 马林龙,曾慧莹,曹丹,刘艳丽,李叶云,金孝芳. 茶树嫁接技术及其对茶树的影响研究进展. 中国茶叶,2022,44(2): 18-23

(收稿日期:2022-10-09)

铃薯块茎休眠和发芽受遗传背景和环境因素共同影响,控制块茎休眠和发芽的具体基因和分子机制目前还不清楚。本研究重点综述了植物内源激素相关基因在休眠中的作用。此外,植物内源激素在打破块茎休眠或延迟块茎休眠期中除了受基因的调控外,蛋白质、酶、碳水化合物等生物物质在休眠解除过程中也起着重要作用,因此本文也对以上因素进行了综述。

1 内源激素基因对马铃薯块茎休眠与萌发的调控

休眠是植物对间歇性生存环境限制产生的一种生理适应,使物种能够继续生存、发展和进化。休眠一般分为内休眠(自然休眠)、类休眠和生态休眠,其过程包括诱导、维持、启动和萌发4个阶段^[1]。块茎休眠是一系列复杂的生理状态,收获后的马铃薯块茎进入休眠阶段,需低温保存半年以下才能种植或满足生鲜市场和工业加工的需要,在此期间通过调节内源激素含量来打破休眠。缩短休眠期会导致块茎质量下降和干物质损失,影响其经济价值。而通过基因工程技术调控马铃薯块茎的休眠与发芽是解决马铃薯休眠问题的重要有效途径之一。利用 Illumina RNA 测序技术获得块茎休眠过程差异表达的基因,共鉴定出 7728 个(共计 26639 个)基因在马铃薯块茎的休眠期(DT)、休眠解除期(DRT)、萌芽期(ST)出现差异表达。并且发现与生长素(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTK)等相关表达基因 3450 个主要在 DT 和 DRT 上调,2462 个基因下调;乙烯(ETH)和脱落酸(ABA)等 2141 个相关表达基因主要在 DRT 和 ST 上调,1744 个基因下调^[2-3]。这些基因为马铃薯休眠调控提供了大量备选参考基因。

1.1 生长素(IAA)相关基因 植物 IAA 可以促使植物生长发育,内源 IAA 含量会随着马铃薯块茎休眠程度的不同而有所不同,IAA 参与马铃薯块茎启动的发育过程,在块茎发育初期含量升高,而随着块茎的生长发育则表现出持续降低的趋势^[4],Sorice 等^[5]通过对两种不同休眠期的马铃薯品种进行免疫检测分析,发现 IAA 在 2 个基因型中的分布模式相似:在新采收的块茎休眠芽中,IAA 主要积累于顶端分生组织、叶和侧芽原基及其顶端分生组织下的分化维管组织中,而在休眠期结束时,IAA 只在长芽

的腋芽原基中高表达。因此认为 IAA 可能通过促进芽的早期分化来打破休眠。

Faivre-Rampant 等^[6]利用抑制消减杂交方法(SSH)构建了一个块茎顶芽休眠解除后相关上调表达基因富集的 cDNA 文库并根据序列的相似性鉴定得到一个与 IAA 响应因子相关的基因(*ARF*);利用原位杂交研究了 *ARF* 基因在马铃薯块茎顶芽早期发育中的表达模式,特异基因 *ARF6* 不仅在芽顶端的分生组织及周围组织中大量表达,也在初生形成层、维管组织、侧生分生组织及叶原基中表达,而在马铃薯休眠芽的这些组织中没有检测到 *ARF* 基因表达;当分生组织活性重新开始,块茎打破休眠芽开始生长时,*ARF6* 被强烈诱导表达,去除顶端优势 *ARF6* 的表达也显著增加,同时发现 *ARF6* 转录水平与分生组织生长速率相关,由此说明,*ARF6* 基因诱导的表达变化可能通过促进分生组织的分化来参与 IAA 对块茎休眠的调控。Hartmann 等^[7]通过对马铃薯块茎芽的转录组分析,编码生长素生物合成酶、醛加氧酶和 Flavin 单氧酶的转录因子表达水平在萌芽初期明显增加;同时观察到一些 IAA 响应基因和类 *PINI* 生长素转运基因大量被激活。但 IAA 及其相关基因在控制块茎休眠的起始、维持和终止过程中明确的作用机制仍待探究。

1.2 赤霉素(GA)相关基因 GA 是一种重要的四环二萜类化合物,能促使植物细胞伸长和茎的伸长与生长,促进萌发与生长,使作物成熟期提前,并提高产量或改善品质,打破植物休眠等^[8]。在马铃薯块茎的发育中,GA 可诱导休眠的打破和刺激芽的发育及后期的生长。它通过参与马铃薯块茎形成时细胞分裂和细胞骨架的调节、在光周期诱导块茎形成过程中的的信号转导以及碳水化合物的形成等方式调控块茎的发育过程^[9]。从马铃薯芽中分离到 2 个 GA 3b 羟化酶基因: *StGA2ox1*、*StGA2ox2*,其中 *StGA2ox1* 过表达时早期萌芽过程中节间生长长度降低,进而导致植株矮化,由此认为 *StGA2ox1* 对块茎休眠持续时间没有显著影响,但可能在萌发起始过程中发挥关键作用^[10-11]。通过农杆菌介导将 *GA20* 氧化酶基因转化到马铃薯植株中,发现转基因马铃薯块茎休眠期短于对照,*GA20* 氧化酶基因在 STLS1/CaMV35S 启动子的控制下高表达,缩短了块茎休眠期,说明 GA 能够终止块茎休眠、促进块茎

发芽^[7]。反义 *StGA2ox1* 基因转基因马铃薯中 *GA* 表达水平降低,收获的块茎芽比对照更短,但休眠时间无差异^[12-13]。尽管 *GA* 在休眠调控中的作用仍有争议,但已发现无论是通过外源注射还是生物合成基因的异位表达,人工增加 *GA* 都能促进块茎提前发芽。因此,认为 *GA* 可以促进非休眠芽的生长,而不是打破休眠^[14]。

1.3 细胞分裂素(CTK)相关基因 CTK 是块茎休眠与萌芽的有效调节因子,能够促使植物细胞分裂、增强组织吸收能力,促进块茎休眠的打破和芽的生长^[15]。Hemberg^[16] 通过在马铃薯中转化拟南芥编码一种 CTK 失活酶的基因 *CKX*,发现该基因的表达导致芽眼的生长推迟 5~8 周,证实内源 CTK 失活可延长马铃薯块茎休眠期;在转基因系中,在农杆菌 *IPT* 基因的作用下,马铃薯克隆细胞分裂素水平内源性升高,*IPT* 基因的表达显著提高马铃薯转基因植株中玉米素(ZR)的含量,并且在芽生长开始之前,块茎内源的异戊基腺嘌呤 2iP 和 2iPA 的增加,促进匍匐茎和块茎的形成数目,通过增强 CTK 的生物合成,使马铃薯块茎芽休眠期缩短^[17]。*Sho* 基因是马铃薯块茎生长器官中调节 CTK 合成的基因之一,Zubko 等^[18] 发现 *Sho* 基因表达水平高的转基因马铃薯的休眠期缩短,*Sho* 的表达主要与 2iP 的强烈增加有关,同时伴随着玉米素(ZR)的增加,增加了 CTK 的含量。这些转基因植株的块茎种子休眠期明显缩短,并能迅速发芽,促进茎和匍匐茎的发育。上述结果证实了 *CKX*、*IPT*、*Sho* 基因在马铃薯块茎芽生长过程中所起的重要作用。

1.4 乙烯(ETH)相关基因 乙烯是简单、气态的不饱和碳氢化合物植物激素,在大多数物种中,ETH 发挥解除休眠和促进种子萌发的功能^[19]。乙烯响应因子 ERF (Ethylene response factor) 为 AP2/ERF 超家族的亚家族之一,在植物的生长发育、激素调控及对生物与非生物胁迫的响应方面发挥重要作用^[20]。通过获得 *ERF* 转基因马铃薯,发现 *ERF* 基因参与马铃薯块茎休眠的打破,在马铃薯块茎休眠时 *ERF* 基因相对表达量 (<2 μ g) 较低,块茎打破休眠时 *ERF* 表达量相对最高 (>14 μ g),而在芽生长长度超过 2mm,*ERF* 相对表达量下降 (<8 μ g)^[21]。对乙烯信号初级和次级响应的基因(如: *EIR*)的表达也会降低;这些结果表明乙烯信号参与了块茎芽休

眠的维持。1-氨基环丙烷羧酸(ACC)为乙烯产生的前体,ACC 合成酶(ACS)为乙烯合成过程中的关键限速酶,ACC 形成乙烯需要 ACC 氧化酶(ACO)进行催化^[22-23]。刘英^[24] 已将 ACS 和 ACO 转入马铃薯植株中,成功获得了转基因株系,但其在马铃薯休眠期间对乙烯的影响机制尚未明确。从前人的研究中发现,在番茄果实绿熟期,ACS 基因表达量较低,而在果实的红熟期呈现最高的表达水平^[25];且 ACO 的反义转基因的番茄植株的果实贮藏期比野生植株的贮藏期长达 50d 左右^[26]。番茄果实中 ACS 和 ACO 融合的共反义转基因株系中,乙烯的释放量一直在较低水平,且与未转基因对比,贮藏期延长 30~40d^[27]。由此推测,可以通过控制 ACS、ACO 对乙烯的合成速率来调控马铃薯块茎的休眠期。*MADS-box* 基因调控果实成熟过程,与乙烯产生相一致^[28]。虽然马铃薯中缺少证据支持其基因如何影响乙烯产生,但研究人员对 *MADS-box* 转录因子基因中的一个脂氧合酶合成基因 *POTMI-1* 进行了研究^[29],表明 *POTMI-1* 在腋芽、地下匍匐茎顶端及新产生的块茎中转录水平相对较高,在成熟块茎中则相对较低,在发育枝和微块茎发育早期转录水平大幅增加,认为其可能参与休眠和发芽的调控。通过对番茄 *MADS-box* 转录因子基因 *RIN* 和 *SICMB1* 突变体的乙烯含量进行分析,发现突变体中的乙烯产量降低,果实成熟延迟,类胡萝卜素积累。这表明 *MADS-box* 基因参与了乙烯的生物合成过程^[29-30]。

1.5 脱落酸(ABA)相关基因 ABA 对植物休眠诱导起积极的调节作用,参与休眠的维持^[31]。Simko 等^[32] 从分子和基因层面分析表明 ABA 在块茎休眠形成和维持中的重要功能,在与块茎休眠状态相关的 QTL 中,至少有 2 个 QTL 与控制块茎 ABA 含量的位点相同。Destéfano-Beltrán 等^[33] 对马铃薯块茎休眠过程中 ABA 合成和降解酶基因的表达研究进行 RT-qPCR,结果表明,ABA 生物合成 9-顺式-环氧类胡萝卜素双氧合酶基因(*NCED*)及代谢基因 *CYP70A* 等的协同表达,在维持所需马铃薯块茎脱落酸水平中起着决定性作用;在马铃薯块茎休眠后期, *StCYP70a* 基因在分生组织和周皮中被激活,使块茎区 ABA 含量被迫降低;休眠终止后,块茎芽中 ABA 响应基因的表达量显著下降,如编码 BURP 类蛋白质的基因,其中包括 *RD22*;在块茎休眠结束

期,块茎中 ABA 含量的下降是因为 ABA 信号响应基因下调。通过对马铃薯块茎萌发时 ABA 含量的变化及合成代谢基因表达情况,表明在萌发的不同时期 ABA 含量的变化受合成基因 *StNCED1/2* 及代谢基因 *StCYP707A1/2/3* 协调表达的调控^[34],在休眠期分生组织和皮层组织中 ABA 含量与 *StNCED* 基因表达水平呈显著正相关^[35]。尽管 ABA 相关基因对马铃薯休眠维持方面做了不少研究,但在马铃薯中作为发芽抑制物的研究还很少,可通过转基因技术应用用于生产实践中来延长马铃薯的休眠期达到贮藏保鲜的目的。

2 生化物质对马铃薯块茎休眠与萌发的调控

2.1 蛋白质

蛋白质是有机体生存的重要物质,是生物大分子,是构成细胞的基础,是生命活动的重要承担者^[36]。Rappaport 等^[37]发现利用蛋白质合成抑制剂能够抑制马铃薯休眠块茎芽的生长,认为蛋白质在休眠维持中起到重要的作用。目前,蛋白质磷酸化仍是研究马铃薯块茎休眠的重要途径之一,主要涉及线粒体磷酸化蛋白质及块茎发芽过程中磷酸化蛋白质变化。根据磷酸化蛋白质组分析,块茎中线粒体膜上最多的磷酸化蛋白质为 FO/F1ATP 酶^[34,38],磷酸化程度最大的为甲酸脱氢酶(FDH)和丙酮酸脱氢酶(PDH),FDH 磷酸化位点为 Thr76 和 Thr333,PDH 磷酸化位点为 Ser294^[39]。Bernal 等^[40]通过双向电泳比较磷酸化蛋白质组,发现重要的储藏蛋白 Patatin 在块茎发芽过程中也存在磷酸化现象,块茎出芽过程中 Patatin 磷酸化水平升高伴随着自身降解加速。而在块茎发芽过程中油菜素内酯(BR)通过蛋白质磷酸化调控淀粉和蔗糖的代谢,同时以蛋白质磷酸化的方式和 ABA 相互作用^[41]。这些都说明磷酸化蛋白质组分析能有效地揭示蛋白质磷酸化对马铃薯块茎形成和发育的意义,以及激素在蛋白磷酸化中对马铃薯块茎所起的作用。

为了反映不同种质、不同生长时期、不同生产体系块茎蛋白质表达的差异,进而揭示其相关基因的表达调控模式和与块茎形成发育密切相关的代谢网络,可利用马铃薯块茎蛋白质组分析的方法进一步深入研究块茎相关蛋白质。Ronning 等^[42]研究发现,在块茎生长发育过程中,Patatin 蛋白、果胶激酶和肽酶抑制剂、蔗糖合成酶、蛋白酶相应的表达丰度上升。Bauw 等^[43]对马铃薯块茎各个发育阶段

的蛋白质组进行研究,包括块茎萌芽、块茎休眠、块茎成熟、块茎形成、匍匐茎膨大等,找到 109 种差异蛋白质与以上过程相关,分析发现,这些差异表达蛋白各自参与不同的生理过程,包括蛋白质合成和储藏、碳水化合物代谢、抗性及其生长发育等。Bykova 等^[44]利用磷酸化蛋白质组学技术去了解马铃薯块茎中线粒体、内膜、基质的磷酸化蛋白差异,共鉴定出 14 个新的磷酸化作用蛋白,其中 7 个参与三羧酸循环或相关反应,4 个呼吸复合物亚基,Hsp60 与 Hsp90 各 1 个,及 1 个与氧化胁迫有关的超氧化物歧化酶。Lehesranta 等^[45]认为,块茎蛋白由于马铃薯品种差异也会出现明显差别,经过对马铃薯 3 种不同品种:变种、栽培品种与基因改良品种之间的块茎蛋白质进行差异研究,马铃薯变种与栽培品种间检测到 1111 个差异蛋白点,其中有 1077 个差异显著,栽培种与基因改良品种间检测到的 730 个差异蛋白质点中只有 9 个差异显著。将马铃薯块茎蛋白质与栽培种 Kuras 块茎总蛋白质数据库进行匹配,发现在 Kuras 块茎中一些变型的 Patatin 蛋白及 Kunitz 型蛋白酶抑制剂超显性表达,其氨基酸序列也有明显的特异性表达。因此通过研究磷酸化蛋白质以及在不同马铃薯品种中不同休眠阶段或蛋白质的转录水平对蛋白质调控块茎休眠的作用机制具有重要的作用。

2.2 酶

酶是活细胞所形成的、对其底物有较高特异性和较高催化作用的蛋白或 RNA^[46]。酶可以通过进行大量的物质合成和分解来调控马铃薯块茎的休眠和芽的萌发,一般认为块茎在休眠过程中,促进磷酸代谢与能量释放方面发挥重要作用是由于磷酸化酶的产生,因此休眠期间物质消耗较小,淀粉酶水解的主要作用则发生在休眠之后,同时有多种酶参与马铃薯萌发过程,其中包括 ATP 酶、多胺氧化酶和谷氨酰胺合成酶等^[47],但这些酶对马铃薯块茎休眠和萌发过程中的调控作用有关报道还很少。这些酶能够提供能量促进马铃薯块茎的萌发,但是否具有其他多方面的功能尚不清楚,对其主要诱导方式、激活因素及调控路径仍待研究。

2.3 酚类物质

多酚是植物中天然存在的化合物,其化学结构为单个苯环或多个苯环结合单个羟基或多个羟基,能够抵御紫外线或病原体的侵袭,属于植物次生代谢产物^[48]。多酚类物质普遍存在的抗

氧化功能可高效去除氧自由基、保护机体组织免受损伤^[49]。酚类物质的含量随着马铃薯块茎休眠至休眠解除过程中出现相应的变化,因此可能会参与休眠和发芽的调控。酚酸主要以结合态和自由态形式存在于植物体内,而块茎的休眠时间与其自由态的酚酸含量的变化相一致,同时 ABA 含量和自由态的酚酸含量也有相同的变化,但随着块茎休眠的时间减短自由态酚酸含量也随之下降,相反,休眠延长则含量增加。这可能是酚类物质参与马铃薯块茎休眠与萌发的调控所致^[50]。目前已知的酚类物质调控植物休眠的途径有 2 种:一种是通过抑制细胞分裂来控制休眠,从香草酸和香豆酸的研究显示酚类物质能够明显抑制根部的细胞分裂^[51];另一种是通过抑制 rRNA 和蛋白质的合成来控制休眠期^[52]。杨晓玲等^[53]指出,酚类化合物可促使马铃薯块茎的萌芽,由于酚类物质含量随着马铃薯块茎的萌发而逐步升高,但多酚氧化酶活性也随着马铃薯块茎的萌发而呈现下降趋势,使得酚类物质的分解速率减缓从而促进发芽。此外,碳水化合物的变化也是块茎休眠和萌发的另一主要调控途径,因为块茎的萌发需要块茎提供能量,因此一直认为与萌发诱导相关的最主要影响因素是淀粉降解。

2.4 碳水化合物 碳水化合物是一切生物赖以生存的物质基础^[54],马铃薯块茎休眠结束开始萌芽阶段,碳水化合物的代谢起着重要的作用,块茎萌发是通过降解淀粉和蛋白质产生可溶性糖和氨基酸来实现的。蔗糖代谢途径中无机焦磷酸盐(P_{PPi})作为一种辅助因子发挥着至关重要的作用,在 2 个酶促阶段需要 P_{PPi},一个是因葡萄糖焦磷酸化酶的功能使葡萄糖-udp 转化为葡萄糖-1-磷酸;另一个是通过焦磷酸盐-果糖 6-磷酸-1-磷酸转移酶(PFP)的作用使葡萄糖-1-磷酸转化为果糖-6-磷酸(F6P)。无机焦磷酸酶(PPase)是催化 P_{PPi} 水解成 2 种无机磷酸盐(P_i)的普遍存在的酶,P_{PPi} 代谢是蔗糖合成的关键调控位点之一。Sonnewald^[55]提出去除胞质 P_{PPi} 可以抑制蔗糖分解,促进蔗糖合成。碳水化合物在块茎萌芽、从库到源的转化过程中发挥重要的功能,可能与酶、酚类物质的功能相似。

马铃薯块茎休眠调控中,不同内源植物激素相关基因的特性和作用的研究已经取得了一定的进

展。此外,还阐明了块茎碳水化合物代谢和酶的变化。然而,关于植物激素在马铃薯块茎生理和休眠等过程中的作用机制,仍鲜有报道。了解块茎休眠控制的复杂系统仍需要进一步的研究。目前对马铃薯块茎休眠与萌发的调控方式,最主要且应用最广泛抑制块茎发芽的物理方式之一是低温贮藏,同时在马铃薯贮藏保鲜过程中也在不同程度地使用生长激素抑制剂类化学物质,但由于低温贮藏会降低马铃薯质量影响加工品质,化学抑制剂产生一系列问题使人类产生忧虑,并且马铃薯休眠期的长短也会影响块茎的质量和价格。当块茎用作粮菜或加工原料时,长距离运输过程中休眠解除将会造成大量水分和营养物质的损耗;在两季区作为种薯种植时,块茎田间出苗率、整齐度以及产量与块茎的休眠程度有直接关系,较长的休眠使块茎发芽和生长延迟导致最终产量下降。此外,随着技术的革新,近年来从物理化学调控方式逐步过渡到基因工程调控来探索马铃薯块茎的休眠与萌发,但基因工程调控途径还需要进一步研究才能应用到生产实践中。因此,开发一种新型的休眠发芽调控途径,将对马铃薯种植、贮藏保鲜及产业化的新发展提供新思路。

3 结论与展望

马铃薯块茎休眠与萌发的调控是植物育种家的目标,人为调控意义重大。植物激素生物学的许多方面仍未被探索,其他内源调控因子也在不断被认识,如油菜素内酯被认为在休眠的控制和调节中发挥作用。了解内源激素基因互作对马铃薯块茎休眠与发芽的调控还需要更多的研究。(1)识别调节这些激素的生物合成和活性的生化过程。(2)触发它们行动的信号,以及它们在不同的生理过程中的行动模式,包括休眠。这些休眠控制过程,一旦被发现,将有助于采后贮藏防芽技术的改进研究。近年来,在转录组学、代谢组学和通量谱等一系列新出现的实验技术的作用下,转录组学和代谢组学在转录过程的表征方面取得了一些进展。此外,随着近年来分析化学高新技术的发展,如气相色谱与液相色谱及与质谱联用(GC-MS 和 LC-MS),使分析单一植物样品中的大量化合物成为可能。与传统的生化方法相比,这样的代谢谱不仅可以对代谢过程中的系统调节提供更广泛的观点,而且还提供

了一个机会,揭示细胞代谢的新见解,甚至在细胞间室水平上。利用这些方法将有助于对未知代谢物的系统分析和它们之间关系的生物学解释,为将代谢物信息整合到植物生物学的系统研究中提供基础。

参考文献

- [1] Muthoni J, Kabira J, Shimelis H, Melis R. Regulation of potato tuber dormancy : a review. *Australian Journal of Crop Science*, 2014, 8 (5): 754-759
- [2] Liu B, Zhang N, Wen Y, Jin X, Yang J, Si H, Wang D. Transcriptomic changes during tuber dormancy release process revealed by RNA sequencing in potato. *Journal of Biotechnology*, 2015, 198: 17-30
- [3] 司怀军, 刘柏林, 张宁, 文义凯, 杨江伟, 张国栋. 马铃薯块茎休眠与发芽相关基因的发掘及分子机制 // 中国生物化学与分子生物学会. 全国农业生物化学与分子生物学第十四届学术研讨会论文集. 上海: 中国生物化学与分子生物学会. 2015
- [4] Roumeliotis E, Kloosterman B, Oortwijn M, Kohlen W, Bouwmeester H J, Bachem C W B, Visser R G F. Over-expression of a *YUCCA-Like* gene results in altered shoot and stolon branching and reduced potato tuber size. *Potato Research*, 2022
- [5] Sorce C, Lombardi L, Giorgetti L, Parisi B, Ranalli P, Lorenzi R. Indoleacetic acid concentration and metabolism changes during bud development in tubers of two potato (*Solanum tuberosum*) cultivars. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166 (10): 1023-1033
- [6] Faivre-Rampant O, Cardle L, Marshall D, Viola R, Taylor M A. Changes in gene expression during meristem activation processes in *Solanum tuberosum* with a focus on the regulation of an auxin response factor gene. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55 (397): 613-622
- [7] Hartmann A, Senning M, Hedden P, Sonnewald U, Sonnewald S. Reactivation of meristem activity and sprout growth in potato tubers require both cytokinin and gibberellin. *Plant Physiology*, 2011, 155(2): 776-796
- [8] 王彦波, 鲜开梅, 张永华, 刘慧英. 赤霉素的应用研究进展. *北方园艺*, 2007 (6): 74-75
- [9] Schwechheimer C, Willige B C. Shedding light on gibberellic acid signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 2009, 12 (1): 57-62
- [10] Kloosterman B, Navarro C, Bijsterbosch G, Lange T, Prat S, Visser R G, Bachem C W. *StGA2ox1* is induced prior to stolon swelling and controls GA levels during potato tuber development. *Plant Journal*, 2007, 52 (2): 362-373
- [11] Wiersema S G, Lima C. Physiological development of potato seed tubers. *Technical Information Bulletin*, 1985, 20: 15-16
- [12] Carrera E, Bou J, Garcia-Martinez J L, Prat S. Changes in *GA20-oxidase* gene expression strongly affect stem length, tuber induction and tuber yield of potato plants. *Plant Journal*, 2000, 22 (3): 247-256
- [13] Sonnewald S, Sonnewald U. Regulation of potato tuber sprouting. *Planta*, 2014, 239 (1): 27-38
- [14] Law R D, Suttle J C. Changes in histone H3 and H4 multi-acetylation during natural and forced dormancy break in potato tubers. *Physiology Plant*, 2004, 120 (4): 642-649
- [15] Aksenova N P, Sergeeva L I, Konstantinova T N, Golyanovskaya S A, Kolachevskaya O O, Romanov G A. Regulation of potato tuber dormancy and sprouting. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, 60: 301-312
- [16] Hemberg T. The action of some cytokinins on the rest-period and the content of acid growth-inhibiting substances in potato. *Physiologia Plantarum*, 1970, 23 (4): 850-858
- [17] Turnbull C G, Hanke D E. The control of bud dormancy in potato tubers. Measurement of the seasonal pattern of changing concentrations of zeatin-cytokinins. *Planta*, 1985, 165 (3): 366-376
- [18] Zubko E, Machackova I, Malbeck J, Meyer P. Modification of cytokinin levels in potato via expression of the *Petunia hybrida Sho* gene. *Transgenic Research*, 2005, 14 (5): 615-618
- [19] Trujillo-Moya C, Gisbert C. The influence of ethylene and ethylene modulators on shoot organogenesis in tomato. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2012, 111 (1): 41-48
- [20] Gutterson N, Reuber T L. Regulation of disease resistance pathways by AP2/ERF transcription factors. *Current Opinion in Plant Biology*, 2004, 7 (4): 465-471
- [21] 冯丹, 刘柏林, 王永林, 张宁, 文义凯, 司怀军, 王蒂. 马铃薯乙烯响应因子基因的克隆表达及生物信息学分析. *甘肃农业大学学报*, 2013, 48 (1): 80-86
- [22] Johnson P R, Ecker J R. The ethylene GA signal transduction pathway : A molecular perspective. *Annual Review of Genetics*, 1998, 32: 227-254
- [23] Yang S F, Hoffman N E. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1984, 35 (1): 155-189
- [24] 刘英. 马铃薯 ACO 和 ACS 基因过表达与 RNAi 载体的构建及遗传转化. 宁夏: 甘肃农业大学, 2014
- [25] Kende H. Ethylene biosynthesis. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, 44: 283-307
- [26] Prange R K, Kalt W, Daniels B J, Liew C L, Page R T, Walsh J R, Dean P, Coffin R. Using ethylene as a sprout control agent in stored Russet Burbank potatoes. *American Society for Horticultural Science*, 1998, 123 (3): 463-469
- [27] 熊爱生, 姚泉洪, 李贤, 范惠琴, 彭日荷. ACC 氧化酶和 ACC 合成酶反义 RNA 融合基因导入番茄和乙烯合成的抑制. *实验生物学报*, 2003 (6): 428-434
- [28] Liu J, Xu B, Hu L, Li M, Su W, Wu J, Yang J, Jin Z. Involvement of a banana MADS-box transcription factor gene in ethylene-induced fruit ripening. *Plant Cell Reports*, 2009, 28 (1): 103-111
- [29] Kang S G, Hannapel D J. A novel *MADS-box* gene of potato (*Solanum tuberosum* L.) expressed during the early stages of tuberization. *Plant Molecular Biology*, 1996, 31 (2): 379-386
- [30] Zhang J, Hu Z, Yao Q, Guo X, Nguyen V, Li F, Chen G. A tomato

- MADS-box protein, SICMB1, regulates ethylene biosynthesis and carotenoid accumulation during fruit ripening. *Scientific Reports*, 2018, 8 (1): 3413
- [31] Elizabeth C S, Sven K, Kimberlee K K, Camille M S. Increased ABA sensitivity results in higher seed dormancy in soft white spring wheat cultivar 'Zak'. *Theoretical and Applied Genetics*, 2013, 126: 791–803
- [32] Simko I, McMurry S, Yang H M, Manschot A, Davies P J, Ewing E E. Evidence from polygene mapping for a causal relationship between potato tuber dormancy and abscisic acid content. *Plant Physiology*, 1997, 115 (4): 1453–1459
- [33] Destéfano-Beltrán L, Knauber D, Huckle L, Suttle J. Chemically forced dormancy termination mimics natural dormancy progression in potato tuber meristems by reducing ABA content and modifying expression of genes involved in regulating ABA synthesis and metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57 (11): 2879–2886
- [34] Struglics A, Fredlund K M, Møller I M, Allen J F. Two subunits of the F_0F_1 -ATPase are phosphorylated in the inner mitochondrial membrane. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 1998, 243 (3): 664–668
- [35] Catchpole A H, Hillman J. Effect of ethylene on tuber initiation in *Solanum tuberosum* L. *Nature*, 1969, 223: 1387
- [36] Li O, Ma Q, Li F, Cai G Y, Chen X M, Hong Q. Progress of small ubiquitin-related modifiers in kidney diseases. *Chinese Medical Journal*, 2019, 132 (4): 466–473
- [37] Rappaport L, Blumenthal-Goldschmidt S, Clegg M D, Smith O E. Regulation of bud rest in tubers of potato *Solanum tuberosum* L. : I. Effect of growth substances on excised potato buds. *Plant and Cell Physiology*, 1965, 6 (4): 587–599
- [38] Farré E M, Bachmann A, Willmitzer L, Trethewey R N. Acceleration of potato tuber sprouting by the expression of a bacterial pyrophosphatase. *Nature Biotechnology*, 2001, 19 (3): 268–272
- [39] Bykova N V, Stensballe A, Egsgaard H, Jensen O N, Møller I M. Phosphorylation of formate dehydrogenase in potato tuber mitochondria. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278 (28): 26021–26030
- [40] Bernal J, Mouzo D, López-Pedrouso M, Franco D, García L, Zapata C. The major storage protein in potato tuber is mobilized by a mechanism dependent on its phosphorylation status. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (8): 1889
- [41] Li L, Deng M, Lyu C, Zhang J, Peng J, Cai C, Yang S, Lu L, Ni S, Liu F, Zheng S, Yu L, Wang X. Quantitative phosphoproteomics analysis reveals that protein modification and sugar metabolism contribute to sprouting in potato after BR treatment. *Food Chemistry*, 2020, 325: 126875
- [42] Ronning C M, Stegalkina S S, Ascenzi R A, Bougri O, Hart A L, Uitterbach T R, Vanaken S E, Riedmüller S B, White J A, Cho J, Perteau G M, Lee Y, Karamycheva S, Sultana R, Tsai J, Quackenbush J, Griffiths H M, Restrepo S, Smart C D, Fry W E, Hoveen R, Tanksley S, Zhang P, Jin H, Yamamoto M L, Baker B J, Buell C R. Comparative analyses of potato expressed sequence tag libraries. *Plant Physiology*, 2003, 131 (2): 419–429
- [43] Bauw G, Nielsen H V, Emmersen J, Nielsen K L, Jørgensen M, Welinder K G. Patatins, Kunitz protease inhibitors and other major proteins in tuber of potato cv. Kuras. *FEBS Journal*, 2006, 273 (15): 3569–3584
- [44] Bykova N V, Egsgaard H, Møller I M. Identification of 14 new phosphoproteins involved in important plant mitochondrial processes. *FEBS Letters*, 2003, 540 (1–3): 141–146
- [45] Lehesranta S J, Davies H V, Shepherd L V, Nunan N, McNicol J W, Auriola S, Koistinen K M, Suomalainen S, Kokko H I, Kärenlampi S O. Comparison of tuber proteomes of potato varieties, landraces, and genetically modified lines. *Plant Physiology*, 2005, 138 (3): 1690–1699
- [46] Dotaniya M L, Aparna K, Dotaniya C K, Singh M, Regar K L. Role of soil enzymes in sustainable crop production. *Enzymes in Food Biotechnology*, 2019, 569–589
- [47] 王鹏, 连勇, 金黎平. 马铃薯块茎休眠及萌发过程中几种酶活性变化. *华北农学报*, 2003 (1): 33–36
- [48] 杨巍巍, 邓航, 李娇, 洪瑞鹏, 邹春兰, 马越, 袁子哈, 李淑珍. 植物多酚化合物抗氧化损伤研究进展. *现代食品*, 2020 (16): 74–78
- [49] 康超, 李燕, 段振华, 覃盛, 帅良, 伍淑婕, 罗杨合. 芒果核酚类物质提取工艺优化及其抗氧化活性研究. *食品研究与开发*, 2017, 38 (5): 47–51
- [50] Duwenig E, Steup M, Willmitzer L, Kossmann J. Antisense inhibition of cytosolic phosphorylase in potato plants (*Solanum tuberosum* L.) affects tuber sprouting and flower formation with only little impact on carbohydrate metabolism. *Plant Journal*, 1997, 12 (2): 323–333
- [51] Korableva N P, Platonova T A, Dogonadze M Z, Evsunina AS. Brassinolide effect on growth of apical meristems, ethylene production, and abscisic acid content in potato tubers. *Biologia Plantarum*, 2002, 45: 39–43
- [52] Vaughan D, Ord B. Influence of phenolic acid on morphological changes in roots of *Pisum sativum*. *Science of Food and Agriculture*, 1990, 52 (3): 289–299
- [53] 杨晓玲, 张建文, 刘永军, 郭守华, 刘贵荣, 程秀娟. 马铃薯块茎发芽过程中酚类物质含量及其相关酶活性的变化. *植物生理学报*, 2002 (4): 347–348
- [54] 郭俊生. *现代营养与食品安全学*. 上海: 上海第二军医大学出版社, 2006
- [55] Sonniewald U. Control of potato tuber sprouting. *Trends in Plant Science*, 2001, 6 (8): 333–335

(收稿日期: 2022-10-08)