

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2023)01-0070-06

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2023.01.009

光质对马铃薯试管薯诱导结薯和膨大的研究进展

姜丽丽, 金光辉*, 张桂芝, 王 腾

(黑龙江八一农垦大学农学院, 黑龙江 大庆 163319)

摘 要: 光质对植物的形态建成、光合作用、物质代谢、基因表达以及内源激素水平的产生均有调控作用, 马铃薯试管薯形成、块茎膨大期物质积累连同光合作用产物的输送都依赖于光质的调节作用。基于组织培养技术生产的马铃薯试管薯是构建种薯工厂化生产的主要途径, 探索光质影响试管薯生育进程的机制, 将有助于从物理光谱角度提升试管薯产量与质量。综述讨论了单色光和组合光对试管薯形成的影响, 同时探讨光受体对试管薯形成的分子作用机制, 为马铃薯试管薯诱导专用光源的开发提供理论依据。

关键词: 马铃薯; 试管薯; 光质; 光受体

Progress in Research on the Effect of Light Quality on Microtuber Formation and Bulking

JIANG Lili, JIN Guanghui*, ZHANG Guizhi, WANG Teng

(College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China)

Abstract: Light quality has a regulatory effect on plant morphogenesis, photosynthesis, metabolism, gene expression and endogenous hormone levels. Light quality plays an important regulatory role in potato microtuber induction, dry mater accumulation during bulking stage, and photosynthate transport. Potato microtuber production based on tissue culture technology is the main way to construct seed potato factory production. Exploring the mechanism of light quality affecting the growth process of microtuber will help in improving the yield and quality of microtuber from the perspective of physical spectrum. This review discussed the effects of monochromatic light and combined light on the formation of microtubers and explored the molecular mechanism of light receptors in the formation of microtubers. It provides a theoretical basis for the development of special light source for microtuber induction.

Key Words: potato; microtuber; light quality; photoreceptor

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是中国四大主要粮食作物之一, 生产上马铃薯具有产量高、营养全面、分布广泛、附加值高等特点而在世界各地广泛种植^[1]。2021年中国马铃薯种植面积578.3

万hm², 总产量9 436.2万t, 马铃薯种植总面积和总产量均位居世界第一^[2]。

马铃薯脱毒试管苗无性扩繁是种质资源保存及种苗繁殖主要方式, 脱毒试管苗在无菌环境

收稿日期: 2023-02-02

基金项目: 黑龙江八一农垦大学三横三纵支持计划(ZRCPY201801)。

作者简介: 姜丽丽(1982-), 女, 助理研究员, 从事马铃薯遗传育种研究。

*通信作者(Corresponding author): 金光辉, 副教授, 研究方向为马铃薯遗传育种, E-mail: ghjin1122@163.com。

下,通过调节光照条件或增加培养基中蔗糖含量及6-BA等激素诱导马铃薯茎腋部分形成脱毒试管薯(Microtuber)^[3]。马铃薯试管薯诱导是现代化种薯工厂繁殖体系关键技术之一,为马铃薯规模化生产提供优质脱毒种薯^[4]。脱毒试管薯不仅成为种薯生产的重要环节,亦可作为马铃薯遗传转化、功能基因研究的模式体系^[5]。

马铃薯试管薯诱导受多种因素作用和调控,主要可概括为基因型、环境和生物化学因子^[6]。试管薯诱导受马铃薯品种遗传特性影响,早熟品种休眠期短、生长迅速,在诱导条件相同时其结薯能力优于晚熟品种^[7]。温度是试管薯形成的重要环境因子,可影响试管薯形成的各个阶段,马铃薯喜冷凉气候,高温对于块茎形成的不利影响主要体现在使结薯时间延迟,对结薯有抑制作用,夜间温度相比日间温度而言对试管薯形成作用更为重要,夜间低温(13℃)使马铃薯试管薯初始结薯时间延迟,夜间高温(23℃)降低试管薯结薯率,而夜间适温(18℃)可促进试管薯形成^[8]。

马铃薯试管薯的形成受到昼夜节律的调节,即光周期的调控。研究证实,短时间光照有利于试管薯诱导,长时间光照延迟或抑制试管薯形成,不同品种马铃薯对光周期中光照和黑暗的比例需求存在差异^[9],如‘青薯9号’10 h/d光照,14 h/d黑暗处理诱导试管薯为最佳处理^[10],‘费乌瑞它’在光照16 h、黑暗8 h处理下试管薯结薯数多,块茎大,平均单薯重最重^[11]。

光强对光合作用强弱有重要作用。邱甜等^[12]对‘Favorita’的研究发现,随着光强增加,试管薯大薯的薯重和比例均增加;张颀和陈廷芳^[13]研究则表明‘川芋56’试管薯结薯数和薯重随着光强降低而增加。这表明不同品种对光强的需求不同。

植物生长发育的不同阶段都需要通过光受体以环境信号的形式进行调控^[14]。对于马铃薯试管薯诱导而言,不同光质的光源调控试管薯形成基因的表达,从而激活试管薯形成相关一系列生理生化过程,对试管薯的生长发育起到极为关键的作用^[9]。目前,关于光质对马铃薯试管薯诱导结薯及块茎膨大的影响研究,不同学者的研究结果间存在差异与争议,本文将系统综述光质调控马

铃薯试管薯的形成与膨大,旨在为马铃薯试管薯生产中合理选择光源提供借鉴和新思路。

1 单色光对马铃薯试管薯诱导和膨大的影响

马铃薯试管薯诱导和形成是其生长发育和产量决定最重要的环节,涉及多重环境因素与植物激素及信号分子的互作以及这种互作对大量关键基因及多条信号转导与代谢途径的调控。国内外很多学者对于光质在试管薯诱导过程中的作用进行了试验,研究的重点聚焦在不同颜色光培养马铃薯试管苗后的诸多生长表型性状,关于试管薯诱导形成过程光质调控的分子作用机制、调控路径以及激素作用的研究仍较少。

植物光形态发生所需要的光主要集中在光谱的近紫外光区(波长300~380 nm)、蓝光区(波长430~490 nm)、红光区(波长640~700 nm)以及远红光区(波长700~760 nm),不同波长的光在植物形态建成、生物节律调控等方面发挥着不同的作用^[15]。光质在试管薯诱导研究中集中在LED单色光处理和组合光处理,单色光有红光、蓝光、绿光和黄光。植物叶绿素对可见光谱最强的两个吸收区域主要集中在640~660 nm的红光部分和波长为430~490 nm的蓝紫光部分,在对光质影响试管薯诱导的研究中,红光和蓝光对其影响也是光生物学研究的热点之一。

常宏等^[16]以‘Atlantic’和‘Kennebec’为试验材料,研究3种单色光(白光、红光、蓝光)处理对试管薯形成的影响,结果表明蓝光可使试管苗的初始结薯时间提前2~5 d,红光处理延迟结薯时间,白光不利于‘Kennebec’结薯,蓝光下‘Kennebec’单株结薯数、平均单薯质量和收获指数都显著提高;‘Atlantic’在不同光质处理下单株结薯数、平均单薯质量和收获指数间差异不显著。曹婧^[17]对‘中薯5号’‘华薯1号’和‘华薯9号’3个品种的试管薯诱导试验中,也证实了蓝光处理下马铃薯试管薯的单薯重和有效薯比例均显著高于白光处理,单株结薯数和大薯比例相比白光处理也有所提高。同时,曹婧^[17]也指出不同的蓝光强度对马铃薯试管薯诱导效应也有所不同,在其试验中选择的40, 80和120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 3个蓝光强度中,‘中薯5号’

和‘华薯1号’试管薯诱导效果均在蓝光强度为 $120\ \mu\text{mol}/\text{m}\cdot\text{s}$ 时表现最佳, 而‘华薯9号’在3个蓝光强度处理下诱导效果没有显著差异。马晓峰^[18]的研究也证实了蓝光对于试管薯诱导过程中的积极作用, 他认为相比465 nm的蓝光, 445 nm的蓝光更利于提高结薯率和薯块质量。关于蓝光对于试管薯诱导的影响, Fixen等^[19]认为蓝光抑制光周期不敏感马铃薯品种(如‘Norland’)试管薯的形成, 而且这种抑制表现在即使是短暂蓝光处理(2 d)后立即转入其他光质处理, ‘Norland’依旧表现为不能结薯。究其原因可能是因为块茎体内高浓度赤霉素(Gibberellins, GA)抑制马铃薯块茎的诱导和形成, 蓝光增加了光周期不敏感品种中GA的合成和积累, 这同时也揭示了光周期不敏感品种和光周期敏感品种在块茎形成机制上是有差异的。

单色红光可促进马铃薯试管苗茎节的伸长, 增加试管苗的株高, 然而植株较细弱。研究证实红光对试管薯形态建成、持续膨大均有明显的抑制作用。Batutis和Ewing^[20]认为, 马铃薯试管苗在进行黑暗诱导结薯时, 如果中间进行2 min的红光照射, 试管薯诱导率即开始下降, 当红光照射时间达60 min后, 试管薯诱导率为0。短时间(2 min)红光照射带来的负面效应可被远红外光所逆转, 长时间的红光照射用远红外光无法逆转。这一结果也证实了光敏色素参与马铃薯结薯, 叶片中光敏色素与其他色素蛋白的互作可能抑制结薯效应。

绿光历来被认为对植物在光形态发生和光合作用上是无效的, 然而, 绿光在调控植物叶片形成、气孔导度、茎的伸长等形态建成和生理调节上发挥着重要作用。绿光穿透植物冠层的能力相比于红蓝光更强, 可避免阳光直射的光老化效应^[21]。Ali和Esmail^[22]在试验中证实, 绿光下诱导马铃薯试管薯结薯数及平均薯重均显著高于白光、红光和蓝光处理, 绿光诱导4周后的试管苗如果转入黑暗处理会使结薯数和平均薯重显著增加。Li等^[23]认为除黄光外, 所有单色光对植物都有明显的有益作用, 同时证明红光(波长620 nm)和绿光(波长520 nm)可快速诱导微型薯形成, 红光和绿光分别在生长中期和后期促进微型薯诱导。

2 组合光对马铃薯试管薯诱导和膨大的影响

双子叶植物比单子叶植物对不同波长的光更敏感, 马铃薯是双子叶植物, 光质对试管薯的诱导和形成有显著影响。在光受体激活下, 不同波段的光谱通过对生理生化代谢过程的调控, 从而影响植株形态建成及组织器官发育。鉴于不同单色光处理下马铃薯结薯效应的表现差异, 人们推测马铃薯试管薯的诱导需要有多种光质的复合作用。组合光处理主要有红蓝组合、红蓝绿组合和红蓝黄组合, 严格来说, 白光也属于组合光的一种。

Chen等^[24]在研究光质对于试管苗生长及试管薯诱导影响试验中发现, 红蓝光比为3:1(75%红光:25%蓝光)诱导结薯时, ‘Kexin 1’单株结薯数、结薯率和试管薯产量均显著高于白光、100%红光和100%蓝光处理。这与本课题组之前对‘Favorita’进行光质处理试验中得出结论基本一致, 本课题组发现‘Favorita’在70R/30B(70%红光+30%蓝光)处理时, 试管薯结薯数和最大薯直径均显著高于其他光质处理, 而在100%红光处理下, 试管薯的诱导受到抑制^[25]。Rahman等^[26]研究也表明, 组合光(70%红光+20%蓝光+10%白光)培养马铃薯品种‘Golden King’和‘Chungang’的结薯数最多, 而组合光(70%红光+20%蓝光+10%远红外)处理‘Golden King’平均薯重高于其他光源。Ma等^[27]研究结果显示, 在红蓝组合光中添加绿光(520 nm), 有利于‘Shepody’试管苗生长发育和形态建成。马晓峰^[18]认为445 nm蓝光和黄光的组合对试管薯的诱导有重要促进作用, 黄光对试管苗的生长发育起到促进作用, 试管苗植株健壮为试管薯的诱导积累了光合作用产物。以上结果均证实试管薯在膨大过程中需要较为广泛的光谱。虽说诸多试验证明红光会抑制试管薯形成, 但是Rahman等^[26]的试验得出了不同结论, 这可能是由于红光使得植株体内 GA_3 水平降低和脱落酸(Abscissic acid, ABA)浓度升高有关。

白光采用红、蓝、远红外、紫外LED的组合, 通过调节不同光质比例来实现对植物的照明, 白光的光谱更接近于太阳光中的光质比例。单建伟^[3]用白光、单色红光和单色蓝光诱导马铃薯

试管薯, 结果表明白光在试管苗形态建成阶段促进植株生长效果最佳, 而红光或蓝光对试管苗形态建成和试管薯的形成均有抑制作用, 这与之前的许多研究是相矛盾的。白光下植株的光合强度强于单色光处理, 对于试管苗的生长会有一定程度的促进作用^[28], 马铃薯试管苗的生长和发育关系到后续试管薯的诱导和形成^[29]。

马铃薯试管苗生长发育过程中单色光谱并不能满足其需求, 试管苗阶段需要红蓝光谱的组合光或者白光来保证培养健壮的试管苗, 试管苗的生长状态对后期试管薯诱导率有着重要的影响。

3 光受体参与马铃薯试管薯结薯

3.1 红光受体

植物通过多种光受体精准的探测光信号的波长、持续时间、光照强度及光照方向, 这些光受体将外界光中的信息转化为生物信号。在植物中已被报道的光感受器有: 红光/远红外光受体光敏色素(PHYs)^[30]、蓝光受体隐花色素(CRYs)^[31]、紫外光/蓝光受体向光素(PHOTs)^[32]和ZEITLUPE家族成员(ZTL/FKF1/LKP2)^[33]。在感应到不同波长的光后, 这些光感受器参与幼苗光形态建成、光周期开花、生物钟、气孔发育和运动等多种生理响应的光依赖调节。

红光照射使本存在于细胞质中的光敏色素迁移到细胞核中, 同时形态发生改变, 由不活跃的Pr型转变成活跃型的Pfr光敏色素^[34]。光敏色素的光形态建成是由红光照射后的Pfr型光敏色素抑制光敏色素相互作用因子(PIFs)来启动的^[35], 光敏色素家族中的PHYA和PHYB可以识别COP1/SPA(CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1/SUPPRESSOR OF PHYA1)二聚体, 同时PHYA和PHYB与SPA互作, 使COP1/SPA聚体形成受到抑制^[36]。已有研究表明光敏色素基因*StPHYB*是结薯的抑制因子, 将沉默*StPHYB*的转基因植株作为接穗嫁接到野生型上促进结薯, 表明由*StPHYB*调控的信号可以从地上部传递到匍匐茎中^[37], 这与许多学者提出的红光抑制结薯是相一致的。研究表明, *StPHYF*也是一个结薯抑制因子。在非诱导条件下, *StPHYB*和*StPHYF*形成异源二聚体, 稳定

*StCOLI*蛋白的活性, *StCOLI*进一步结合到*StSP5G*的启动子上, *StSP5G*(SELF PRUNING 5G)抑制*StSP6A*(SELF PRUNING 6A)的表达, 从而抑制马铃薯结薯^[38]。干涉*StPHYF*转基因株系中, 除了抑制结薯的GA含量下降外, ABA、水杨酸(Salicylic acid, SA)和茉莉酸(Jasmonic acid, JA)含量均上升, 已有研究证实ABA、SA和JA均为结薯促进因子^[39-41], 这说明*StPHYF*通过调控植物激素之间的相互作用来调节马铃薯结薯^[42], 为进一步阐释光敏色素调控块茎发育的分子机理提供了依据。

3.2 蓝光受体

如前所述, 在关于光质影响试管薯结薯的研究中, 已证实蓝光促进结薯。然而蓝光诱导块茎形成机制报道较少。LKP2和FKF1属于蓝光受体中ZEITLUPE家族, 拟南芥中过表达LOV蓝光受体基因*LKP2*马铃薯结薯率显著增加^[43]; 此外, 光周期调控马铃薯块茎形成受到马铃薯LOV蓝光受体蛋白*StFKF1*与转录因子蛋白形成复合体的共同介导^[44], 这为证实蓝光促进结薯提供了有力证据。隐花色素是蓝光受体, 是调控植物光形态发育以及动植物生物钟的一类光裂解酶^[45]。目前已知的拟南芥隐花色素有CRY1, CRY2, CRY3, 在马铃薯隐花色素中发现了CRY1, CRY2和CRYDASH^[46]。研究表明拟南芥CRY1主要介导蓝光诱导的下胚轴伸长抑制, 而CRY2主要作用于对光周期性开花的控制^[47], CRY1和CRY2调控下胚轴伸长和光周期开花过程, 而cry1和cry2双突变体蓝光下表现出延迟开花的表型, 说明CRY1和CRY2在蓝光诱导下具有促进植株开花的功能^[48]。在已研究隐花色素众多功能中, 虽然没有直接与马铃薯结薯相关的报道, 马铃薯CRY1与拟南芥CRY1同源性为80.4%, 马铃薯CRY2与拟南芥CRY2同源性为60%, 根据Inui等^[43]提出开花时间调控的基因可用于调控马铃薯块茎诱导的结论, 可以推测马铃薯隐花色素具有调控植株块茎形成的功能。隐花色素将成为马铃薯块茎形成中的新角色, 为阐明马铃薯块茎形成分子机制及调控网络提供理论参考。

4 展 望

关于马铃薯块茎形成机制, 科学家们在细

胞、生理及分子水平上开展了一系列研究^[49]。虽然对大多数调控块茎形成的信号分子已经有了很多重要认识, 但对块茎的发育途径仍然有许多需要研究的问题。

纵观关于光质对马铃薯试管薯诱导影响的研究, 仍缺乏系统性和连续性, 研究处于起步阶段。不同波长光谱间可能存在着某种平衡效应, 使植物能够维持正常生长发育。研究光质调控马铃薯试管薯诱导、膨大和产量形成时, 还应综合考虑环境条件、品种特性以及诱导方式, 并在此基础上揭示光质影响试管薯诱导、光合产物转运与转化的机制, 阐明光质调控块茎形成的分子机制, 最终推动发掘关键基因以实现光高效马铃薯种质创制, 促进马铃薯试管薯规模化、工厂化等领域快速发展。

[参 考 文 献]

- [1] 姜丽丽, 孟佳美, 杨丹婷, 等. LED光源不同光质对马铃薯试管苗生长的影响[J]. 中国马铃薯, 2018, 32(5): 266-271.
- [2] FAO. FAOSTAT Database [DB/OL]. [2023-02-02]. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
- [3] 单建伟. 光诱导的马铃薯试管薯形成相关基因的转录组分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [4] Coleman W K, Donnelly D J, Coleman S E, *et al.* Potato microtubers as research tools: a review [J]. American Journal of Potato Research, 2001, 78(1): 47-55.
- [5] Donnelly D J, Coleman W K, Coleman S E. Potato microtuber production and performance: a review [J]. American Journal of Potato Research, 2003, 80(2): 103-115.
- [6] 许真, 郑丽文, 张洋, 等. 马铃薯块茎形成的调控网络[J]. 植物生理学报, 2022, 58(1): 109-118.
- [7] Copal J, Minocha J L, Dhaliwal H S. Microtuberization in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Plant Cell Reports, 1998, 17(10): 794-798.
- [8] 刘菊, 李广存, 段绍光, 等. 不同夜间温度处理对马铃薯试管薯及块茎形成相关基因表达的影响[J]. 作物杂志, 2022(3): 92-98.
- [9] 徐志刚, 李瑞宁, 黄文文. 光谱与光密度影响马铃薯试管薯诱导发育的研究进展[J]. 南京农业大学学报, 2018, 41(2): 195-202.
- [10] 马水珍, 王芳, 王舰. 马铃薯光周期敏感性研究[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(3): 106-111.
- [11] 李秋琛. 水肥供应及光照对马铃薯微型薯生长发育的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2018.
- [12] 邱甜, 牛力立, 朱江, 等. 蔗糖浓度、温度及光照强度对试管薯诱导的影响[J]. 安顺学院学报, 2020, 22(5): 121-123, 135.
- [13] 张颀, 陈廷芳. 马铃薯试管薯诱导因子最佳组配的研究[J]. 中国马铃薯, 1990, 4(4): 206-209, 253.
- [14] 唐道彬, 张晓勇, 王季春, 等. 不同光质对水培脱毒马铃薯光合与结薯特性的影响[J]. 园艺学报, 2017, 44(4): 691-702.
- [15] Seabrook J E A. Light effects on the growth and morphogenesis of potato (*Solanum tuberosum*) *in vitro*: a review [J]. American Journal of Potato Research, 2005, 82(5): 353-367.
- [16] 常宏, 王玉萍, 王蒂, 等. 光质对马铃薯试管薯形成的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(8): 111-115.
- [17] 曹婧. 蓝光对马铃薯试管薯诱导效果的影响[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [18] 马晓峰. 不同光谱对马铃薯组培苗及试管薯诱导的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2013.
- [19] Fixen K R, Thomas S C, Tong C B S. Blue light inhibition of tuberization in a day-neutral potato [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2012, 31(3): 342-350.
- [20] Batutis E J, Ewing E E. Far-red reversal of red light effect during long-night induction of potato (*Solanum tuberosum* L.) tuberization [J]. Plant Physiology, 1982, 69(3): 672-674.
- [21] Johkan M, Shoji K, Goto F, *et al.* Effect of green light wavelength and intensity on photomorphogenesis and photosynthesis in *Lactuca sativa* [J]. Environmental and Experimental Botany, 2012, 75: 128-133.
- [22] Ali F H M, Esmail M A. The impact of *in vitro* light quality on potato microtuberization from single node cuttings [J]. Acta Horticulturae, 2011(923): 73-77.
- [23] Li R, You J, Miao C, *et al.* Monochromatic lights regulate the formation, growth, and dormancy of *in vitro*-grown *Solanum tuberosum* L. microtubers [J]. Scientia Horticulturae, 2020, 261: 310-322.
- [24] Chen L L, Xue X Z, Yang Y D, *et al.* Effects of red and blue LEDs on *in vitro* growth and microtuberization of potato single-node cuttings [J]. Frontiers of Agricultural Science and Engineering, 2018, 5(2): 197-205.
- [25] Jiang L L, Wang Z Q, Jin G H, *et al.* Responses of Favorita potato plantlets cultured *in vitro* under fluorescent and light-emitting

- diode (LED) light sources [J]. American Journal of Potato Research, 2019, 96(4): 396–402.
- [26] Rahman M H, Azad M O K, Islam M J, *et al.* Production of potato (*Solanum tuberosum* L.) seed tuber under artificial LED light irradiation in plant factory [J]. Plants, 2021, 28(1): 297–313.
- [27] Ma X F, Wang Y P, Liu M X, *et al.* Effects of green and red lights on the growth and morphogenesis of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlets *in vitro* [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 190: 104–109.
- [28] Martirosyan Y T, Dilovarova T A, Martirosyan V V, *et al.* Photosynthetic apparatus of potato plants (*Solanum tuberosum* L.) grown *in vitro* as influenced by different spectral composition of LED radiation [J]. International Agrophysics, 2016, 51(5): 680–687.
- [29] Veramendi J, Sota V, Fernández-San Millán A, *et al.* An *in vitro* tuberization bioassay to assess maturity class of new potato clones [J]. Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2000, 75(6): 733–738.
- [30] Quail P H. Phytochrome photosensory signalling networks [J]. Nature Reviews Molecular Cell Biology, 2002, 3(2): 85–93.
- [31] Kang C Y, Lian H L, Wang F F, *et al.* Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2009, 21(9): 2624–2641.
- [32] Kinoshita T, Doi M, Suetsugu N, *et al.* Phot1 and phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening [J]. Nature, 2001, 414 (6864): 656–660.
- [33] Sullivan J A, Deng X W. From seed to seed: the role of photoreceptors in *Arabidopsis* development [J]. Developmental Biology, 2003, 260(2): 289–297.
- [34] Burgie E S, Vierstra R D. Phytochromes: an atomic perspective on photoactivation and signaling [J]. Plant Cell, 2014, 26(12): 4568–4583.
- [35] Leivar P, Monte E, Oka Y, *et al.* Multiple phytochrome-interacting bHLH transcription factors repress premature seedling photomorphogenesis in darkness [J]. Current Biology, 2008, 18 (23): 1815–1823.
- [36] Sheerin D J, zur Oven-Krockhaus S, Menon C. *et al.* Light-activated phytochrome A and B interact with members of the SPA family to promote photomorphogenesis in *Arabidopsis* by reorganizing the COP1/SPA complex [J]. Plant Cell, 2015, 27(1): 189–201.
- [37] Jackson S D, Heyer A, Dietze J, *et al.* Phytochrome B mediates the photoperiodic control of tuber formation in potato [J]. Plant Journal, 2010, 9(2): 159–166.
- [38] 周婷婷. 光敏色素 *StPHYF* 在马铃薯块茎形成中的功能鉴定及机制解析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- [39] Muniz G M N, Stritzler M, Capiati D A. Heterologous expression of *Arabidopsis ABF4* gene in potato enhances tuberization through ABA–GA crosstalk regulation [J]. Planta, 2014, 239(3): 615–631.
- [40] Koda Y, Takahashi K, Kikuta Y. Potato tuber-inducing activities of salicylic acid and related compounds [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 1992, 11(4): 215–219.
- [41] Begum S, Jing S, Yu L, *et al.* Modulation of JA signalling reveals the influence of StJAZ 1-like on tuber initiation and tuber bulking in potato [J]. The Plant Journal, 2021, 109(4): 952–964.
- [42] 王恩爽. 光敏色素 *StPHYF* 调控马铃薯结薯转录调控通路解析及 *StMADSs* 功能鉴定 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2022.
- [43] Inui H, Ogura Y, Kiyosue T. Overexpression of *Arabidopsis thaliana* LOV KELCH REPEAT PROTEIN 2 promotes tuberization in potato (*Solanum tuberosum* cv. May Queen) [J]. FEBS Letters, 2010, 584(11): 2393–2396.
- [44] Kloosterman B, Abelenda A, Gomez M M, *et al.* Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes [J]. Nature, 2013, 495(7440): 246–250.
- [45] Sawa M, Nusinow D A, Kay S A, *et al.* FKF1 and GIGANTEA complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis* [J]. Science, 2007, 318(5848): 261–269.
- [46] 杜遵贺, 宫雨晴, 郝韵寒, 等. 马铃薯隐花色素 (*StCRYs*) 家族基因生物信息学分析及表达模式探究 [J/OL]. 分子植物育种: 1–9 [2023–02–02]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.s.20211028.1250.008.html>.
- [47] Guo H, Yang H, Mockler T C, *et al.* Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors [J]. Science, 1998, 279(5355): 1360–1363.
- [48] Gould P D, Ugarte N, Domijan M, *et al.* Network balance via CRY signalling controls the *Arabidopsis* circadian clock over ambient temperatures [J]. Molecular Systems Biology, 2013, 9(1): 650–662.
- [49] Zierer W, Ruscher D, Sonnewald U, *et al.* Tuber and tuberous root development [J]. Annual Review of Plant Biology, 2021, 72: 551–580.