

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2021)01-0059-09

综 述

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2021.01.009

温度影响马铃薯块茎形成的研究进展

刘 菊, 金黎平, 徐建飞*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所/农业农村部薯类作物生物学和遗传育种重点实验室, 北京 100081)

摘 要: 块茎是马铃薯的商品和营养繁殖器官, 而温度是影响块茎形成最重要的环境因素之一。针对温度对马铃薯块茎诱导和起始、膨大和成熟生长发育阶段表型变化的影响, 对光合特性、源库平衡和渗透调节物质等生理生化变化影响, 对调控块茎形成的光周期、植物激素、sRNA和糖类物质通路的影响, 以及马铃薯耐热性评价和遗传改良研究等方面进行了综述, 以期了解马铃薯块茎形成过程中温度调控机理和培育耐热马铃薯品种提供参考。

关键词: 马铃薯; 块茎形成; 温度; 表型变化; 调控机制; 遗传改良

Research Progress in the Effect of Temperature on Potato Tuberization

LIU Ju, JIN Liping, XU Jianfei*

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Tuber and Root Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China)

Abstract: Tuber is a commercial and propagative organ of potato, and temperature is one of the most important environmental factors affecting tuberization. This review summarized the effect of temperature on tuber phenotypes during tuber induction, tuber initiation, tuber bulking and tuber maturation. The physiological and biochemical changes during tuberization in response to temperature on photosynthesis, source-sink communication and osmotic substances were reviewed. The pathways of photoperiod, phytohormone, sRNA and sucrose involved in tuberization affected by temperature and thermotolerance germplasm improvement were also described. The review could provide a reference for researchers to reveal regulation mechanism of temperature on tuberization and develop thermotolerance varieties.

Key Words: potato; tuberization; temperature; phenotype change; regulation mechanism; genetic improvement

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是世界第三大粮食作物和最重要的非谷类作物, 中国是世界上马铃薯第一大生产国, 种植面积和总产量约占世界总产量的1/4^[1], 马铃薯对保障中国粮食安全、巩固脱贫攻坚成果和推进乡村振兴发挥重要作用。块茎作为马铃薯的商品和营养繁殖器官, 是人们重要的淀粉、蛋白质、抗氧化剂和维生素食物来源^[2,3]。影响马铃

薯块茎形成的因素很多, 包括环境条件、植物激素和植物自身调节因子等^[4], 其中, 温度和光周期由于对块茎早期生长和干物质分配起着至关重要的作用而被广泛研究。温度是影响马铃薯生长和产量最重要的不可控因素^[5]。马铃薯起源于南美洲的安第斯山脉地区, 具有喜冷凉的特性, 而高温抑制许多马铃薯种的块茎形成, 温度对块茎形成的影响随地上部

收稿日期: 2021-01-06

基金项目: 国家自然科学基金(31771860); 国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-09)。

作者简介: 刘菊(1995-), 女, 硕士研究生, 从事环境因子影响块茎发育的研究。

*通信作者(Corresponding author): 徐建飞, 博士, 研究员, 主要从事马铃薯遗传育种研究, E-mail: xujianfei@caas.cn。

和地下部生长环境温度的变化而不同,也因植株暴露在一定温度环境下的时间长短和所处发育阶段而不同^[6]。马铃薯植株生长对空气和土壤温度要求不同,20~25℃温度适宜地上茎叶生长,而15~20℃温度适宜地下块茎形成^[7]。

本文针对温度对马铃薯块茎形成的表型变化、块茎形成的生理生化变化、块茎形成调控通路的影响以及马铃薯耐热性遗传改良研究进展进行了综述和展望。

1 温度影响块茎形成的表型变化

马铃薯不同发育阶段对温度的敏感性不同^[8,9]。一般情况下,块茎发生于地下匍匐茎的近顶端区域,块茎的形成可以分为匍匐茎发生、块茎诱导和起始、块茎膨大和成熟四个阶段^[6]。温度影响所有与块茎形成有关的过程,与低温相比,较高的温度尤其是夜间高温可以延迟、阻止甚至抑制块茎形成^[10]。

1.1 匍匐茎发生

匍匐茎发生是马铃薯块茎形成的开始,通常在温带地区种植的马铃薯品种不需要强烈诱导条件即可产生匍匐茎^[6]。匍匐茎的形成是基因型和植物各个部位环境条件综合作用的复杂生物学过程,较高的土壤温度会降低匍匐茎的数量^[11]。Struik等^[12]研究表明,18~25℃的温度内,温度的升高不仅促进匍匐茎的伸长,而且有利于匍匐茎的分枝,从而增加匍匐茎和植株的潜在块茎数量,28℃及以上的高温可能会部分甚至完全阻碍匍匐茎的发生。

1.2 块茎诱导和起始

块茎诱导期的马铃薯处于一种即将形成块茎的准备状态,而块茎起始是第一个地下匍匐茎尖端开始膨大发育成块茎的早期阶段。大多数品种块茎起始期的长短受温度影响,14~22℃被认为是块茎起始的最佳温度,并且21℃以下会加速块茎形成^[13]。试管薯研究表明,20~25℃促进试管苗营养生长,而诱导试管薯的温度为15~18℃^[14]。块茎形成受夜间高温影响更大,块茎起始阶段,夜间高温延缓块茎发育,导致块茎生物量分布发生变化,降低早期收获指数和产量,而日间高温既没有改变块茎的同化物分布,也没有影响早期收获指数^[15]。Slater^[16]发现降低地上部的夜间温度或降低地下部的夜间温度,

块茎发生都会提早,并且地上茎、根和匍匐茎夜间环境温度均降低时,块茎发生最早。马铃薯极易受到热胁迫的危害,即使小幅升温也会干扰块茎形成过程,减少块茎起始和膨大率。离体培养试验发现,热敏感品种和耐热品种试管薯在高温下的结薯能力显著不同,与21℃相比,29℃的高温会降低热敏感品种试管薯的起始和膨大,刺激枝条伸长^[17]。

块茎诱导主要受空气而不是土壤温度的影响,但是块茎信号的表达会因土壤温度升高而受阻,较高的土壤温度并不影响块茎诱导信号的产生,但会阻止匍匐茎向块茎的转变^[18-20]。较低的土壤温度可以缩短从出苗到块茎初始形成的时间,土壤高温对结薯的抑制作用可以通过主茎顶芽的去除而得到改善,但去芽并不能缓解空气高温对块茎形成的抑制作用^[21]。

1.3 块茎膨大和成熟

有利于块茎诱导和起始的环境条件通常也有利于块茎的持续发育和成熟。马铃薯块茎膨大的时间和速率因品种而异,且与环境条件有关,短日照和低温尤其是夜间低温可以促进块茎发生和增加块茎形成数量^[5]。一般情况下,马铃薯块茎形成的最适温度是20℃,温度低于15℃或高于25℃延迟块茎形成,Dam等^[7]研究表明,23℃以上的高温会延迟块茎形成和膨大过程。适宜块茎形成的夜间温度为17℃,超过22℃的夜间温度会加剧营养生长,大幅降低块茎产量^[22,23],夜间温度高于20℃会导致块茎形成数量减少,夜间25℃及以上的高温可能不会发生任何块茎,大多数商品化马铃薯品种在日均14~22℃温度可获得最佳产量^[24,25]。Kim等^[15]研究表明,高温会导致块茎膨大速率变慢,造成块茎产量的严重损失,在19.1~27.7℃的温度内,每增加1℃,块茎产量降低11%。土壤温度及其波动对马铃薯产量形成有重要影响,降低和稳定结薯区土壤温度利于糖分迅速下输着沉,促进地下块茎形成^[26]。

2 温度影响块茎形成的生理生化变化

2.1 光合特性

温度通过影响叶片代谢和光合速率而影响干物质的积累^[27]。昼夜高温(29/27℃)会损害植株的光合

作用和抑制同化产物合成,使得光合作用相关基因特别是PSII相关基因表达下调^[28]。高温条件下,叶片水分状况、气孔导度、细胞间CO₂浓度或气孔的闭合等因素都可降低光合速率^[29]。Hancock等^[30]研究表明,高温(30/20℃)虽然降低了块茎产量,但叶片净光合速率有所增加,适度升高温度时,马铃薯地上部植株没有表现出非生物胁迫的典型症状,但块茎发育通过多种生化 and 分子信号做出高温响应,这表现在叶片光合色素水平下降、碳同化作用增强和气孔导度显著增加,除了乙醇胺和腐胺之外的氨基酸以及其他含氮化合物都显示出明显的温度响应变化。

呼吸作用是光合产物损失的重要组成部分,高温条件下的较高呼吸损失会降低碳增量^[31],同时植株光呼吸增强^[32],使得Rubisco酶更倾向于加氧而不是羧化反应,导致光合暗反应CO₂固定减少^[33]。符大贤^[34]研究表明,高温下处于结薯期的马铃薯植株蒸腾作用减弱,水分不足导致光反应受影响而降低光合速率。

2.2 源库平衡

包括叶片和母薯在内的源组织输出代谢产物的能力为“源容量”,而“库强度”是指以块茎为主的库器官从源中吸收碳化合物的能力。马铃薯叶片和块茎之间存在双向交流以根据环境条件变化调节源容量和库强度。马铃薯碳化产物向库器官的运输对温度非常敏感,高温条件下叶片同化物转运率较低且淀粉酶活性升高,导致分配到块茎中的同化产物减少^[35]。蔗糖合成酶活性是块茎库强度和淀粉积累的主要标志指标^[36],高温下块茎库强度降低伴随着蔗糖合成酶活性和相关基因表达减弱^[37],而降低土壤温度可以上调块茎蔗糖合成酶Susy4表达,减少淀粉含量损失^[28]。Obiero等^[38]研究发现,马铃薯植株在块茎初始形成之前或之后暴露在高温条件时,块茎干物质均会减少到相似的程度,这与高温期间和高温后植株叶面积减少和地上茎特别是侧枝持续生长引起的源库失衡有关。

2.3 渗透调节物质

脂肪氧合酶(Lipoxygenase, LOX)参与了温度诱导块茎起始过程^[39]。低温诱导条件下,马铃薯叶片中脂肪氧合酶活性及其代谢产物茉莉酸(Jasmonic acid, JA)、块茎酸(Tuberonic acid, TA)和块茎酸葡

萄糖苷(Tuberonic acid glucoside, TAG)水平升高,表明他们可能在块茎诱导过程中起关键作用^[40]。过氧化氢可以克服高温对块茎诱导的抑制作用,高温条件(30℃)下施用高浓度过氧化氢可促进块茎形成,增加块茎鲜重^[41]。马铃薯耐热和热敏感基因型的比较试验发现,较高的甜菜碱、超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)和抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)活性可能与马铃薯耐高温性相关^[42]。

3 温度对块茎形成调控通路的影响

3.1 光周期

作为严格的短日照结薯作物,温度可以改变马铃薯对光周期的响应,高温对块茎形成的抑制作用在长日照条件下也更为明显^[43]。研究表明,拟南芥开花的热敏激活与开花基因(Flowering locus T, FT)激活有关,马铃薯块茎形成的温度敏感性可能与温度介导的拟南芥开花时间调控有一定的相似性^[30,44],其中FT类基因*StSP6A*(Self-pruning 6A, SP6A)是块茎形成和发育的核心因子。

3.1.1 光受体基因

光敏色素参与植物昼夜节律信号和光周期信号感知。拟南芥中,光敏色素B(PHYB)可同时感应植物的温度信号^[45],马铃薯叶片中光受体基因*StPhyB2*在高气温下下调表达,蓝光受体蛋白*StFKF1*(Flavin kelch repeat F-box protein 1)在叶片中的表达量受土壤温度影响较大,高土温下*StFKF1*表达下降,低土温下*StFKF1*表达上升。*StFKF1*过表达和RNAi研究表明,高温可通过降低*StFKF1*表达而下调*StSP6A*抑制结薯^[28]。

bHLH类转录因子*PIF4*(Phytochrome interacting factor 4)是植物响应高温信号的重要组成因子^[46]。拟南芥中,*PIF4*对*FT*的调节与温度有关,温度升高导致H2A.Z核小体逃离*FT*启动子区,促进*PIF4*激活*FT*^[44],但其在马铃薯中还未见报道。

3.1.2 生物钟基因

块茎形成受生物钟调控,生物钟相关基因转录产物会随温度改变发生变化。高温条件下,马铃薯叶片中与拟南芥生物钟基因*LHY*和*CCA1*部分同源的转录因子*Myb114*和昼夜节律钟夜间复合物基因

StELF4 表达降低^[28], 但在夜间高温条件下, 生物钟相关基因 *StGI* 在耐热和热敏感基因型叶片中的表达量均升高^[23]。昼夜节律时钟核心组件 *StTOC1* 是块茎化信号 *StSP6A* 的温度响应负调节因子, *StTOC1* 抑制 *StSP6A* 在匍匐茎中的激活, 高温下 *StTOC1* 沉默植株的 *StSP6A* 水平升高^[47]。

3.1.3 CO(CONSTANS)/FT调控通路

FT类基因 *StSP6A* 直接调控块茎形成, 其表达水平受光周期和温度等环境信号影响, 在转录和转录后水平受到调控。在光周期途径中, Kloosterman等^[48]发现, 转录调节因子 *StCDF1* (Cycling dof factor 1, CDF1) 的表达丰度受 *StFKF1* 和 *StGI1* 调控, *StCDF1* 会下调 *StCO1* 和 *StCO2* 的表达, 进一步抑制 *StSP5G* 转录, 最后激活可移动的 *StSP6A* 信号表达, 诱导匍匐茎顶端块茎形成。高温介导的块茎抑制现象与叶片中 *StSP6A* 的表达量降低有关^[37], 高气温和高土壤温度下, 叶片中可移动信号物质 *StBEL5* (Bellringer-1 like 5, BEL5)、*StCDF1* 和 *StSP6A* 表达均降低, 与此同时 *StSP5G* 表达上升^[28]。

3.2 植物激素

3.2.1 赤霉素(Gibberellin, GA)

内源GA作为马铃薯块茎形成的抑制剂, 其含量对块茎形成具有重要的调控作用^[49]。块茎初始形成与匍匐茎顶端GA活性的降低有关, 匍匐茎顶端高浓度内源GA1有利于分生组织的伸长, 而诱导条件下匍匐茎顶端开始膨大时, 内源GA1水平降低^[50]。温度通过调节GA水平发挥作用, 高温下叶芽GA含量增加^[24], 使用GA生物合成抑制剂处理植株可以克服高温对结薯的不利影响, 低温条件下, 施加GA处理则会抑制块茎形成^[4]。

3.2.2 茉莉酸(JA)

JA可以触发匍匐茎的诱导, 是块茎形成的强促进因子。对植株外施JA处理, 匍匐茎诱导的块茎数、结薯率和单薯重均显著提高^[51]。JA信号在提高植物耐热性中的促进作用已在拟南芥中得到证实, 茉莉酸诱导基因 *PDF1.2* 在热胁迫下表达水平较高^[52], 外源施用低浓度茉莉酸甲酯(Methyl Jasmonate, MeJA)可维持热胁迫下植物细胞活力, 而JA信号突变体 *coi1-1*、*opr3* 对热胁迫表现敏感^[53]。

3.2.3 其他植物激素

对植株地上和地下部分分别施加热胁迫的研究发现, 响应温度信号的转录产物主要与乙烯(Ethylene, ETH)信号传导或合成有关, 生长素(Auxin, AUX)相关的转录产物ARF(Auxin response factors)、SAUR(Small auxin up RNAs)、生长素外向转运载体PIN1和扩展蛋白(Expansins)等也存在差异表达, 而块茎中脱落酸(Abscisic acid, ABA)受体基因 *Pyl4* 表达量只随气温发生变化^[37]。经轻度高温驯化后的马铃薯植株转移到40℃高温时, 细胞壁修饰(Cell wall modification)、AUX和ETH信号传导以及染色质重塑等生物活动在高温耐受中发挥作用, 可减少代谢扰动和延迟热胁迫反应^[54]。通过施用2-氯乙基三甲基氯化铵(2-chloroethyltrimethylammonium chloride, CCC)几乎可以完全逆转高温对块茎形成的抑制作用, 施用ABA可以部分逆转这种抑制作用^[55]。

3.3 sRNA和糖类物质

sRNA是由20~24个核苷酸组成的非编码RNA分子, 在植物中, 根据其前体将sRNA分为miRNA(microRNA)和siRNA(Small interfering RNA)^[56]。miRNA分子已被证实可以调节多种蛋白质编码基因, 其重要调节靶点之一就是在植物发育和信号转导中发挥作用的转录因子或调控蛋白^[57]。研究表明, 高温条件下马铃薯中特异靶向 *StSP6A* 的miRNA *SES* (Suppressing expression of SP6A)积累, *SES* 下调转录后的 *StSP6A* 表达, 进而使块茎形成受阻, 利用短串联模拟靶标(Short tandem target mimic, STTM)技术沉默 *SES*, 高温下转基因株系叶片 *SP6A* 表达上升促进结薯^[58]。

块茎形成受糖类物质及糖转运体的调节, 块茎初始形成的迹象之一是匍匐茎顶端淀粉含量增加及葡萄糖和果糖含量下降^[59]。研究发现, 即使生育期内短暂的热胁迫也会造成块茎还原糖含量的增加和干物质含量的减少^[60]。高气温环境下, 叶片中淀粉合成关键基因 *StAPL1*、*StAPL3* 和 *StGBSS1* 表达下调^[28]。

4 耐热性遗传改良

4.1 耐热资源评价和筛选

耐热性是植物在高温下生长和获得经济产量的

能力。正常条件下生长的马铃薯植株地上部干重、叶面积指数、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量和冠层温度可作为筛选耐热种质资源的可靠性状^[61]。利用试管薯评估马铃薯耐热性是易于操作的较为可行替代方法, 试管薯结薯数和产量常作为耐热性评价指标^[62]。

Figueiredo 等^[63]利用轮回选择方法培育 30 个无性系进行耐热性评价, 其结果表明针对无性一代和无性二代产量和块茎比重进行评价和选择, 有助于鉴定耐热且对环境响应敏感的株系。由于马铃薯基因组高度杂合的特性, Muthoni 和 Kabira^[24]认为马铃薯耐热种质研究首先应该在二倍体水平上进行, 然后通过有性多倍化、人工染色体加倍和体细胞杂交等各种途径创制四倍体耐热新种质。Watanabe^[64]认为通过孤雌生殖的方法很容易获得单倍体, 四倍体的双单倍体通常雄性不育, 但可用于种质改良。中国研究者以马铃薯品种‘费乌瑞它’愈伤组织为试验材料, 经过 42℃ 热处理 24 h 后, 筛选获得了 NKY1 和 NKY2 两个耐热无性系^[65]; 通过评价高温条件下 165 份马铃薯材料的结薯情况, 筛选出了‘华薯 3 号’等 7 份耐热且结薯稳定种质资源^[66]。

4.2 热激蛋白和转录因子

热激蛋白(Heat shock protein, HSP)研究可有助于提高马铃薯尤其是高温敏感基因型块茎形成过程的耐热性。研究表明, 14 个 *StHsp20* 基因的相对表达量在热胁迫下显著上调^[67], 具有多种亚型的马铃薯 eEF1A(Eukaryotic elongation factor 1A)蛋白可减轻热胁迫对块茎形成的不利影响^[68], 耐热品种高温处理下, 试管薯中 eEF1A 蛋白的积累水平升高^[17]。Gangadhar 等^[69]利用酵母功能筛选系统鉴别出在调节多种应激反应机制中发挥作用的 11 个相关基因, 其中, *StTNT13* 和 *StDNT-17* 同时响应热、干旱和盐胁迫, 而 *StTNT-15* 和 *StDNT-46* 仅响应高温胁迫。马铃薯 HSP 基因表达水平存在基因型差异, 耐热马铃薯品种合成或稳定 smHSPs(small HSP)的时间较长以应对更高的温度胁迫^[70]。高温下, 马铃薯品种‘Desiree’中热激蛋白 *HSc70* 基因表达增加, 其等位基因 *HSc70 A2* 可增强马铃薯高温耐受性^[71]。

热激转录因子(Heat stress transcription factors, HSFs)是一类重要的转录调节因子, 是信号转导链的末端元件, 介导热胁迫、干旱胁迫和化学胁迫等多种非生物胁迫的基因激活。HSFs 通过与 HSP 基因启动子中的热休克元件(Heat shock element, HSE)特异性结合来调控 HSP 基因的转录, 进而保护细胞免受应激损伤并参与蛋白折叠^[72]。Tang 等^[73]通过生物信息学和系统发育分析在马铃薯基因组中鉴定了 27 个 *StHSF* 家族成员, 其中 *StHsf004*、*StHsf005* 和 *StHsf009* 是热胁迫中的主要调节因子。研究发现, 昼夜 35/28℃ 热处理 3 d 后, 马铃薯叶片中绝大多数热激转录因子和热激蛋白不能有效表达, 只有少数的 *Hsp26-CP* 和 *Hsp70* 等热响应蛋白能够高效表达^[74]。唐锐敏等^[75]研究表明, *StHsfA3* 基因在马铃薯响应热胁迫过程中起正调控作用, 高温胁迫下过表达 *StHsfA3* 的马铃薯植株 *StHsp26-CP* 和 *StHsp70* 表达增强。

4.3 耐热基因工程

研究者在利用基因工程技术进行马铃薯耐热性改良方面做了大量工作。通过过表达胁迫诱导启动子 *SWPA2* 调控的 *CuZnSOD*、*APX* 和 *NDPK2* 的转基因马铃薯高温耐受性增强^[76]。过表达非特异性脂质转移蛋白基因 *StnsLTP1* 的转基因植株, 循环清除活性氧和调节应激相关基因的表达增强, 抗氧化防御机制得到激活, 从而对高温等多种非生物胁迫的耐受性增强^[77]。高温胁迫响应基因在不同物种中的耐热性调控相对保守, 过表达拟南芥半胱氨酸过氧化物酶基因 *At2-Cys Prx* 可以增强转基因马铃薯植株的高温耐受性^[78]; 过表达拟南芥冷诱导基因 *AtCBF3* 的马铃薯植株在 40℃ 或更高的温度条件下, 众多胁迫相关基因的表达增加, 光合作用和抗氧化防御能力提高, 转基因马铃薯对高温的耐受性增强^[79]; 过表达胡萝卜耐高温基因 *DcHSP17.7* 的马铃薯植株, 叶片细胞膜稳定性显著提高, 试管薯形成过程表现出较高的耐热性^[80]。

5 展 望

在马铃薯生长期, 块茎形成是最关键和对环境条件最敏感的生育阶段, 影响块茎形成的温度等环境条件限制了马铃薯的地理分布和经济产

量^[81], 尤其是对热带和亚热带地区马铃薯种植区域和产量潜力影响更甚。深入了解马铃薯块茎形成、干物质分配和块茎品质如何受到植物各个部位周围微气候变化的影响, 有助于减少干扰块茎形成的生理和环境障碍、控制块茎同化产物分布, 从而提高热带亚热带地区马铃薯种植面积、管理水平和产量潜力。

以马铃薯块茎形成的光周期调控通路及拟南芥和水稻等模式植物中的开花温度响应信号为参考, 挖掘马铃薯耐热相关基因, 解析块茎形成响应温度信号的分子机制, 将是马铃薯块茎形成的重要研究方向之一。据预计, 到2040年, 当前马铃薯种植区的平均气温将上升1.0~1.4℃, 全球潜产量将减少18%~32%^[82]。过去几十年, 育种家已培育和鉴定出‘Desiree’^[27]和‘Norchip’^[70]等一些耐热马铃薯品种, 但由于全球气候变暖趋势, 耐热马铃薯品种的选育仍亟待关注。研究表明, 马铃薯早熟基因型耐热性强于晚熟基因型^[83], 进一步探究耐热性与熟性及其他性状的关系, 对于培育高产优质耐热马铃薯品种具有重要意义。

[参 考 文 献]

- [1] 徐建飞, 金黎平. 马铃薯遗传育种研究: 现状与展望 [J]. 中国农业科学, 2017, 50(6): 990-1015.
- [2] Xu X, Pan S K, Cheng S F, *et al.* Genome sequence and analysis of the tuber crop potato [J]. Nature, 2011, 475(7355): 189-195.
- [3] 曾凡逵, 许丹, 刘刚. 马铃薯营养综述 [J]. 中国马铃薯, 2015, 29(4): 233-243.
- [4] Jackson S D. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato [J]. Plant Physiology, 1999, 119(1): 1-8.
- [5] Levy D, Veilleux R E. Adaptation of potato to high temperatures and salinity—a review [J]. American Journal of Potato Research, 2007, 84(6): 487-506.
- [6] Vreugdenhil D. "Responses of the potato plant to temperature," in Potato Biology and Biotechnology: Advances and Perspectives [M]. Amsterdam: Elsevier, 2007.
- [7] Dam J V, Kooman P L, Struik P C. Effects of temperature and photoperiod on early growth and final number of tubers in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Potato Research, 1996, 39(1): 51-62.
- [8] Kim Y U, Lee B W. Differential mechanisms of potato yield loss induced by high day and night temperatures during tuber initiation and bulking: photosynthesis and tuber growth [J]. Frontiers in plant science, 2019, 10(3): 1-9.
- [9] Rykaczewska K. The effect of high temperature occurring in subsequent stages of plant development on potato yield and tuber physiological defects [J]. American Journal of Potato Research, 2015, 92(3): 339-349.
- [10] O' Brien P J, Allen E J, Firman D M. A review of some studies into tuber initiation in potato (*Solanum tuberosum*) crops [J]. Journal of Agricultural Science, 1998, 130(3): 251-270.
- [11] Lemaga B. The relationship between the number of main stems and tuber yield of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) under the influence of different day length and soil temperature conditions [D]. Berlin: Technical University of Berlin, 1986.
- [12] Struik P C, Geertsema J, Custers H M. Effects of shoot, root and stolon temperature on the development of the potato (*Solanum tuberosum* L.) plant. II. Development of stolons [J]. Potato Research, 1989, 32: 143-149.
- [13] Kooman P L, Fahem, Tegera, *et al.* Effects of climate on different potato genotypes 2. Dry matter allocation and duration of the growth cycle [J]. European Journal of Agronomy, 1996, 5(3): 207-217.
- [14] Danielle J, Donnelly, Warren K, *et al.* Potato microtuber production and performance: a review [J]. American Journal of Potato Research, 2003, 80(2): 103-115.
- [15] Kim Y U, Seo B S, Choi D H, *et al.* Impact of high temperatures on the marketable tuber yield and related traits of potato [J]. European Journal of Agronomy, 2017, 89(8): 46-52.
- [16] Slater J W. The effect of night temperature on tuber initiation of the potato [J]. European Potato Journal, 1968, 11(1): 14-22.
- [17] Panteli c D, Dragicevic I C, Rudic J, *et al.* Effects of high temperature on *in vitro* tuberization and accumulation of stress-responsive proteins in potato [J]. Horticulture Environment and Biotechnology, 2018, 59(3): 315-324.
- [18] Ewing E E, Struik P. Tuber formation in potato: induction, initiation, and growth [J]. Horticultural Reviews, 1992, 14(7): 89-198.
- [19] Midmore D J. Potato (*Solanum* spp.) in the hot tropics I. Soil temperature effects on emergence, plant development and yield [J]. Field Crops Research, 1984, 8(4): 255-271.
- [20] Reynolds M P, Ewing E E. Effects of high air and soil temperature stress on growth and tuberization in *Solanum tuberosum* [J]. Annals of

- Botany, 1989, 64(3): 241–247.
- [21] Menzel C M. Tuberization in potato at high temperatures: interaction between shoot and root temperatures [J]. *Annals of Botany*, 1983, 52(1): 65–69.
- [22] Singh B, Kukreja S, Goutam U. Impact of heat stress on potato (*Solanum tuberosum* L.): present scenario and future opportunities [J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2020, 95(4): 407–424.
- [23] Singh A, Siddappa S, Bhardwaj V, *et al.* Expression profiling of potato cultivars with contrasting tuberization at elevated temperature using microarray analysis [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 97(9): 108–116.
- [24] Muthoni J, Kabira J N. Potato production in the hot tropical areas of Africa: progress made in breeding for heat tolerance [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2015, 7(9): 220–227.
- [25] 王晓宇, 郭华春. 不同培育温度对马铃薯生长及产量的影响 [J]. *中国马铃薯*, 2009, 23(6): 344–346.
- [26] 杨建勋, 张恒瑜, 蔺永平, 等. 土壤温度波动与马铃薯块茎发育的关系探讨 [J]. *陕西农业科学*, 2007(6): 131–133.
- [27] Basu P S, Minhas J S. Heat tolerance and assimilate transport in different potato genotypes [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1991, 42(240): 861–866.
- [28] Hastilestari B R. Molecular analysis of potato (*Solanum tuberosum*) responses to increased temperatures [D]. Nuremberg: Friedrich Alexander University, 2019.
- [29] Reynolds M P, Ewing E E, Owens T G. Photosynthesis at high temperature in tuber-bearing *Solanum* species [J]. *Plant Physiology*, 1990, 93(2): 791–797.
- [30] Hancock R D, Morris W L, Ducreux L J M, *et al.* Physiological, biochemical and molecular responses of the potato (*Solanum tuberosum* L.) plant to moderately elevated temperature [J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, 37(2): 439–450.
- [31] Timlin D, Lutfor Rahman S M, Baker J, *et al.* Whole plant photosynthesis, development, and carbon partitioning in potato as a function of temperature [J]. *Agronomy Journal*, 2006, 98(5): 1195–1203.
- [32] Salvucci M E, Crafts-Brandner S J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: The activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis [J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 120(2): 179–186.
- [33] Kobza J, Edwards G E. Influences of leaf temperature on photosynthetic carbon metabolism in wheat [J]. *Plant Physiology*, 1987, 83(1): 69–74.
- [34] 符大贤. 高温对不同生育期马铃薯光合作用的影响 [J]. *农家参谋*, 2018(18): 123.
- [35] Ewing E E. Heat stress and the tuberization stimulus [J]. *American Potato Journal*, 1981, 58(1): 31–49.
- [36] Edurne B F, José M F, Manuel M, *et al.* Enhancing sucrose synthase activity in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers results in increased levels of starch, ADPglucose and UDPglucose and total yield [J]. *Plant Cell Physiology*, 2009, 50(9): 1651–1662.
- [37] Rina H B, Julia L, Stephen R, *et al.* Deciphering source and sink responses of potato plants (*Solanum tuberosum* L.) to elevated temperatures [J]. *Plant Cell and Environment*, 2018, 41(11): 2600–2616.
- [38] Obiero C O, Milroy S P, Bell R W. Importance of whole plant dry matter dynamics for potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber yield response to an episode of high temperature [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 162(4): 560–571.
- [39] Nam K H, Minami C, Kong F, *et al.* Relation between environmental factors and the LOX activities upon potato tuber formation and flower–bud formation in Morning Glory [J]. *Plant Growth Regulation*, 2005, 46(3): 253–260.
- [40] Nam K–H, Kong F J, Matsuura H, *et al.* Temperature regulates tuber-inducing lipoxygenase-derived metabolites in potato (*Solanum tuberosum*) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(2): 233–238.
- [41] Nam K H, Yoshihara T. Theobroxide induces tubers in potato (*Solanum tuberosum* L.) and flower buds in morning glory (*Pharbitis nil*) under non-inductive high temperatures [J]. *Plant Growth Regulation*, 2011, 64(3): 311–315.
- [42] Aien A, Bahuguna R N, Khetarpal S, *et al.* Higher glycinebetaine and antioxidantenzymes activity are associated with high temperature tolerance in potato [J]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 2011, 16(3): 285–293.
- [43] Rodríguez-Falcón M, Bou J, Prat S. Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response [J]. *The Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57(6): 151–180.
- [44] Kumar S V, Lucyshyn D, Jaeger K E, *et al.* Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering [J]. *Nature*,

- 2012, 484(7393): 242–245.
- [45] Jung J H, Domijan M, Klose C, *et al.* Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2016, 354(6314): 886–889.
- [46] Koini M A, Alvey L, Allen T, *et al.* High temperature-mediated adaptations in plant architecture require the bHLH transcription factor PIF4 [J]. *Current Biology*, 2009, 19(5): 408–413.
- [47] Morris W L, Ducreux L J M, Jennifer M, *et al.* Identification of TIMING of CAB EXPRESSION 1 as a temperature-sensitive negative regulator of tuberization in potato [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(20): 5703–5714.
- [48] Kloosterman B, Abelenda J A, Gomez M del M C, *et al.* Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes [J]. *Nature*, 2013, 495(7440): 246–250.
- [49] Mares D J, Marschaner H, Krauss A. Effect of gibberellic acid on growth and carbohydrate metabolism of developing tubers of potato (*Solanum tuberosum*) [J]. *Physiologia Plantarum*, 1981, 52(2): 267–274.
- [50] Xu X, van Lammeren A A M, Vermeer E, *et al.* The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation *in vitro* [J]. *Plant Physiology*, 1998, 117(2): 575–584.
- [51] Pelacho A M, Mingo-Castel A M. Jasmonic acid induces tuberization of potato stolons cultured *in vitro* [J]. *Plant Physiology*, 1991, 97(3): 1253–1255.
- [52] Manvi S, Ashveya L. Jasmonates: emerging players in controlling temperature stress tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 1129.
- [53] Clarke S M, Cristescu S M, Miersch O, *et al.* Jasmonates act with salicylic acid to confer basal thermotolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *New Phytologist*, 2009, 182(1): 175–187.
- [54] Trapero-Mozos A, Ducreux L J M, Bita C E, *et al.* A reversible light- and genotype-dependent acquired thermotolerance response protects the potato plant from damage due to excessive temperature [J]. *Planta*, 2018, 247(6): 1377–1392.
- [55] Menzel C M. Tuberization in potato at high temperatures: responses to gibberellin and growth inhibitors [J]. *Annals of Botany*, 1980, 46(3): 259–265.
- [56] Axtell M J. Classification and comparison of small RNAs from plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64(1): 137–159.
- [57] Che X M. MicroRNA biogenesis and function in plants [J]. *FEBS Letters*, 2005, 579(26): 5923–5931.
- [58] Lehtretz G G, Sonnewald S, Hornyik C, *et al.* Post-transcriptional regulation of FLOWERING LOCUS T modulates heat-dependent source-sink development in potato [J]. *Current Biology*, 2019, 29(10): 1614–1624.
- [59] Abelenda J A, Bergonzi S, Oortwijn M, *et al.* Source-sink regulation is mediated by interaction of an FT homolog with a SWEET protein in potato [J]. *Current Biology*, 2019, 29(7): 1178–1186.
- [60] Busse J S, Wiberley-Bradford A E, Bethke P C. Transient heat stress during tuber development alters post-harvest carbohydrate composition and decreases processing quality of chipping potatoes [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2019, 99(5): 2579–2588.
- [61] Ufuk D, Çaliskan S, Yavuz C, *et al.* Assessment of morphophysiological traits for selection of heat-tolerant potato genotypes [J]. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2017, 41(3): 218–232.
- [62] Singh A, Kaushal N, Sharma R, *et al.* Effect of elevated temperature on *in vitro* microtuberization of potato genotypes with different thermotolerance levels [J]. *Vegetos*, 2016, 29(3): 6–9.
- [63] Figueiredo I C R, Pinto C A B P, Ribeiro G H M R, *et al.* Efficiency of selection in early generations of potato families with a view toward heat tolerance [J]. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 2015, 15(4): 210–217.
- [64] Watanabe K. Potato genetics, genomics, and applications [J]. *Breeding Science*, 2015, 65: 53–68.
- [65] 宁志怨, 董玲, 陈静娴, 等. 马铃薯耐热无性系离体筛选的初步研究 [J]. *分子植物育种*, 2009, 7(6): 1176–1179.
- [66] 张玉婷, 董建科, 宋波涛, 等. 马铃薯耐热结薯资源初步筛选 [C]// 屈冬玉, 陈伊里. 马铃薯产业与脱贫攻坚. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2018: 9.
- [67] Zhao P, Wang D D, Wang R Q, *et al.* Genome-wide analysis of the potato Hsp20 gene family: Identification, genomic organization and expression profiles in response to heat stress [J]. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 61.
- [68] Momčilo I, Pantelić D, Zdravković K, Korac S, *et al.* Heat-induced accumulation of protein synthesis elongation factor 1A implies an important role in heat tolerance in potato [J]. *Planta*, 2016, 244(3): 671–679.
- [69] Gangadhar B H, Yu J W, Sajeesh K, *et al.* A systematic exploration of

- high-temperature stress-responsive genes in potato using large-scale yeast functional screening [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2014, 289(2): 185–201.
- [70] Yeh J A, Kristine C J, Zimmerman L. Genotypic differences in the heat-shock response and thermotolerance in four potato cultivars [J]. *Plant Science*, 2003, 166(4): 901–911.
- [71] Trapero-Mozos A, Morris W L, Ducreux L J M, *et al.* Engineering heat tolerance in potato by temperature-dependent expression of a specific allele of HEAT-SHOCK COGNATE 70 [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16(1): 197–207.
- [72] Schöffl F, Prandl R, Reindl A. Regulation of the heat-shock response [J]. *Plant Physiology*, 1998, 117(4): 1135–1141.
- [73] Tang R, Zhu W J, Song X Y, *et al.* Genome-wide identification and function analyses of heat shock transcription factors in potato [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 490.
- [74] Tang R, Gupta S K, Niu S, *et al.* Transcriptome analysis of heat stress response genes in potato leaves [J]. *Molecular Biology Reports*, 2020, 47(6): 4311–4321.
- [75] 唐锐敏, 贾小云, 朱文娇, 等. 马铃薯热激转录因子 *HsfA3* 基因的克隆及其耐热性功能分析 [J/OL]. *作物学报*, 2020: 1–15 [2021-01-07]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.s.20200907.1415.004.html>.
- [76] Kim M D, Kim Y H, Kwon S Y, *et al.* Enhanced tolerance to methyl viologen-induced oxidative stress and high temperature in transgenic potato plants overexpressing the *CuZnSOD*, *APX* and *NDPK2* genes [J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 140(2): 153–162.
- [77] Gangadhar B H, Kappachery S, Jelli V, *et al.* Enhanced tolerance of transgenic potato plants over-expressing non-specific lipid transfer protein-1 (StnsLTP1) against multiple abiotic stresses [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7(86): 1228.
- [78] Kim M D, Kim Y H, Kwon S Y, *et al.* Overexpression of 2-cysteine peroxiredoxin enhances tolerance to methyl viologen-mediated oxidative stress and high temperature in potato plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49(8): 891–897.
- [79] Dou H, Xu K, Meng Q, *et al.* Potato plants ectopically expressing *Arabidopsis thaliana* CBF3 exhibit enhanced tolerance to high-temperature stress [J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, 38: 61–72.
- [80] Ahn Y J, Zimmerman J L. Introduction of the carrot HSP17.7 into potato (*Solanum tuberosum* L.) enhances cellular membrane stability and tuberization *in vitro* [J]. *Plant Cell and Environment*, 2006, 29(1): 95–104.
- [81] Dutt S, Manjul A S, Raigond P, *et al.* Key players associated with tuberization in potato: potential candidates for genetic engineering [J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2017, 37(7): 942–957.
- [82] Hijmans R J. The effect of climate change on global potato production [J]. *American Journal of Potato Research*, 2003, 80(4): 271–279.
- [83] Levy D, Kastenbaum E, Itzhak Y. Evaluation of parents and selection for heat tolerance in the early generations of a potato (*Solanum tuberosum* L.) breeding program [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 82(2): 130–136.