

概 述

马铃薯块茎形成机理研究^{*}

李灿辉 龙维彪

(云南师范大学生命科学系 昆明 650031)

摘 要

对近一个世纪以来有关马铃薯块茎形成机理研究的各主要方面, 相关假说, 和目前存在的主要问题作了简要的概述。从中可以了解到该研究进展的大体概况及今后的研究重点。

关键词 块茎形成, 马铃薯

1 前 言

马铃薯块茎是马铃薯植株在一定发育时期或一定诱导条件下, 形成匍匐茎, 经匍匐茎亚顶端辐射状膨大增生, 并富积大量同化产物而形成的一种茎变态贮藏器官。块茎形成涉及马铃薯植株的生长、发育、代谢改变, 同化产物分配及新器官形态建成等一系列复杂过程的综合变化。因此, 研究和了解马铃薯块茎形成的机理, 不仅在理论上具有重要意义, 对指导马铃薯的生产实践等亦具有很大的实用价值。

从第一个解释马铃薯块茎形成机理的假说提出至今, 已有近一个世纪的历史。其间, 块茎形成机理吸引了众多学者极大的研究兴趣, 提出了一系列的假说; 并围绕不同假说开展了大量的研究工作。然而, 迄今为止, 仍缺乏为多数学者所能接受的合理解释。尽管国

外研究人员经常性地对块茎形成机理的阶段性的进展予以综述报道, 但是, 由于我国此方面的研究工作开展较晚, 无论是知识性介绍或较系统的综述报道均很少。因此, 本文拟就此方面的研究作一简要概述。

2 块茎形成过程中马铃薯植株的形态变化

马铃薯植株上块茎开始发生和形成时, 植株的生长发生了急剧的变化。通常主要表现为: 匍匐茎顶端出现钩状弯曲, 弯曲部位膨大, 继而发育成块茎; 植株上的叶片变大、变薄; 叶柄与茎秆的夹角增大; 茎秆生长受抑制; 节间缩短; 侧芽发育成枝条的趋势被抑制; 花芽及花的败育率增加; 根的生长及根系发育受抑制; 块茎成熟和植株衰老加快等。

就块茎形成过程本身而言, 从形态学的角度观察, 一般将其分成匍匐茎形成和匍匐茎亚顶端区域膨大成块茎二个阶段。但应该

^{*} 国家自然科学基金资助

收稿日期: 1996-05-04

指出的是,匍匐茎形成和块茎发生及形成之间并无必然的因果联系。一般情况下,块茎即发生于匍匐茎顶端的弯曲部位。匍匐茎顶端转变成块茎的过程包含了细胞膨大;细胞分裂加快,但纵向分裂停止;淀粉,贮藏蛋白沉积等;最终导致块茎的形成。但是,在块茎发生和形成早期,上述事件(尤其是细胞膨大和分裂)发生的先后顺序及作用大小一直未有肯定的结论。有些学者报道,块茎发生的最早可观察到的形态学变化是细胞的快速有丝分裂和淀粉沉积。而另有学者却认为,细胞膨大是匍匐茎顶端块茎发生时的最早形态变化。至于细胞膨大和细胞分裂在块茎发生和形成过程中所起的作用,长期以来一直都有相互矛盾的报道;尽管这些研究均以块茎形成过程中,细胞数量和体积的变化为基础。

3 块茎形成过程中马铃薯植株的生理生化变化

伴随着马铃薯块茎的发生和形成,甚至在块茎发生之前,植株内就发生了一系列与块茎形成相关的生理生化变化。主要表现为:叶片的光合速率大幅度提高,整个植株的干物质含量迅速增加,叶片中同化产物外运的速度加快;匍匐茎顶端蔗糖含量增加,淀粉逐渐沉积;块茎特异蛋白等贮藏蛋白相继出现,且含量渐增;一些内源激素的含量也出现了明显的变化等。以下仅就蔗糖、淀粉含量及与其合成相关的酶类变化,块茎主要贮藏蛋白含量变化,及一些内源激素变化等三个主要方面作简要概述。

在块茎发生期间,植株叶片中蔗糖和淀粉的合成能力迅速增加,叶内蔗糖和淀粉含量也相应增高,并出现极其明显的昼夜节律变化。与此同时,蔗糖外运并累积于匍匐茎顶端,淀粉在此部位亦开始合成并逐渐沉积;

因而,此时的匍匐茎顶端蔗糖和淀粉含量增加。块茎出现时,二者的含量急剧上升。块茎形成之后,块茎中淀粉沉积逐渐加快,而蔗糖浓度则在一定时间内保持较稳定水平,然后才缓慢下降;但正常条件下,正在发育的块茎中蔗糖含量仍高于植株的其它器官中的含量。

与蔗糖和淀粉合成相关的酶类也发生了相应的变化。在块茎发生过程中,UDPG 焦磷酸酶(UGPase),蔗糖磷酸合成酶(SPS),蔗糖合成酶(SS)和ADPG 焦磷酸化酶B(AG-Pase B)的含量和活性均逐渐上升;块茎出现时,上述四者的含量和活性皆达最高水平;此后,逐渐缓慢下降。ADPG 焦磷酸化酶S(AGPase S),颗粒淀粉合成酶(GBSS)和分枝酶(BE),在块茎发生期间,含量和活性亦逐渐增加;至块茎出现时,也达最大值。此后,AGPase S 和 GBSS 的含量和活性依然保持相对恒定;而 BE 则缓慢上升。

块茎的形成还与其它一些块茎主要贮藏蛋白,如 Patatin 和蛋白酶抑制剂 II (Proteinase Inhibitor II, Pin II)等的出现直接相关。这些蛋白质通常具有块茎特异性;正常情况下,其仅在块茎发生及形成过程中出现,并随着块茎的生长和发育而逐渐累积。Patatin 和 Pin II 的含量大约占块茎总可溶性蛋白含量的 60% 以上;正常植株的茎叶中无法检测到它们的存在。但在块茎发生过程中,Patatin 特异性地在匍匐茎顶端出现并逐渐累积;块茎发生后,Pin II 亦开始出现和累积。Patatin 的出现被认为是块茎发生和形成的生化标志。然而,有关 Patatin 和 Pin II 在块茎形成过程中特异性出现的原因及其生理功能仍在研究之中。

马铃薯植株中一些内源激素在块茎形成过程中也发生了明显的变化。此早已备受人们的关注。并证实赤霉素(GA₃)的含量在块茎形成过程中显著下降;细胞分裂素在块茎

出现之前含量明显上升,然而,在块茎发生及形成期间即开始下降至较低水平;生长素的含量变化类似于细胞分裂素;脱落酸的含量在块茎形成期间略有增加;而乙烯活性却无明显变化。另外,近来发现,植株叶片中茉莉酮酸(Jasmonic Acid, JA)和块茎酸(Tuberonic Acid, TA)的含量或活性在短日照条件下明显上升,可能与块茎形成有关。在公认的 5 大类激素中,GA₃对块茎形成的影响,诸多报道结果较一致。JA 和 TA 的作用则仍需深入探讨。

4 马铃薯块茎形成机理假说概述

最早研究马铃薯块茎形成机理的学者 Bernard(1902)认为,块茎形成是真菌与马铃薯共生的结果。随着植物生理学的发展,Wellensiek (1929), Werner (1934), 及 Driver 和 Hawkes(1943)等提出,短日照抑制植株地上部分枝条的生长,导致同化产物积累于匍匐茎顶端,C/N 比增加,引发块茎形成;常俗称为 C/N 假说。此后, Gregory (1956)和 Chapman(1958)通过经典的嫁接试验证明,短日照条件下,叶片中产生性质类似于激素的块茎形成刺激物,其被转运至匍匐茎顶端,从而导致块茎形成;即块茎形成刺激物假说。本世纪 50 年代以来,由于对植物激素和生长调节物质研究兴趣的骤增,许多研究工作即着重于寻找该刺激物。对已知的植物生长物质在块茎形成过程中内源含量变化,外源施加影响和离体培养诱导等方面进行了大量的研究。其间,提出了诱导刺激物与内源 GA₃ 之间的平衡决定块茎形成(Okazawa 和 Chapman, 1962);诱导刺激物在本质上可能就是细胞分裂素(Courdoroux, 1967;Palmer, 1969, 1970);内源生长物(特别是生长抑制剂)与 GA₃ 的平衡关系控制块茎的形成过程(Hammes 和 Nel, 1975);块茎形

成刺激物在某些性质上类似于烟草产生的开花刺激素(Chailakhyan, 1981);块茎的形成受多种内源激素的协同调控(Ewing, 1987);TA 或 JA 就是块茎形成刺激物(Koda 等, 1988, 1991 等)等推理或假说。上述假说或推理迄今仍缺乏令人信服的可靠证据。除此之外, Batutis 和 Ewing(1982)的研究表明,光敏素(Phytochrome)至少间接参与了块茎形成过程的调控。最近的研究已证实,光周期和光合产物才是块茎形成的最主要影响因素(Ewing, 1990)。还确定了一些影响块茎形成的基因位点,其中有些位点是显性或至少是部分显性;表明块茎形成受多基因控制(van der Berg 和 Ewing 等, 1995)。并初步证实 Ca 及钙信使系统参与了块茎形成的调控(Balamani 等, 1986;Takezawa 等, 1995)。

从以上简要概述可以看出,除了最早的共生推论为后来的研究结果所否定之外,基于 C/N 假说和块茎形成刺激物假说的深入研究工作仍需继续。尤其是有关块茎形成机理的新进展及新观点颇值得借鉴。但是,在研究块茎形成的过程中,应兼顾形态、生理生化及基因表达水平的变化;偏执其中任何一端,均难以提供可靠的实验证据和研究结果。

5 块茎形成的一些影响因子

本质上说,块茎形成主要由遗传基因控制。因为,并非所有的马铃薯品种都能形成块茎,有些品种即使在最佳结薯条件下,也不能产生块茎。对普通栽培品种而言,一般认为,短日照(尤其是暗期延长)、较低的温度(尤其是较低土温和夜温)、高光强、蓝光、低水平氮素(包括低水平的 NO₃/NH₄ 比例)、种薯及植株生理年龄衰老等条件有利于块茎形成。反之,则影响、延缓或抑制块茎的形成。很显然,这些影响因子对块茎形成的作用肯定还与品种的遗传背景有关;比如,有些

品种即使在持续光照条件下也能正常结薯。

在深入研究这些外部影响因子对块茎形成的内在作用机制过程中,目前,已肯定光周期(如光敏素)和光合产物是块茎形成的主要调控因子。而光强、光质、温度和氮素等的作用机制,许多学者通过内源激素(尤其是 GA_3)的可能作用机制来解释。因为, GA_3 与块茎形成的关系为多数学者认同,尽管在短日照处理下, GA_3 并不能完全抑制块茎的形成。至于细胞分裂素、脱落酸、乙烯、生长素和JA等与块茎形成的关系,则有不同甚至各执一端的报道。综合分析不同报道所采用的方法,实验材料体系,及块茎形成过程中植株的形态和生理生化变化等,似乎有理由认为,除 GA_3 而外的已知植物激素并非影响块茎形成的主要因素。当然,这并不排除内源

激素之间相互协调作用而促进块茎形成。除此之外,光周期和光合产物等对胞内Ca浓度的调控,及Ca和钙信使系统与块茎形成的关系亦已得到初步的证实。

6 存在的问题

从以上简要的概述可知,马铃薯块茎形成机理仍处于深入探讨和研究之中。目前,明显存在的问题之一是植株上块茎形成不同步,给研究工作带来一定的困难。第二,近年来的研究工作似乎已初步证明,块茎的形成过程可以分为生化分化和块茎器官形态建成二个独立发育阶段;在正常植株上,此二个阶段紧密相关联;但迄今,对二者之间联系的机制尚缺乏了解。

《作物杂志》编辑部启事

《作物杂志》是中国作物学会主办的农作物综合性中级科学技术期刊。本刊融技术性、学术性、信息性和知识性于一体,旨在传播作物科学知识,报道最新科研成果、研究进展、科技动态、新品种、实用新技术及丰产经验。辟有专家建议、专题综述、品种与种子生产、栽培技术、种植制度、资源与环境、新技术、研究简报、国外农业及品种信息等栏目。

《作物杂志》为双月刊,微机排版,大胶印。每期定价2.50元,全年15.00元。邮发代号82-220,全国各地邮局(所)均可订阅。本刊编辑部亦可随时订阅,并存有部分过刊,欢迎邮购。

《作物杂志》从1995年开始实施彩色封面,选登图片的原则是与发表文章内容有关的图片,或者是经过省、市农作物品种审定委员会审定的各作物品种的图片。我刊考虑到农业各单位经费紧缺的实际情况,只收成本费。欢迎广大科技工作者在来稿的同时附图片。我刊将竭诚为您服务,以最低的价格,最好的效果,为您宣传和推广科研成果。

《作物杂志》除了继续刊登作物栽培、育种等文章外,还增加与作物有关的植物保护、化学除草、农药、土壤肥料等文章,欢迎来稿。