

综 述

马铃薯块茎发育机理的研究^{*}

徐 欣 连 勇

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所 北京 100081)

摘 要

匍匐茎发生、块茎膨大和淀粉积累是马铃薯块茎发育的三个重要过程。由腋芽发生形成匍匐茎,主要进行细胞的分裂和纵向伸长,匍匐茎纵向伸长停止后,其顶端细胞的膨大是块茎膨大的主要原因,块茎形成过程中,伴随着淀粉的积累,这些过程均受激素、矿质营养、环境条件等不同因素的控制。

关键词 马铃薯,块茎发育,激素,淀粉积累

1 前 言

马铃薯是世界上第四大粮食作物,在我国它还是重要的蔬菜作物,对其块茎的发生发育过程进行研究,了解其块茎发育的机理及内外部因素对块茎发育的影响,将为马铃薯的栽培、育种和生产提供理论依据,因而具有重要的实际意义。同时,马铃薯块茎是典型的贮藏器官,其生长特性,使研究者可以利用单节插条培养的微型薯或离体培养试管薯进行研究,具有便于控制、培养、观察和取材等优点,因而被许多研究者普遍采用,成为贮藏器官发育机理及农作物碳水化合物代谢理论研究的模式材料。

2 块茎发育的解剖学研究

马铃薯块茎的形成是匍匐茎形成和块茎膨大二个独立过程的总和,这二个过程由不同的因素控制^[1]。

2.1 匍匐茎的形成

马铃薯的匍匐茎是地下基部茎节发生的侧枝,具有伸长的节间,着生螺旋分布的鳞片叶,顶端呈弯钩状。匍匐茎是由腋芽发生的,与普通侧枝相同,由腋芽中的分生细胞不断分裂,基部细胞不断伸长,形成匍匐茎。与普通侧枝明显不同的是,匍匐茎顶端具有一个较长的染色很深的高度分生组织圆柱,其分生细胞的数量远多于普通侧枝顶端的分生细胞。分生组织圆柱的表皮细胞呈辐射伸长和垂直向高度扁化,排列致密^[1]。

匍匐茎中维管组织的分化过程与普通侧枝相同。匍匐茎尖早期有大量筛管分子,在发育稍老的匍匐茎中,出现双韧维管束,只有几

^{*} 国家自然科学基金资助项目

收稿日期: 1996-10-20

个木质部分子, 但韧皮部十分发达^[2]。Booth^[3] (1963) 观察到, 匍匐茎顶端弯曲程度是有变化的, 并与两侧细胞长度不同有关系。他认为, 匍匐茎钩的方位有周期性变化, 与最新扩展的鳞片叶的位置有关。

2.2 块茎的膨大

早期的研究者认为, 块茎的初始膨大是由于髓区、环髓区和皮层的大量细胞分裂^[2]。而 Plaisted^[4] (1957) 的结论是, 细胞分裂和细胞膨大同时作用于块茎的膨大。Booth^[3] (1963) 则认为块茎的原始膨大是细胞膨大的结果。Reeve^[5] (1973) 对马铃薯块茎膨大过程中细胞数目和细胞体积的变化进行了详细研究, 他认为, 虽然原形成层细胞分裂不断提供新的维管束细胞, 但是成熟的块茎中维管束细胞只占块茎总体积的 5%。虽然在块茎的环髓区和皮层可以观察到少量薄壁细胞的分裂, 但是, 这些薄壁细胞体积的增大, 特别是环髓区细胞体积的增大, 是块茎膨大的主要原因。

2.3 匍匐茎形成与块茎膨大的关系

Duncan^[6] (1984) 的研究显示, 马铃薯单节插条培养后第 1d 即可观察到细胞分裂指数的明显升高; 培养第 2d 和第 3d, 细胞分裂指数达到最高值; 第 4d 起, 细胞分裂逐渐减弱, 并且可以观察到细胞体积的增大, 同时在外形上刚刚可以看到匍匐茎顶端的膨大。

Vreugdenhil^[7] (1989) 认为, 匍匐茎伸长及块茎膨大是连续的、密切相关的过程, 同时又是受不同外界条件和激素调控的两个独立的发育阶段。马铃薯块茎的发育必需经过以下几个步骤: (1) 匍匐茎的诱导和发生, 腋芽的活动; (2) 匍匐茎的伸长和分枝; (3) 匍匐茎纵向生长的停止; (4) 块茎的发生和膨大, 匍匐茎顶端辐射生长, 同时发生内部的代谢变化。这些步骤是马铃薯块茎发育所必需的, 只有在极少数特殊条件下, 块茎的形成不经过

匍匐茎的伸长。

3 块茎发育的激素调控

3.1 激素对匍匐茎形成的影响

马铃薯植株的腋芽同时具有发育成普通侧枝—叶枝和匍匐茎的潜力。黑暗和潮湿有利于匍匐茎的发生^[8]。Booth^[3] (1963) 的研究显示, 匍匐茎只有在相当水平的顶端优势的影响下才能发生。对去掉腋芽或去掉根部 and 对外源激素的研究表明: (1) 当侧芽不受顶端优势支配时, 细胞分裂素促进叶枝的形成^[9]; (2) 高比例的内源 GA (赤霉素) 或外源 GA 的加入, 促进匍匐茎的形成^[8~11]; (3) GA 在天然 IAA (吲哚乙酸) 或外源 IAA 存在时, 在各种条件下都能刺激匍匐的发生, 可见, IAA 对匍匐茎的形成也有促进作用^[9]。

匍匐茎的伸长和分枝或受光周期的影响, 长日照具促进作用, 短日照促使匍匐茎伸长的停止。Wareing^[12] (1973) 发现, GA 含量与光周期有明显关系, 长日照和高 GA 含量促进匍匐茎的伸长, 短日照条件下, GA 含量降低, 匍匐茎伸长受到抑制。除此以外, 乙烯也抑制匍匐的发育^[13], 乙烯的产生经常是植物在各种逆境胁迫下的结果, Vreugdenhil^[7] (1989) 认为, 马铃薯匍匐茎中乙烯的产生来自于匍匐茎在地下伸长时的机械胁迫, 乙烯产生导致匍匐伸长生长的停止。

3.2 激素对块茎膨大的影响

马铃薯块茎由匍匐茎顶端发育而来, 但激素对匍匐茎形成和块茎膨大的作用是不同有。与对匍匐茎的作用相反, GA 抑制或延迟块茎的发生^[10,14~16]。因此, 在短日照下, GA 浓度降低有双重作用, 即抑制匍匐茎的伸长和促进块茎的发生。

有报道认为, 乙烯在块茎发生中有积极作用^[17,18]。但 Mingo-Castel^[13,19] 的研究说明, 乙烯抑制块茎的发生。Vreugdenhil^[7]

(1989) 认为, 这种分歧来自于乙烯抑制匍匐茎伸长和块茎发生, 但对块茎发生的抑制作用是非常短暂的, 由于匍匐茎伸长的停止, 土壤的机械胁迫减小, 乙烯的含量也下降。

细胞分裂素具有促进块茎发生的作用, 但它同时也可使匍匐茎转变为叶枝。因此它的作用决定于其它激素的共同作用。当存在高浓度 GA 时, 细胞分裂素促进叶枝的形成; 在较高乙烯与 GA 比例时, 它促进块茎发生^[7]。

对 IAA 作用的研究报道至今较少, Harmey^[20] (1966) 发现, 外源 IAA 使块茎发生提前及得到较大的薯块。而 Kumar^[15] (1974) 报道, 大于 5 μM 的 IAA 抑制块茎的形成。Struick^[21] (1991) 的研究显示, IAA 促使无柄块茎的形成。

Wareing^[22] (1980) 报道了 ABA 在块茎形成中的积极作用, 但 Qareneg^[23] (1982) 和 Ewing^[24] (1985) 的异议, 使 ABA 在块茎发生中的作用成为疑问。

在以上研究基础上, Wareing^[25] (1982) 提出, 可能有一种未知的刺激物参与了块茎形成的调节, 短日照促进这种物质的产生。Struick^[26] (1987) 以及 Koda 和 Okazawa^[27] (1988) 分别分离出类似的物质。

综上所述, 内源 GA 是块茎形成整个过程中的重要调节因素。匍匐茎发生时存在较高含量 GA, 而 GA 的减少促进块茎的发生。Vreugdenhil^[7] (1981) 将 GA 的重要作用称为“粗调节”, 其它激素的协同作用称为“细调节”, 其中细胞分裂素和乙烯的作用是不可忽视的。

4 影响植株不同位点块茎发育的因素

条件适宜时, 在单个马铃薯植株的很多位点上均可形成块茎。在不同位点, 块茎的形

成是在同时进行的, 但却是不同步的, 最终形成的块茎大小及其分布有很大差异。

4.1 匍匐茎发生的位点、时间和大小

在同一马铃薯植株上, 匍匐茎的发生和块茎的形成存在一定的规律性: (1) 匍匐茎的发生通常始于最靠近母薯的茎节, 并呈向顶发育的趋势^[4,28], 越早形成的匍匐茎越大, 并且越容易分枝, 因而具有越多的块茎发生位点^[17,29]; (2) 低茎节位点发生的块茎比高茎节位点发生的块茎大。

匍匐茎是块茎发育的高效运输器官, 在马铃薯块茎发育中起重要作用, 其大小分布受多种因素影响^[21]: (1) 匍匐茎与提供营养物质及激素等的源器官(包括母薯、茎尖、叶片等)的距离远近; (2) 连接匍匐茎伸长叶片等源器官的维管束运输系统; (3) 土壤对匍匐茎伸长的机械胁迫而造成的不同乙烯含量的影响; (4) 匍匐茎上不定根的形成, 影响其对水分和养料的吸收。

4.2 影响块茎形成的内部因素—酶、激素和膨压

块茎膨大的过程中伴随着淀粉的合成和积累, 在马铃薯植株的不同位点, 对淀粉合成所需要的碳源、细胞膨大所需要的水分和发育所必需的其它养分以及激素等存在着竞争。

近年来, 许多研究者对马铃薯块茎淀粉合成中一些重要的酶进行了大量的研究^[20,30~32], 认为它们对块茎形成中淀粉的积累起重要的调节作用。激素的作用已在前面叙述。此外, 由于环境变化造成块茎膨压的变化, 影响蔗糖的分布, 进而影响淀粉的合成, 最终影响块茎的生长^[33]。

4.3 影响块茎形成的外部因素

环境因素对块茎形成过程中所有发育、代谢、物质运输过程有影响, 因而影响块茎的形成。这些因素包括: 土壤的温度、湿度和机械阻力; 光周期和光强度; 各种逆境(高低温、

干旱等); CO₂ 浓度等^[21]。

马铃薯植株上块茎的大小分布受多种因素影响, 但是匍匐茎的形成和发育是起决定性作用的, 它的数量、位置、发生时间及生长情况都将决定随后块茎的膨大和发育^[21]。

5 问题讨论与研究方向

5.1 匍匐茎伸长与块茎膨大的细胞学研究

对马铃薯块茎发育的形态解剖学研究已有几十年历史, 马铃薯块茎发育过程中细胞分裂和细胞膨大两个过程的关系, 过去一直是研究者争论的焦点^[2,3,5]。近年来的研究普遍认为, 由腋芽形成匍匐茎主要进行细胞分裂和纵向伸长, 随后, 细胞纵向伸长停止, 匍匐茎顶端细胞膨大和多方向分裂, 块茎膨大主要是细胞膨大的结果^[6,7]。但这方面的观察仍缺乏直接的细胞学证据, Vreugdenhil 和 Lammenen(未发表)对马铃薯发育过程中细胞骨架的研究, 不仅能够阐明细胞分裂的方向及发生的部位与时间, 同时将揭示细胞分裂和细胞膨大两个过程的关系。关于细胞膨大过程的详细研究尚未见报道, 细胞膨大过程中, 细胞壁的变化、液泡增大及细胞内部结构的变化, 都是值得研究的问题。

5.2 块茎形成与淀粉积累的关系

淀粉合成是块茎发育过程中不可分割的一部分。以往的研究存在两个缺陷, 其一是将块茎的发育过程与淀粉合成过程分开进行研究; 其二, 虽然不少研究者对淀粉合成的代谢产物、酶等进行了测定分析, 但缺乏细胞学的直接证据。有必要从细胞水平对淀粉产生的时间、部位、分布及淀粉合成过程进行研究。显微技术及细胞化学技术及免疫荧光技术的发展, 使淀粉合成过程中各种物质的定位研究成为可能。

5.3 激素对块茎发育的调节作用

激素对块茎发育的调节作用是不容置疑

的, 但目前的研究仅停留在激素对块茎发育外部形态的影响, 而且仍然没有明确的阐述。激素在匍匐茎形成、块茎膨大和淀粉合成中的作用, 激素与淀粉合成中代谢反应和酶的关系, 激素与外界条件对块茎形成影响的关系, 激素对块茎分布的影响, 以及外源激素对块茎形成的调控等, 有待做进一步的研究。

目前比较肯定 GA 在块茎形成中的重要作用, 今后, 有必要对 GA 的作用机理及 GA 与其它激素的协同作用, 进行重点的研究。对于 Wareing^[25]提出的块茎形成刺激物的研究也将进一步深入。研究激素的调节作用, 不仅具有重要的理论意义, 同时将在马铃薯块茎的生产中具有实践价值。

参 考 文 献

- 1 P M 哈里斯. 马铃薯改良的科学基础. 北京: 农业出版社. 1984
- 2 Artschwager E F. Studies on the potato tuber. J of Agri Res, 1924, 27: 809~35
- 3 Booth A. The role of growth substances in the development of stolons. pp 99~113 In the Growth of the Potato, eds J D Ivans and F L Milthorpe. Butterworths, London, 1963
- 4 Plaisted P H. Growth of the potato tuber. Plant Physiol, 1957, 132: 445~453
- 5 Reeve R M, Timm H and Weaver M L. Parenchyma cell growth in potato tubers. II Cell divisions vs cell enlargement. Am Potato J. 1973, 50: 71~78
- 6 Duncan D A and Ewing E E. Initial anatomical changes associated with tuber formation on single node potato (*Solanum tuberosum* L) cuttings. Ann Bot, 1984, 53: 607~610
- 7 Vreugdenhil D and Struik P C. An integrated view of the hormonal regulation of tuber formation in potato (*Solanum tuberosum*). Physiol Plant, 1989, 75: 525~531
- 8 Kumar D and Wareing P F. Factors controlling stolon development in the potato plants. New Phytol. 1972, 71: 639~648
- 9 Woolley D J and Wareing P F. The role of roots, cytokinins and apical dominance in the control of lateral

- shoot formation in *Solanum andigena*. *Planta*, 1972, 105:33~42
- 10 Pont Lezica R F. Evolution des substances de type gibberellines chez la pomme de terre pendant la tuberisation, en relation avec la longueur du jour et la temperature. *Potato Res*, 1970, 13:323~331
- 11 Smith O E and Rappaport L. Gibberellins, inhibitors, and tuber formation in the potato, *Solanum tuberosum*. *Am Potato J*, 1969, 46:185~191
- 12 Wareing P F. Substances (F Skoog, ed), pp 293~300, Springer-Verlag, Berlin ISBN 3-540-10182-9
- 13 Mingo-Castel A M, Smith O E and Kumanoto J. Studies on the carbon dioxide promotion and ethylene inhibition of tuberization in potato explants cultured in vitro. *Plant Physiol*, 1975, 57:480~485
- 14 Hammes P S and Nel P C. Control mechanisms in the tuberization process. *Potato Res*, 1975, 18:262~272
- 15 Kkumar D and Wareing P F. Studies on tuberization of *Solanum andigena*. *New Phytol*, 1974, 73:833~840
- 16 Okazawa Y. Physiological studies on the tuberization of potato plants. *J Fac Agric Hokkaido Univ*, 1976, 55:267~347
- 17 Catchpole A H and Hillman J. Effect of thylene on tuber initiation in *Solanum tuberosum* L. *Nature*, 1969, 223:1387
- 18 Garcia-Torres L and Gomez-Campo C. In vitro tuberization of potato sprouts as affected by ethylene and gibberellic acid. *Potato Res*, 1973 16:73~79
- 19 Mingo-Castel A M, Negn F B and Smith O E. Effect of carbon dioxide and ethylene on tuberization of isolated potato stolons cultured in vitro. *Plant Physiol*, 1974, 53:798~801
- 20 Harmey M A, Crowley M P and Clinch P E M. The effect of growth regulators on erisation of cultured stem pieces of *Solanum tuberosum*. *Eur Potato J*, 1966, 9:146~157
- 21 Struik P C, Vneugdenhil D, Haverkort A T, Bus C B and Dankert R. Possible mechanisms of size hie rarchy among tubers on one stem of a potato (*Solanum tuberosum* L) plant. *Potato Res*, 1991, 34:187~203
- 22 Wareing P F and Jermings A M V. The hormonal control of tuberization in potato. In *Plant Growth*, 1980
- 23 Quarrie S A. Droopy: a wiltly mutant of potato deficient in abscisic acid. *Plant Cell Environ*, 1982, 5:23~26
- 24 Ewing, E E. Cuttings as simplified models of the potato plant. In *Potato Physiology* (P H Li, ed), pp 153~207 Academic Press, Orlando, ISBN 0~12~447661~9 1985
- 25 Wareing P F. The control of development of the potato plant by endogenous and exogenous growth regulators. In *Chemical Manipulation of Crop Growth and Development* (J S Mac Laren, ed), pp 129~138 Butterworth, London, ISBN 0~408~10767~7 1982
- 26 Struik P C, Boon E J and Vneugdenhil D. Effects of extracellular extracts from leaves on the tuberization of cuttings of potato (*Solanum tuberosum*). *Plant Physiol*, 1987, 84:214~217
- 27 Koda Y, Omer E A, Yoshihare T, Shibata H, Sakamura S and Okazawa Y. Isolation of a specific potato tuber inducing substance from potato leaves. *Plant Cell Physiol*, 1988, 29:1047~1051
- 28 Cutter E G. Structure and development of the potato crop. In P M Harris (Ed), *The Potato Crop*, Chapman & Hall, London, 1988, pp 70~152
- 29 Struik P C and Van Voorst G. Effects of drought on the initiation, yield, and size distribution of tubers of *Soianum tuberosum* L. cv Bintje. *Potato Res*, 1986 29:487~500
- 30 Muller-Rober B and Kobmann J. Approaches to influence starch quantity and starch quality in transgenic plants. *Plant, Cell and Environ*, 1994, 17:601~613
- 31 Visser R G F, Vreugdenhil D, Hendriks T and Jacobsen E. Gene expression and carbohydrate content during stolon to tuber transition in potatoes (*Solanum tuberosum*). *Physiol Plant*, 1994, 90:285~192
- 32 Smith A M, Denyer K and Martin C R. What controls the amount and structure of starch in storage organs? *Plant Physiol*, 1995, 107:673~677
- 33 Oparka K J and Wrighe K M. Influence of cell turgor on sucrose partitioning in potato tuber storage tissue. *Planta*, 1988, 175:520~526
- 34 Lovell P H and Booth A. Stolon inition and development in *Solanum tuberosum* L. *New Phytol*, 1969, 68:1175~1185