

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2016.00131

结薯数差异显著的甘薯品种生长前期根系特性及根叶糖组分比较

王翠娟¹ 史春余^{1,*} 刘娜² 刘双荣¹ 余新地¹

¹ 山东农业大学农学院 / 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; ² 山东农业大学园艺科学与工程学院 / 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018

摘要: 选用结薯数差异显著的甘薯品种商薯 19 和济徐 23, 于 2013 年和 2014 年分别在大田和盆栽条件下调查生长前期根系生长发育情况, 测定根叶糖组分, 分析其变化规律及其与单株有效薯块数形成的关系。结果表明, 与济徐 23 相比较, 商薯 19 发根缓苗迅速, 整个生长前期均较为侧重吸收根系建成, 且秧苗栽后 15 d 和 30 d 地上部和整个根系生物量比值(T/TR)相似; 而济徐 23 较早完成不定根的发生(秧苗栽后 15 d)和不定根向块根的分化建成(秧苗栽后 30 d), 封垄期(秧苗栽后 45 d)具有较小的地上部和块根生物量比值(T/SR)。2 个品种在生长前期根叶中蔗糖、己糖代谢和贮藏糖类多聚物的形成具有显著差异, 其中商薯 19 整个生长前期比济徐 23 的根系蔗糖/己糖比率显著低, 在块根分化建成过程中根叶间具有较高的蔗糖浓度梯度, 且根系中存在 2 种低果聚糖(蔗果三糖和蔗果四糖), 秧苗栽后 30、45 d 叶片淀粉含量显著低; 而济徐 23 在块根分化建成过程中根系仅有蔗果四糖, 且与商薯 19 比, 封垄期根系蔗糖/可溶性总糖比率相似而根系蔗糖/淀粉比率显著低。2013 年和 2014 年的大田试验均表明, 封垄期商薯 19 具有显著多的单株有效薯块数和显著高的单株有效薯块鲜重($F=10.71$, $P=0.0170$; $F=13.97$, $P=0.0212$), 而收获时商薯 19 具有显著多的单株有效薯块数和显著高的块根产量($F=353.89$, $P<0.0001$; $F=88.94$, $P<0.0001$), 济徐 23 具有显著高的平均单薯鲜重($F=10.32$, $P=0.0124$)。

关键词: 甘薯; 单株有效薯块数; 根系特性; 糖组分; 产量

Comparison of Root Characteristics and Sugar Components in Root and Leaf at Early Growth Phase of Sweet Potato Varieties with Significant Difference in Valid Storage Root Number

WANG Cui-Juan¹, SHI Chun-Yu^{1,*}, LIU Na², LIU Shuang-Rong¹, and YU Xin-Di¹

¹ College of Agronomic Sciences, Shandong Agricultural University / State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, China; ² Resources of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University / State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, China

Abstract: Starch sweet potato varieties Shangshu 19 and Jixu 23 differing in valid storage root number per plant significantly were used to investigate root characteristics, sugar components in root and leaf at early growth phase and their relationship with the formation of storage root per plant at top cover stage. The results showed that, Shangshu 19 with higher valid storage root number regrew quickly with more new roots after seedling transplanting, developed fibrous roots mainly in the whole early growth phase, and formed a stable rate of top biomass/total root system biomass (T/TR) at 15 and 30 days after planting. Jixu 23 achieved the steady number of adventitious root and valid storage root at 15 and 30 days after planting, respectively. Meanwhile, Jixu 23 showed the lower rate of top biomass/storage root biomass (T/SR) at top cover stage (45 days after planting). On the other hand, in point of metabolism of sucrose and hexoses, and the formation of stored polysaccharide polymers, Shangshu 19 had significantly lower rate of sucrose/hexoses in the whole early growth phase, formed the greater sucrose concentration gradient between leaves and roots, and had 1-kestose and nystose in roots at 15 and 30 days after planting. Its starch content in leaf was sig-

本研究由国家自然科学基金项目(31371577)和山东省薯类创新团队首席专家项目(SDAIT-10-011-01)资助。

This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31371577) and the Potato Innovation Program for Chief Expert of Shandong Province (SDAIT-10-011-01).

* 通讯作者(Corresponding author): 史春余, E-mail: scyu@sdau.edu.cn, Tel: 0538-8246259

第一作者联系方式: E-mail: cuijuanwangwang@126.com

Received(收稿日期): 2015-04-20; Accepted(接受日期): 2015-09-06; Published online(网络出版日期): 2015-10-08.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20151008.1403.034.html>

nificantly lower than that of Jixu 23 at 30 and 45 days after planting. Meanwhile, Jixu 23 only had Nystose in roots before storage root formation, with significantly lowest rate of sucrose/starch when the rate of sucrose/total soluble sugar was similar to that of Shangshu 19 at 45 days after planting. A two-year field trials (2013–2014) were performed to investigate yield-contributing traits and the fresh storage root yield at top cover stage and harvest period, in which, Shangshu19 showed the more valid storage roots per plant, higher valid storage root fresh weight per plant or storage root at top cover stage and harvest period, meanwhile, Jixu23 had significantly higher average fresh weight per storage root.

Keywords: Sweet potato; Valid storage root per plant; Root characteristics; Sugar components; Storage root yield

作物产量是生长发育、器官建成、物质生产积累过程的最终结果^[1-2], 甘薯在生长中后期(封垄期至收获期)茎叶生长过旺与块根膨大缓慢, 物质生产分配的不平衡限制了块根产量的进一步提高。目前针对该限制的研究主要集中于在甘薯生长中后期块根膨大时促进物质生产积累, 并更大程度地向块根运转的调控措施及产量形成机理, 例如增施钾肥、喷施多效唑等^[3-4]。但甘薯高产不仅要求较强的物质生产积累、运转能力, 还应具有与其相适应的块根库器官。有研究表明, 促进甘薯生长前期根系生长发育和块根库器官分化建成, 在单株有效薯块数基本稳定的封垄期形成较多的薯块, 可以提高块根库的生长潜力, 促进块根产量提高, 如覆膜栽培等^[5-7]。但目前甘薯单株有效薯块数差异的生理原因及块根分化建成的生理机制尚待进一步研究。

现有研究表明, 甘薯单株有效薯块数与最终的块根产量呈显著正相关^[8], 且生长前期的根系特性与块根的分化建成密切相关^[9-12], 作物根叶器官糖组分的规律性变化与植株生长速率、生长模式及目标产量器官的竞争能力密切相关^[13-15], 影响最终产量^[16]。本研究通过系统分析结薯数差异显著的 2 个甘薯品种生长前期根系生长发育特性与根叶糖组分变化规律, 进而研究甘薯块根分化建成的相关差异机制, 并通过大田试验封垄期的单株有效薯块数、收获期块根产量及产量构成因素进行验证, 旨在为大田生产中通过促块根分化建成提高块根产量的栽培技术途径提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2013 年和 2014 年在山东农业大学农学实验站(山东泰安)进行。供试品种为单株结薯数差异显著的淀粉型甘薯品种商薯 19 和济徐 23, 其中, 商薯 19 薯块多而匀, 结薯数一般是 6~7 个, 而济徐 23 大中薯率较高, 结薯数一般是 3~4 个。供试土壤质地为沙壤土。2013 年 0~20 cm 土层土壤含有机质 1.44%、碱解氮 67.65 mg kg⁻¹、速效磷 16.00 mg kg⁻¹

和速效钾 77.83 mg kg⁻¹; 2014 年 0~20 cm 土层土壤含有机质 1.07%、碱解氮 42.11 mg kg⁻¹、速效磷 20.44 mg kg⁻¹ 和速效钾 125.33 mg kg⁻¹。

本试验包括大田试验和盆栽辅助试验两部分。其中, 大田试验分别于 2013 年 5 月 8 日栽植、10 月 18 日收获和 2014 年 5 月 15 日栽植、10 月 22 日收获。小区面积 16 m², 行距 0.80 m, 株距 0.25 m, 栽植密度为 5 株 m⁻², 基施钾肥(K₂O) 24 g m⁻², 以甘薯品种作为处理水平, 4 次重复, 随机排列; 盆栽试验于 2014 年进行, 栽植时间与 2014 年大田试验一致, 选用高 0.25 m, 上下内径分别是 0.23 m 和 0.20 m 的硬塑料盆, 取大田耕层土壤, 每盆装土 10 kg, 栽植秧苗 1 株, 每个处理各栽 20 盆, 其余处理与大田试验一致。

1.2 取样方法

大田试验中设置专门的取样区, 分别于封垄期(秧苗栽后 45 d)和收获期取样。其中, 封垄期从每个处理选择长势一致的代表性植株 5 株, 将所有根径 ≥ 0.5 cm 的根系挖出, 计算单株有效薯块数和平均单薯鲜重; 收获期计算单株有效薯块数和平均单薯鲜重, 并测定各小区块根产量。

盆栽试验为研究甘薯生长前期根系特性及块根分化建成的辅助试验, 分别于块根分化建成初期(秧苗栽后 15 d)、块根分化建成后期(秧苗栽后 30 d)和茎叶封垄期(秧苗栽后 45 d)冲根取样, 每个处理冲根 4 盆、共取 4 株, 调查根系的根尖数目、不定根数目、不定根根长、不定根根径范围, 并对吸收根系、单株有效薯块和地上部鲜样称重, 计算生长前期地上部和总根系鲜重比值(T/TR)和封垄期地上部和块根的鲜重比值(T/SR)。同时, 将各取样时期样株全部的叶片和块根分化建成前期全部根系、块根分化建成后期和封垄期有效薯块切片装袋, 105℃ 杀青, 60℃ 烘干、磨碎, 干燥器内保存, 用于可溶性总糖、淀粉和糖组分的测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 根系性状 以 DT-SCAN 软件分析发根缓苗期和块根分化期的根系根尖数; 人工计数不定根

数目, 人工直尺测量不定根根长; 分别参照 Noh 等^[17]和 Tanaka 等^[18]的标准, 利用游标卡尺测量粗根和单株有效薯块的根径。

1.3.2 根叶可溶性总糖、淀粉和糖组分含量 采用蒽酮比色法测定根叶组织的可溶性总糖和淀粉含量; 采用高效液相色谱(HPLC)法测定根叶糖组分含量。称取 0.1000 g 粉碎的根(叶)干样, 用 80%乙醇 80 ℃ 水浴浸提 30 min, 离心 3 次, 收集所有上清液并蒸干, 以蒸馏水溶解糖, 高速离心, 过 C18 柱去色素后用 0.45 μm 微孔滤膜过滤, 滤液用于 HPLC 的测定。其中, 采用 Waters 公司测糖专用的 Sugar-PAK1 型柱, 流动相为双蒸馏水(0.1 mmol L⁻¹ EDTA Na₂-Ca), 流速 0.5 mL min⁻¹, 柱温 90 ℃, Waters2414 示差折光检测器, 进样量为 10 μL。根据标样的色谱峰面积计算葡萄糖(glucose)、果糖(fructose)、蔗糖(sucrose)、蔗果三糖(1-kestose)、蔗果四糖(nystose)和蔗果五糖(1F-fructofuranosylnystose)的含量。

1.4 统计分析

用 SigmaPlot 10.0 软件制图, SAS 9.2 软件分析数据, 以单因素随机区组法分析收获期块根产量的方差、单因素完全随机法分析其他项目的方差, 利用 Duncan's 新复极差法检验处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 封垄期和收获期与产量有关的性状(大田, 2013—2014 年)

表 1 为 2013—2014 年大田统计数据, 其中, 封垄期商薯 19 的单株有效薯块数、单株有效薯块鲜重均显著高于济徐 23 ($F=10.71$, $P=0.0170$; $F=13.97$, $P=0.0212$); 收获时商薯 19 具有显著多的单株有效薯块数和显著高的块根产量($F=353.89$, $P<0.0001$; $F=88.94$, $P<0.0001$), 而济徐 23 具有显著高的平均单薯鲜重($F=10.32$, $P=0.0124$)。

大田收获期产量性状与块根产量的偏相关分析结果(表 2)显示, 单株有效薯块数、平均单薯鲜重与块根产量均呈显著正相关, 其中商薯 19 的单株有效薯块数与块根产量的相关性要大于平均单薯鲜重与块根产量的相关性。

2.2 生长前期根系生长发育和物质生产特性

2.2.1 不定根、侧根生长发育 表 3 表明, 2 个品种随着根系的生长发育, 植株的根尖数、不定根条数、不定根根长密度、粗根数和单株有效薯块数均显著升高。其中, 秧苗栽后 15、30 d 商薯 19 均具有较高的不定根条数、不定根根长密度和粗根数; 同

表 1 封垄期和收获期与产量有关的性状(大田, 2013—2014)

Table 1 Yield traits and fresh yield of storage root in field trials at top cover stage and harvest period in 2013—2014

年份 Year	生育时期 Growth stage	品种 Variety	单株有效薯块数 VSRNP	平均单薯鲜重 AFWP (g)	单株有效薯块鲜重 VSRFWP (g)	块根产量 FYSR (kg hm ⁻²)
2013	45 d	商薯 19 Shangshu 19	5.67 a	10.46 b	38.58 a	—
		济徐 23 Jixu 23	3.00 b	16.02 a	31.29 b	—
	收获 Harvest	商薯 19 Shangshu 19	5.00 a	168.13 b	840.63 a	42031.25 a
		济徐 23 Jixu 23	3.00 b	206.77 a	620.31 b	31015.63 b
2014	45 d	商薯 19 Shangshu 19	7.33 a	3.20 b	23.46 a	—
		济徐 23 Jixu 23	5.00 b	3.97 a	19.83 b	—
	收获 Harvest	商薯 19 Shangshu 19	6.67 a	111.04 b	740.63 a	37031.25 a
		济徐 23 Jixu 23	4.33 b	127.02 a	550.00 b	27500.00 b

同一列中不同小写字母表示数值在 0.05 的水平上差异显著。

Values in each column followed by different letters are significantly different at the 0.05 probability level. VSRNP: valid storage root number per plant; AFWP: average fresh weight per tube; VSRFWP: valid storage root fresh weight per plant; FYSR: fresh yield of storage root.

表 2 收获期产量性状与块根产量间的偏相关系数(大田, 2013—2014)

Table 2 Partial correlated coefficients among yield traits in field trials at harvest period in 2013—2014

	品种 Variety	单株有效薯块数 Valid storage root number per plant	平均单薯鲜重 Average fresh weight per tube
块根产量	商薯 19 Shangshu 19	0.9163**	0.8471*
Fresh yield of storage root	济徐 23 Jixu 23	0.9665**	0.9807**

*表示数值在 0.05 的水平上相关显著, **表示数值在 0.01 的水平上相关显著。

*Significant at $P \leq 0.05$; **Significant at $P < 0.01$.

时, 商薯 19 秧苗栽后 15 d 具有较高根尖数, 形成的不定根数占 30 d 不定根数的 76.91%, 在秧苗栽后 30 d 所形成的有效薯块数占 45 d 有效薯块数的 52.22%。而济徐 23 秧苗栽后 15 d 与 30 d 不定根数目、30 d 和 45 d 的单株有效薯块数均无显著差异 ($F=3.375$, $P=0.1401$; $F=0.2500$, $P=0.6433$), 说明商薯 19 在秧苗栽后 30~45 d 间, 依然有块根的分化建成, 而济徐 23 在秧苗栽后 15 d 基本完成了不定根的发生, 秧苗栽后 30 d 基本完成不定根向块根的分化建成。

2.2.2 有效薯块的形成 从表 3 还可以看出, 秧苗栽后 30 d, 商薯 19 具有较多根径介于 0.5~1.0 cm 的幼薯(YSR, $0.5\text{ cm} \leq \Phi < 1.0\text{ cm}$), 而济徐 23 具有较多根径介于 1~5 cm 的幼薯(YSR, $1\text{ cm} \leq \Phi < 5\text{ cm}$); 秧苗栽后 45 d, 商薯 19 具有更多的单株有效薯块数 ($F=27.00$, $P=0.0065$), 其粗根数和根径介于 0.5~1.0 cm 的幼薯(YSR, $0.5\text{ cm} \leq \Phi < 1.0\text{ cm}$) 数目均显著高于济徐 23, 而根径大于 5 cm 的单株有效薯块(MSR, $\Phi > 5\text{ cm}$) 显著少于济徐 23。说明在甘薯生长前期, 商

薯 19 更为侧重于块根的分化建成, 而济徐 23 更为侧重于块根分化建成后的生长发育。

由表 4 可见, 秧苗栽后 15 d 商薯 19 具有较高地上部、根系鲜重, 较低的地上部与根系鲜重比值(T/TR), 更侧重根系生物量的积累; 而在秧苗栽后 30 d, 2 个品种间具有相似的地上部、根系鲜重和 T/TR 值, 其中商薯 19 的 T/TR 值与其 15 d 时相似, 且相较于济徐 23 具有较大的吸收根系鲜重; 秧苗栽后 45 d, 2 个品种具有相似的有效薯块鲜重和 T/TR 值, 其中商薯 19 具有较大的地上部、根系和吸收根鲜重, 而济徐 23 具有较低的地上部与块根鲜重比值(T/SR)。

2.3 生长前期根叶蔗糖、葡萄糖和果糖含量比较

2.3.1 蔗糖含量 由图 1 可知, 2 个品种各取样时期根系蔗糖含量随着根系的生长发育而升高, 秧苗栽后 45 d 根系的蔗糖含量显著 ($F=698.31$, $P<0.0001$) 高于栽后 30 d, 而秧苗栽后 30 d 显著 ($F=19.61$, $P=0.0013$) 高于 15 d。其中, 商薯 19 在整个生长前期(秧苗栽后 15、30 和 45 d)根系的蔗糖含量均显著低于济徐 23。

表 3 单株的根系特性(盆栽, 2014)
Table 3 Root characteristics at early growth stage in pot trials in 2014

生育时期 Growth stage	品种 Variety	根尖数目 RNT	不定根数目 ARN	不定根根长密度 ARLD ($\times 10^{-3}\text{ cm cm}^{-3}$)	粗根数目 TRN $0.2\text{ cm} \leq \Phi < 0.5\text{ cm}$	单株有效薯块数 VSRP		
						$0.5\text{ cm} \leq \Phi < 1\text{ cm}$	$1\text{ cm} \leq \Phi < 5\text{ cm}$	$\Phi \geq 5\text{ cm}$
15 d	商薯 19 Shangshu 19	578.7 a	42.3 a	66.54 a	5.00 a	—	—	—
	济徐 23 Jixu 23	454.5 b	26.0 b	46.25 b	3.67 b	—	—	—
30 d	商薯 19 Shangshu 19	915.0 b	55.0 a	85.32 a	8.67 a	2.33 a	1.67 b	0 a
	济徐 23 Jixu 23	982.0 a	29.0 b	63.16 b	5.00 b	1.33 b	3.00 a	0 a
45 d	商薯 19 Shangshu 19	—	—	—	9.00 a	2.33 a	3.33 a	1.00 b
	济徐 23 Jixu 23	—	—	—	4.50 b	0.33 b	1.00 b	3.00 a

Φ 为不定根局部膨大处最大直径。

Φ : local maximum diameter of the adventitious root enlargement; RTN: root tip number; ARN: adventitious root number; ARLD: Adventitious root length density; TRN: thick root number.

表 4 单株的物质生产特性(盆栽, 2014)
Table 4 Material production characteristics at early growth phase in pot trials in 2014

生育时期 Growth stage	品种 Variety	地上部鲜重	根系鲜重	地上部/根系	吸收根鲜重	有效薯块鲜重	地上部/块根
		TFW (g plant^{-1})	TRFW (g plant^{-1})	鲜重比值 TFW/TRFW	FRFW (g plant^{-1})	SRFW (g plant^{-1})	鲜重比值 TFW/SRFW
15 d	商薯 19 Shangshu 19	9.69 a	4.72 a	2.05 b	—	—	—
	济徐 23 Jixu 23	5.90 b	2.14 b	2.76 a	—	—	—
30 d	商薯 19 Shangshu 19	40.31 a	19.77 a	2.04 a	10.65 a	10.12 b	—
	济徐 23 Jixu 23	44.34 a	22.76 a	1.95 a	8.99 b	13.77 a	—
45 d	商薯 19 Shangshu 19	94.95 a	132.50 a	0.70 a	48.96 a	85.85 a	1.11 a
	济徐 23 Jixu 23	77.04 b	108.85 b	0.71 a	27.00 b	81.85 a	0.94 b

TFW: top fresh weight; TRFW: total root fresh weight; FRFW: fibrous root fresh weight; SRFW: storage root fresh weight.

叶片的蔗糖含量在秧苗栽后 45 d 最高($F=361.38$, $P<0.0001$), 秧苗栽后 30 d 最低($F=19.36$, $P=0.0013$)。其中, 商薯 19 秧苗栽后 15 d、30 d 叶片的蔗糖含量显著高于济徐 23, 使得商薯 19 在根叶间形成了更大的蔗糖浓度梯度。

2.3.2 葡萄糖含量 在甘薯生长前期根系的葡萄糖含量随着根系的生长发育而逐渐降低, 秧苗栽后 45 d 根系的葡萄糖含量显著($F=16.61$, $P=0.0022$)低于栽后 30 d, 秧苗栽后 30 d 显著($F=8.16$, $P=0.0170$)低于栽后 15 d。其中, 商薯 19 整个生长前期根系的葡萄糖含量均显著高于济徐 23。

叶片的葡萄糖含量在秧苗栽后 15 d 最低($F=20.45$, $P<0.0001$), 而秧苗栽后 30 d、45 d 间无显著差异($F=0.79$, $P=0.3936$)。其中, 商薯 19 秧苗栽后 15 d、45 d 叶片的葡萄糖含量显著低于济徐 23, 而秧苗栽后 30 d 显著高于济徐 23。

2.3.3 果糖含量 根系的果糖含量在秧苗栽后 30 d 最低($F=9.42$, $P=0.0022$), 秧苗栽后 15 d、45 d 间无显著差异($F=0.02$, $P=0.8980$)。其中, 商薯 19 秧苗栽后 15 d 根系果糖含量显著高于济徐 23, 而秧苗栽后 30 d、45 d, 2 个品种间无显著差异。

叶片的果糖含量与叶片葡萄糖含量具有相同变化规律, 在秧苗栽后 15 d 最低($F=28.38$, $P<0.0001$), 而秧苗栽后 30、45 d 间无显著差异($F=0.03$,

$P=0.8679$)。其中, 2 个品种秧苗栽后 15 d 叶片的果糖含量无显著差异, 而商薯 19 秧苗栽后 30 d 显著高于济徐 23, 秧苗栽后 45 d 显著低于济徐 23。

2.4 生长前期根叶淀粉和可溶性总糖含量比较

2.4.1 淀粉含量 由图 2 可知, 2 个品种根系、叶片淀粉含量具有相同的变化规律, 秧苗栽后 30 d 淀粉含量高于 15 d (根系 $F=129.59$, $P<0.0001$; 叶片 $F=16.72$, $P=0.0022$), 秧苗栽后 45 d 高于 30 d (根系 $F=216.59$, $P<0.0001$; 叶片 $F=265.75$, $P<0.0001$)。商薯 19 秧苗栽后 15、45 d 根系的淀粉含量均显著的低于济徐 23, 栽后 30 d 无显著差异; 商薯 19 秧苗栽后 15 d 叶片的淀粉含量显著高于济徐 23, 而栽后 30 d、45 d 均显著的低于济徐 23。

2.4.2 可溶性总糖含量 根系、叶片可溶性总糖含量具有相同的变化规律, 秧苗栽后 15 d、30 d 间可溶性总糖含量没有显著差异(根系 $F=0.45$, $P=0.5182$; 叶片 $F=3.71$, $P=0.0830$), 而秧苗栽后 45 d 可溶性总糖含量显著升高(根系 $F=344.46$, $P<0.0001$; 叶片 $F=344.46$, $P<0.0001$)。其中, 商薯 19 整个生长前期根系、叶片的可溶性总糖含量均不低于济徐 23。

2.5 生长前期根糖组分比率比较

随着根系的生长发育(表 5), 2 个品种根系的蔗糖/己糖比率逐渐升高, 秧苗栽后 30 d 根系的蔗糖/己糖比率显著($F=29.24$, $P=0.0003$)高于栽后 15 d, 栽

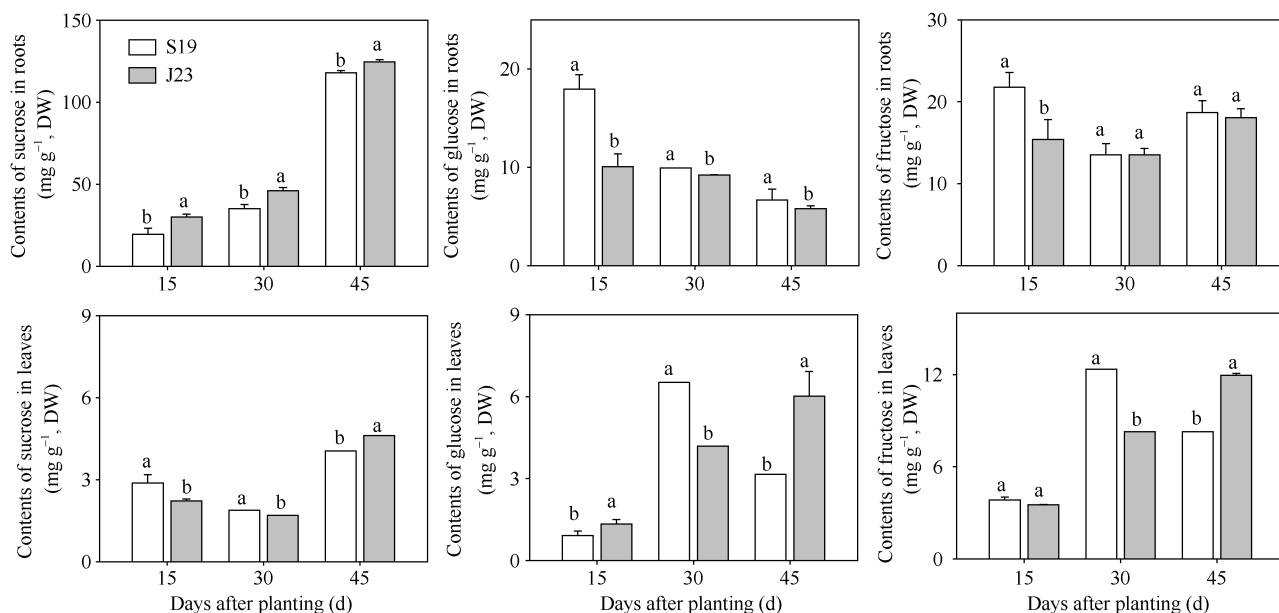


图 1 秧苗栽后 15、30 和 45 d 甘薯根系和叶片蔗糖、葡萄糖、果糖的含量变化(盆栽, 2014)

Fig. 1 Changes of contents of sucrose, glucose and fructose at 15, 30, and 45 days after planting in root and leaf in pot trials in 2014

S19: 商薯 19; J23: 济徐 23。图柱上标以不同小写字母表示糖含量在 0.05 水平上差异显著。

S19: Shangshu 19; J23: Jixu 23. Bars superscripted by different letters are significantly different at the 0.05 probability level among sugar contents.

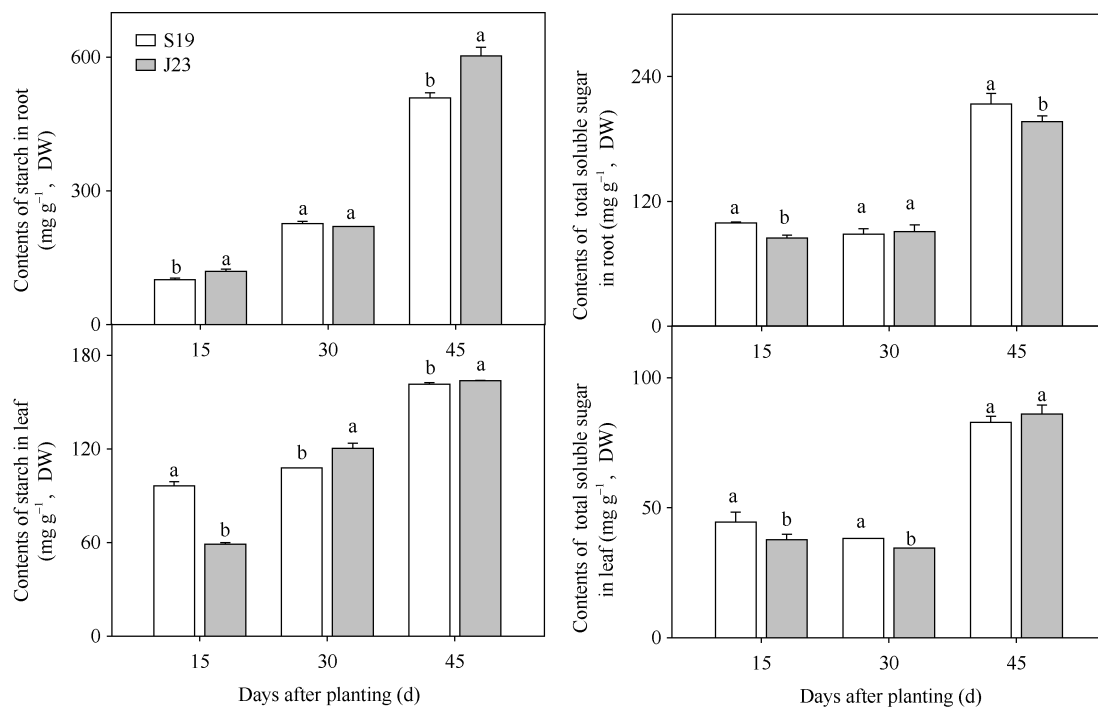


图 2 秧苗栽后 15、30 和 45 d 甘薯根系、叶片淀粉和可溶性总糖的含量变化(盆栽, 2014)

Fig. 2 Changes of contents of starch and total soluble sugar in roots and leaves at 15, 30, and 45 days after planting in pot trials in 2014

S19: 商薯 19; J23: 济徐 23。图柱上标以不同小写字母表示糖含量在 0.05 水平上差异显著。

S19: Shangshu 19; J23: Jixu 23. Bars superscripted by different letters are significantly different at the 0.05 probability level among sugar contents.

后 45 d 显著($F=215.68$, $P<0.0001$)高于栽后 30 d, 其中秧苗栽后 15、30 和 45 d 商薯 19 根系的蔗糖/己糖比率均显著低于济徐 23。说明在整个生长前期, 商薯 19 更为侧重己糖的代谢。

2 个品种根系的蔗糖/可溶性总糖比率也随着根系的生长发育逐渐升高, 秧苗栽后 30 d 根系的己糖/可溶性总糖比率显著($F=24.93$, $P=0.0003$)高于 15 d, 栽后 45 d 显著($F=120.00$, $P<0.0001$)高于栽后 30 d。其中, 秧苗栽后 15 d、30 d 济徐 23 根系的蔗糖/可溶性总糖比率均显著高于商薯 19, 而栽后 45 d 品种间无显著差异。说明在根系可溶性总糖的代谢中, 蔗糖代谢比例随着根系的生长发育而不断升高, 其中

秧苗栽后 15 d、30 d 时, 济徐 23 在可溶性总糖的代谢中具有更高的蔗糖代谢比例。

2 个品种根系的蔗糖和淀粉含量均随着根系的生长发育显著升高(表 3 和表 4), 但栽后 15 d 和 30 d 间根系的蔗糖/淀粉比率没有显著差异($F=0.92$, $P=0.3573$), 栽后 45 d 时根系的蔗糖/淀粉比率才显著升高($F=215.68$, $P<0.0001$)。说明在秧苗栽后 15 d、30 d, 根系的蔗糖、淀粉含量只在绝对含量上有差异, 二者含量的相对变化比率相似; 而秧苗栽后 45 d, 根系蔗糖、淀粉含量显著升高的同时, 蔗糖/淀粉比率也显著升高, 说明蔗糖代谢的变化大于淀粉代谢的变化。其中, 秧苗栽后 45 d 济徐 23 更为侧重于淀粉的转化积累。

表 5 秧苗栽后 15、30 和 45 d 根系的糖组分比率(盆栽, 2014)

Table 5 Changes of content ratio of carbohydrate composition in root at 15, 30, and 45 days after planting in pot trials (2014)

生育时期 Growth stage	品种 Variety	蔗糖/己糖 Sucrose/hexoses	蔗糖/可溶性总糖 Sucrose/total soluble sugar	蔗糖/淀粉 Sucrose/starch
15 d	商薯 19 Shangshu 19	0.488±0.036 b	0.205±0.033 b	0.201±0.031 b
	济徐 23 Jixu 23	1.190±0.064 a	0.355±0.024 a	0.249±0.006 a
30 d	商薯 19 Shangshu 19	1.516±0.104 b	0.434±0.028 b	0.194±0.015 b
	济徐 23 Jixu 23	2.030±0.066 a	0.527±0.029 a	0.241±0.031 a
45 d	商薯 19 Shangshu 19	4.539±0.355 b	0.767±0.042 a	0.322±0.016 a
	济徐 23 Jixu 23	5.231±0.175 a	0.827±0.005 a	0.270±0.009 b

己糖=葡萄糖+果糖。Hexose = glucose + fructose.

2.6 生长前期根叶果聚糖含量变化

2.6.1 根系果聚糖含量变化 由表 6 可知, 整个生长前期在 2 个品种的根系中均未检测出蔗果五糖, 秧苗栽后 15 d、30 d 根系的蔗果四糖含量间没有显著差异($F=0.01$, $P=0.9358$), 栽后 45 d 蔗果四糖含量显著降低($F=24.23$, $P<0.0001$)。其中, 秧苗栽后 15 d、30 d 商薯 19 根系的蔗果四糖含量均显著低于济徐 23, 但商薯 19 根系低果聚糖总含量(蔗果三糖+蔗果四糖)与济徐 23 根系中低果聚糖总含量(仅蔗果四糖)相似。此外, 45 d 可能因蔗果四糖的解聚, 或因蔗果四糖合成反应的弱化, 促使济徐 23 根系蔗果三糖合成。在秧苗栽后 15 d、30 d, 商薯 19 根系的蔗果三糖含量间没有显著变化

差异($F=0.43$, $P=0.5263$), 栽后 45 d 显著降低($F=5.33$, $P=0.0178$), 且与济徐 23 的蔗果三糖含量无显著差异。

2.6.2 叶片果聚糖含量变化 由表 7 可知, 整个生长前期在 2 个品种的叶片中均未检测出蔗果三糖, 且随着植株的生长, 叶片蔗果四糖、蔗果五糖含量先升高($F=20.89$, $P=0.01$; $F=936.52$, $P=0.0001$)后又下降($F=35.96$, $P=0.004$; $F=2307.35$, $P=0.0001$), 且栽后 15 d 时 2 个品种叶片的蔗果四糖、蔗果五糖含量间均无显著差异($F=2.78$, $P=0.24$; $F=0.83$, $P=0.06$), 栽后 30 d 济徐 23 的蔗果四糖含量显著最高, 而商薯 19 的蔗果五糖含量显著最高, 栽后 45 d 商薯 19 的蔗果四糖和蔗果五糖均显著最低。

表 6 秧苗栽后 15、30 和 45 d 根系果聚糖含量(2014)
Table 6 Changes of fructosan content in root at 15, 30, and 45 days after planting in pot trials in 2014 (mg g⁻¹ DW)

生育时期 Growth stage	品种 Variety	蔗果三糖 1-kestose	蔗果四糖 Nystose	蔗果五糖 1F-fructofuranosylnystose
15 d	商薯 19 Shangshu 19	2.909±0.890	4.934±0.389 b	—
	济徐 23 Jixu 23	—	7.354±0.285 a	—
30 d	商薯 19 Shangshu 19	2.803±0.667	4.672±0.203 b	—
	济徐 23 Jixu 23	—	7.772±0.303 a	—
45 d	商薯 19 Shangshu 19	2.133±0.161 a	1.303±0.157 a	—
	济徐 23 Jixu 23	2.654±0.064 a	1.698±0.022 a	—

表 7 秧苗栽后 15、30 和 45 d 叶片果聚糖含量(2014)
Table 7 Changes of fructosan content in leaf at 15, 30, and 45 days after planting in pot trials in 2014 (mg g⁻¹ DW)

秧苗栽天数 Days after planting	品种 Variety	蔗果三糖 1-kestose	蔗果四糖 Nystose	蔗果五糖 1F-fructofuranosylnystose
15 d	商薯 19 Shangshu 19	—	1.401±0.035 a	2.297±0.023 a
	济徐 23 Jixu 23	—	1.438±0.350 a	2.242±0.037 a
30 d	商薯 19 Shangshu 19	—	1.942±0.514 b	6.812±0.250 a
	济徐 23 Jixu 23	—	3.840±1.127 a	3.044±0.421 b
45 d	商薯 19 Shangshu 19	—	0.628±0.087 b	0.853±0.323 b
	济徐 23 Jixu 23	—	1.312±0.384 a	2.225±0.397 a

3 讨论

3.1 甘薯生长前期根系生长发育和物质积累特性与块根分化建成关系

甘薯茎叶封垄期的单株有效薯块数基本稳定^[6,19-21], 在本研究中单株有效薯块数较多的商薯19 在收获期具有更高的块根产量, 且单株有效薯块数与块根产量的正相关性大于平均单薯鲜重与块根产量, 说明促进甘薯块根的分化建成, 形成多的单株有效薯块数, 对于最终块根产量的提高具有重要的意义。大量研究表明, 甘薯生长前期根系特性与块根的分化建成密切相关^[9-12]: 长度大于 20 cm 的不定根更容易

分化建成块根^[9,11], 同时不断发生的侧根, 会扩大吸收根系, 促进土壤水分和营养元素的吸收利用^[22], 并提高根系获取碳同化物的能力^[23]和其着生不定根向块根分化的能力^[11-12], 且甘薯形成早的根原基多发育成粗根, 易分化为块根^[9,24]。此外, 地上部生物量与总根系生物量比值(T/TR)说明甘薯茎叶和根系生长的动态变化, 地上部与块根生物量比值(T/SR)是判别甘薯茎叶源与块根库关系是否协调的直观指标^[16]。在本研究中, 商薯 19 发根缓苗迅速, 在块根分化建成前期具有较高的地上部、根系生物量和较低的 T/TR 值, 且块根分化建成过程中 T/TR 值较为稳定, 整个生长前期均较为侧重吸收根系的建成,

促进了粗根的形成及其向块根的分化建成,在块根分化建成后期至茎叶封垄仍持续分化建成有效薯块,是商薯19形成较多单株有效薯块数的基础性条件;而济徐23较早完成不定根的发生(秧苗栽后15 d)和有效薯块的分化建成(秧苗栽后30 d),封垄期时具有较低的T/SR值,侧重已形成有效薯块的生长发育。

3.2 蔗糖和己糖的代谢

蔗糖是光合作用的主要产物^[25],同化物运输的主要形式和库器官代谢的主要基质^[26-27],而源库器官间的蔗糖浓度梯度是蔗糖由源向库的运输驱动力^[28-29],叶片较高的蔗糖浓度利于蔗糖的向下运输^[30-31],库器官对蔗糖的利用促进蔗糖浓度梯度的形成^[32]。同时,己糖和蔗糖代谢分别对应库器官不同的生长发育阶段:高水平的己糖对应于发育器官的细胞分裂分化,而高浓度蔗糖会触发贮藏物质的积聚^[32-34]。萝卜肉质根较高的蔗糖浓度,抑制蔗糖卸载阻碍肉质根的膨大,而较低的蔗糖浓度,较高的葡萄糖、果糖浓度,利于肉质根的形成和发育^[35-36]。对蚕豆籽粒、杨梅果实发育的研究表明^[37-38],当蔗糖/己糖比率较低时,籽粒或果实具有较高的细胞分裂活性;蔗糖/己糖比率增大,籽粒或果实便从细胞分裂阶段过渡到贮藏阶段。本研究发现,商薯19生长前期具有较低的根系蔗糖含量,较高的根系可溶性总糖、己糖含量和较大的根叶蔗糖浓度梯度;同时,根系的蔗糖/己糖比率随着甘薯根系的生长发育逐渐升高,而整个生长前期商薯19根系的蔗糖/己糖比率均显著低于济徐23。初步分析认为,在甘薯生长前期己糖、蔗糖代谢亦会通过影响不同的生理活动,调控根系的生长发育、块根库器官的分化建成。其中,商薯19在整个生长前期根叶间具有更强的蔗糖运输驱动力,且根系具有更为活跃的己糖代谢,具有较高的块根分化建成潜力。

3.3 贮藏糖类多聚物的形成

一般源器官运输到库器官的蔗糖,或作为碳源、能源分解成己糖等供新生组织的生长发育,或转变成用于贮藏的糖类多聚物^[39]。其中,淀粉是葡萄糖多聚物,而果聚糖是在蔗糖的基础上,链接上一个或多个果糖残基聚合而成。有研究表明,源叶淀粉的积累会抑制马铃薯块茎的形成^[40];大麦等作物库器官淀粉的积累要早于其蔗糖/己糖比率的变化^[41-42];Wang等^[43]研究发现,甘薯根系淀粉、蔗糖含量与薯块大小高度相关。同时,果聚糖的合成、降解与植物碳素分配,源库关系调节有密切关系^[44],

其对器官的启动生长及最终产量具有重要作用^[45-48]。果聚糖的合成可以提高韧皮部至新生细胞间蔗糖的浓度梯度^[49];在小麦、大麦籽粒和蒲公英幼根生长早期阶段果聚糖会迅速而相对大量地合成^[46-47,50]。同时,淀粉生物合成对蔗糖的竞争作用^[51-52]使小麦、大麦的籽粒淀粉快速积累时^[45-46]与牧草快速生长前蔗糖快速积累时^[48,53]均伴随果聚糖的迅速降解。

本研究中2个甘薯品种的根叶器官在生长前期的不同阶段侧重于不同贮藏糖类的积累,块根分化建成初期根系低聚合度果聚糖的合成相对旺盛,2个品种根系低果聚糖总含量相似;而块根分化建成后,分化根主要进行蔗果四糖的降解和淀粉的合成积累,同时茎叶封垄期2个甘薯品种根系的蔗糖/淀粉比率均显著升高,要晚于蔗糖/己糖比率的变化,说明甘薯块根分化建成中淀粉积聚的发生要晚于细胞的分裂分化;在整个生长前期,叶片淀粉含量持续稳定增长,而叶片低聚合度果聚糖在块根分化建成后期开始相对大量合成。其中,蔗果三糖、四糖、五糖的合成在积聚利用等量蔗糖的前提下,实现了己糖果糖的不同利用。所以在甘薯块根分化建成初期,2个品种在具有相似根系低果聚糖总量的前提下,商薯19根系通过蔗果三糖的存在,相对减少了对己糖果糖的利用,更利于根系己糖的代谢;在块根分化建成后期,商薯19叶片通过合成更多的蔗果五糖,实现对己糖果糖更多的贮藏积累,而较低的叶片淀粉含量利于其根系向块根的分化建成;在2个甘薯品种具有相似根系蔗糖/可溶性总糖比率前提下,济徐23根系的蔗糖/淀粉比率显著更低,说明茎叶封垄时济徐23更为侧重块根分化建成后淀粉的转化积累和已形成薯块的生长发育。

4 结论

商薯19生长前期具有较高的生物量积累且侧重吸收根系的生长,不定根、侧根的形成发育时间早且持续期长,利于粗根的形成及其向有效薯块的分化建成;在根叶蔗糖、己糖代谢和贮藏糖类多聚物的形成中,糖的组成及其代谢流向影响了甘薯块根库器官早期的发育:商薯19整个生长前期旺盛的己糖代谢促进不定根、侧根的形成和生长发育,利于粗根的形成及其向块根的分化建成;济徐23块根分化建成过程中显著高的根系蔗糖/己糖比率,使其较早完成不定根的发生和有效薯块的分化建成,而块根分化建成后显著低的蔗糖/淀粉比率,利于已形成

有效薯块的生长发育。

References

- [1] 梁康逵, 王雪仁, 林文雄, 陈志雄, 李亚娟. 水稻产量形成的生理生态研究进展. 中国生态农业学报, 2002, 10(3): 63–65
Liang K J, Wang X R, Lin W X, Chen Z X, Li Y J. Advancement in physiological studies on yield formation in rice. *Chin J Eco-Agric*, 2002, 10(3): 63–65 (in Chinese with English abstract)
- [2] 李朝霞, 赵世杰, 孟庆伟, 邹琦. 高粒叶比小麦群体生理基础研究进展. 麦类作物学报, 2002, 22(4): 79–83
Li Z X, Zhao S J, Meng Q W, Zou Q. Advances in the study on physiological base of wheat population with high grain leaf area ratio. *J Triticeae Crops*, 2002, 22(4): 79–83 (in Chinese with English abstract)
- [3] 史春余, 王振林, 赵秉强, 郭风法, 余松烈. 钾营养对甘薯某些生理特性和产量形成的影响. 植物营养与肥料学报, 2002, 8: 81–85
Shi C Y, Wang Z Z, Zhao B Q, Guo F F, Yu S L. Effect of potassium nutrition on some physiological characteristics and yield formation of sweet potato. *Plant Nutr Fert Sci*, 2002, 8: 81–85 (in Chinese with English abstract)
- [4] 陈晓光, 李洪民, 张爱君, 史新敏, 唐忠厚, 魏猛, 史春余. 不同氮水平下多效唑对食用型甘薯光合和淀粉积累的影响. 作物学报, 2012, 38: 1728–1733
Chen X G, Li H M, Zhang A J, Shi X M, Tang Z H, Wei M, Shi C Y. Effect of paclobutrazol under different N-application rates on photosynthesis and starch accumulation in edible sweet potato. *Acta Agron Sin*, 2012, 38: 1728–1733 (in Chinese with English abstract)
- [5] 马代夫, 朱崇文. 甘薯壮苗增产的生理特点分析. 作物杂志, 1989, (4): 22–23
Ma D F, Zhu C W. Physiological basis of sweet potato strong seedling on high tuberous root yield. *Crops*, 1989, 4: 22–23 (in Chinese)
- [6] 周全卢. 秋甘薯不同类型品种干物质积累特性研究. 西南大学硕士学位论文, 重庆, 2007. p 52
Zhou Q L. Research of Dry Matter Accumulating Characters on Autumn Sweet Potato Varieties of Different Types. MS Thesis of Southwest University, Chongqing, China, 2007. p 52 (in Chinese with English abstract)
- [7] 王翠娟, 史春余, 王振振, 柴沙沙, 史衍玺. 覆膜栽培对甘薯幼根生长发育、块根形成及产量的影响. 作物学报, 2014, 40: 1677–1685
Wang C J, Shi C Y, Wang Z Z, Chai S S, Shi Y X. Effects of plastic film mulching cultivation on young roots growth development, tuber formation and tuber yield of sweet potato. *Acta Agron Sin*, 2014, 40: 1677–1685 (in Chinese with English abstract)
- [8] 陆漱韵, 刘庆昌, 李惟基. 甘薯育种学. 北京: 中国农业出版社, 1998. p 211
Lu S Y, Liu Q C, Li W J. Sweet Potato Breeding. Beijing: China Agriculture Press, 1998. p 211 (in Chinese)
- [9] Villordon A Q, La Bonte D R, Firon N, Kfir Y, Pressman E, Schwartz A. Characterization of adventitious root development in sweet potato. *Hort Sci*, 2009, 44: 651–655
- [10] Dubrovsky J G, Forde B G. Quantitative analysis of lateral root development: pitfalls and how to avoid them. *Plant Cell*, 2012, 24: 4–14
- [11] Villordon A, LaBonte D, Solis J, Firon N. Characterization of lateral root development at the onset of storage root initiation in ‘Beauregard’ sweet potato adventitious roots. *Hort Sci*, 2012, 47: 961–968
- [12] Villordon A Q, Clark C A. Variation in virus symptom development and root architecture attributes at the onset of storage root initiation in ‘Beauregard’ sweet potato plants grown with or without nitrogen. *PloS One*, 2014, 9: e107384
- [13] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物生理生态学研究进展. 植物学通报, 2002, (1): 30–38
Pan Q M, Han X G, Bai Y F, Yang J C. Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants. *Chin Bull Bot*, 2002, (1): 30–38 (in Chinese with English abstract)
- [14] Kage H, Kochler M, Stutzel H. Root growth and dry matter partitioning of cauliflower under drought stress conditions: measurement and simulation. *Eur J Agron*, 2004, 20: 379–394
- [15] Davidson A, Keller F, Turgeon R. Phloem loading, plant growth form, and climate. *Protoplasma*, 2011, 248: 153–163
- [16] 刘颖慧, 贾海坤, 高琼. 植物同化物分配及其模型研究综述. 生态学报, 2006, 26: 1981–1992
Liu Y H, Jia H K, Gao Q. Review on researches of photoassimilates partitioning and its models. *Acta Ecol Sin*, 2006, 26: 1981–1992 (in Chinese with English abstract)
- [17] Noh S A, Lee H S, Kim Y S, Paek K H, Shin J S, Bae J M. Down-regulation of the *IbEXP1* gene enhanced storage root development in sweet potato. *J Exp Bot*, 2013, 64: 129–142
- [18] Tanaka M, Kato N, Nakayama H, Nakatani M, Takahata Y. Expression of class 1Knotted1-like homeobox genes in the storage roots of sweet potato (*Ipomoea batatas*). *J Plant Physiol*, 2008, 165: 1726–1735
- [19] Ravi V, Indira P. Crop physiology of sweet potato. In: Janick J ed. Horticultural reviews. New York: John Wiley & Sons, Inc, 1999, Vol. 23, pp 277–339
- [20] Wilson L A, Low S B. The anatomy of the root system in West Indian sweet potato cultivars. *Ann Bot*, 1973, 37: 633–643
- [21] Belehu T, Hammes P S, Robbertse P J. The origin and structure of adventitious roots in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Aust J Bot*, 2004, 52: 551–558
- [22] Casimiro I, Beeckman T, Graham N, Bhalerao R, Zhang H, Casero P, Bennett M J. Dissecting Arabidopsis lateral root development. *Trends Plant Sci*, 2003, 8: 165–171
- [23] Kays S J. The physiology of yield in the sweet potato. *A Natu Reso Trop*, 1985, 1: 79–132
- [24] 陆漱韵, 刘庆昌, 李惟基. 甘薯育种学. 北京: 中国农业出版社, 1998. p 58
Lu S Y, Liu Q C, Li W J. Sweet Potato Breeding. Beijing: China Agriculture Press, 1998. p 58 (in Chinese)
- [25] Galtier N, Foyer C H, Huber J, Voelker T A, Huber S C. Effects of elevated sucrose-phosphate synthase activity on photosynthesis, assimilate partitioning, and growth in tomato. *Plant Physiol*, 1993, 101: 535–543
- [26] Farrar J, Pollock C, Gallagher J. Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Sci*, 2000, 154: 1–11
- [27] Roitsch T, González M C. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 606–610

- [28] Hendriks J H, Kolbe A, Gibon Y, Stitt M, Geigenberger P. ADP-glucose pyrophosphorylase is activated by posttranslational redoxmodification in response to light and to sugars in leaves of Arabidopsis and other plant species. *Plant Physiol*, 2003, 133: 838–849
- [29] Rontein D, Dieuaide-Noubhani M, Dufourc E J, Raymond P, Rolin D. The metabolic architecture of plant cells. Stability of central metabolism and flexibility of anabolic pathways during the growth cycle of tomato cells. *J Biol Chem*, 2002, 277: 43948–43960
- [30] Lalonde S, Wipf D, Frommer W B. Transport mechanisms for organic forms of carbon and nitrogen between source and sink. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, 55: 341–372
- [31] Turgeon R. The role of phloem loading reconsidered. *Plant Physiol*, 2010, 152: 1817–1823
- [32] 潘秋红, 张大鹏. 植物转化酶的种类、特性与功能. 植物生理学通讯, 2004, 40: 275–280
Pan Q H, Zhang D P. Isoforms, characteristics and roles of plant invertases. *Plant Physiol J*, 2004, 40: 275–280 (in Chinese)
- [33] Schiefelbein J W, Benfey P N. The development of plant roots: new approaches to underground problems. *Plant Cell*, 1991, 3: 1147
- [34] Tang G Q, Lusvher M, Sturm A. Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrot alters early plant development and partitioning. *Plant Cell*, 1999, 11: 177–189
- [35] 王玮, 龚义勤, 柳李旺, 王燕, 荆赞革, 黄丹琼, 汪隆植. 萝卜肉质根膨大过程中糖含量及蔗糖代谢相关酶活性分析. 园艺学报, 2007, 34: 1313–1316
Wang W, Gong Y Q, Liu L W, Wang Y, Jing Z G, Huang D Q, Wang L Z. Changes of sugar content and sucrose metabolizing enzyme activities during fleshy tap root development in radish. *Acta Hort Sin*, 2007, 34: 1313–1316 (in Chinese with English abstract)
- [36] 姜立娜. 萝卜肉质根形成性状的分子生物学基础. 南京农业大学博士学位论文, 江苏南京, 2012. p 24
Jiang L N. Molecular Characterization of Taproot Formation Traits in Radish. PhD Dissertation of Nanjing Agricultural University, Nanjing, China, 2012. p 24 (in Chinese with English abstract)
- [37] Weber H, Borisjuk L, Heim U, Sauer N, Wobus U. A role for sugar transporters during seed development molecular characterization of a hexose and a sucrose carrier in fava bean seeds. *Plant Cell*, 1997, 9: 895–908
- [38] 谢鸣, 陈俊伟, 程建徽, 秦巧平, 蒋桂华, 王力宏, 王允镇, 戚行江. 杨梅果实发育与糖的积累及其关系研究. 果树学报, 2005, 6: 38–42
Xie M, Chen J W, Cheng J H, Qin Q P, Jiang G Z, Wang L H, Wang Y B, Qi X J. Studies on the fruit development and its relationship with sugar accumulation in bayberry fruit. *J Fruit Sci*, 2005, 6: 38–42 (in Chinese with English abstract)
- [39] Kato T. Change of sucrose synthase activity in developing endosperm of rice cultivars. *Crop Sci*, 1995, 35: 827–831
- [40] Heineke D, Sonnewald U, Büssis D, Günter G, Leidreiter K, Wilke I, Heldt H W. Apoplastic expression of yeast-derived invertase in potato. *Plant Physiol*, 1992, 100: 301–308
- [41] Weschke W, Panitz R, Gubatz S, Wang Q, Radchuk R, Weber H, Wobus U. The role of invertases and hexose transporters in controlling sugar ratios in maternal and filial tissues of barley caryopses during early development. *Plant J*, 2003, 33: 395–411
- [42] Weber H, Borisjuk L, Heim U, Buchner P, Wobus U. Seed coat-associated invertases of fava bean control both unloading and storage functions: cloning of cDNAs and cell type-specific expression. *Plant Cell*, 1995, 7: 1835–1846
- [43] Wang S J, Chen M H, Yeh K W, Tsai C Y. Changes in carbohydrate content and gene expression during tuberous root development of sweet potato. *J Plant Biochem Biotech*, 2006, 15: 21–25
- [44] 许欢欢, 康健, 梁明祥. 植物果聚糖的代谢途径及其在植物抗逆中的功能研究进展. 植物学报, 2014, 2: 209–220
Xu H H, Kang J, Liang M X. Research advances in the metabolism of fructan in plant stress resistance. *Acta Bot Sin*, 2014, 2: 209–220 (in Chinese with English abstract)
- [45] Kühbauch W, Thome U. Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink-source manipulation. *J Plant Physiol*, 1989, 134: 243–250
- [46] Suzuki M. Fructans in crop production and preservation. *Sci Tech Fruc*, 1993: 227–255
- [47] Escalada J A, Moss D N. Changes in nonstructural carbohydrate fractions of developing spring wheat kernels. *Crop Sci*, 1976, 16: 627–631
- [48] Pollock C J, Cairns A J. Fructan metabolism in grasses and cereals. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42: 77–101
- [49] Pollock C J. Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. *New Phytol*, 1986, 104: 1–24
- [50] Van den Ende W, Michiels A, De Roover J, Verhaert P, Van Laere A. Cloning and functional analysis of chicory root fructan1_{exohydrolase} I(1-FEHI): a vacuolar enzyme derived from a cell wall invertase ancestor Mass fingerprint of the 1-FEHI enzyme. *Plant J*, 2000, 24: 447–456
- [51] Stoop J M, Van Arkel J, Hakkert J C, Tyree C, Caimi P G, Koops A J. Developmental modulation of inulin accumulation in storage organs of transgenic maize and transgenic potato. *Plant Sci*, 2007, 173: 172–181
- [52] Caimi P G, McCole L M, Klein T M, Hershey H P. Cytosolic expression of the *Bacillus amyloliquefaciens* SacB protein inhibits tissue development in transgenic tobacco and potato. *New Phytol*, 1997, 136: 19–28
- [53] Pollock C J, Jones T. Seasonal patterns of fructan metabolism in forage grasses. *New Phytol*, 1979, 83: 9–15