

单建伟,柳俊,索海翠,等.糖信号调控马铃薯块茎发育的研究进展[J].华中农业大学学报,2021,40(4):27-35.

DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2021.04.004

糖信号调控马铃薯块茎发育的研究进展

单建伟¹,柳俊²,索海翠¹,王丽¹,安康¹,
刘计涛¹,景晟林³,李成晨¹,宋波涛³,李小波¹

1.广东省农业科学院作物研究所/广东省农作物遗传改良重点实验室,广州 510640;

2.华中农业大学生命科学与技术学院,武汉 430070; 3.华中农业大学园艺林学学院,武汉 430070

摘要 马铃薯是全球最大的非谷类粮食作物,在全球经济和粮食安全中发挥重要作用。块茎是马铃薯的经济器官和繁殖器官,存储了大量淀粉,其发育过程受糖信号调控。糖信号调控马铃薯块茎形态建成及库源关系。本文概述了植物糖信号途径,糖信号调控马铃薯块茎形态建成、淀粉积累及其与光周期、植物激素等信号途径的关系等方面的研究进展,并在此基础上提出了糖信号调控马铃薯块茎发育的模式,旨在为进一步阐明糖信号调控马铃薯块茎发育的机制提供借鉴。

关键词 马铃薯;块茎发育;块茎形态建成;库源关系;光周期;植物激素;糖信号

中图分类号 S 532 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2021)04-0027-09

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)粮菜兼用、营养全面、适应性广,是全球最大的非谷类(non-grain)粮食作物,在全球经济和粮食安全中发挥重要作用。块茎(tuber)是马铃薯作物的主要经济器官以及生产上的繁殖器官,由地下匍匐茎(stolon)在适宜的诱导条件下停止纵向伸长生长并发生横向膨大形成的变态器官。马铃薯块茎发育包括块茎形态建成以及与淀粉积累相关的生化变化2个同步进行但又相互独立的生物学过程。

马铃薯块茎发育受自身生理(植物激素、糖)和外部环境(光周期、温度、氮营养)等因素协同调控。糖是调控马铃薯块茎发育的重要信号,同时调控马铃薯块茎形态建成以及库源(淀粉积累)关系,并与调控马铃薯块茎发育的光周期、激素等途径存在协同互作。1989年,国内外2个研究团队几乎同时利用高浓度的糖在不添加任何植物生长调节剂的培养基上诱导形成了马铃薯试管块茎^[1-2],从而确定了糖在调控马铃薯块茎发育中的作用,拉开了糖信号调控马铃薯块茎发育研究的序幕。经过几十年的不懈

努力,糖信号调控马铃薯块茎发育机制的研究取得了突出进展。本文概述了植物糖信号的葡萄糖(glucose)、蔗糖(sucrose)和海藻糖-6-磷酸(trehalose-6-phosphate, Tre6P)等途径在马铃薯块茎形态建成、库源关系等方面的调控作用,并讨论了在调控马铃薯块茎发育过程中糖信号与光周期、植物激素等途径间的关系,旨在为进一步深入解析糖信号调控马铃薯块茎发育的机制提供借鉴。

1 植物糖信号途径

糖不但为植物生长发育提供碳源和能源,而且调控植物从胚胎发生到衰老的整个生命周期内的众多生物学过程^[3]。绿色植物通过光合作用利用太阳能促使水和大气中的CO₂合成碳水化合物并释放O₂。作为光合作用的主要产物,糖的合成、转运、代谢、储存必须与植物生存环境以及生长发育相适应。糖在韧皮部的转运使源、库器官之间建立了联系,在器官之间的通信和协调中充当通信工具,调控植物种子萌发、细胞周期、光合作用、组织分化、形态建

收稿日期:2021-04-27

基金项目:广东省重点领域研发计划项目(2020B020219002);广东省农业科学院作物研究所所长基金/广东省农作物遗传改良重点实验室开放基金项目(201904);广东省科技计划项目(2017B020232002);广东省甘薯马铃薯产业技术体系创新团队(2020KJ111);国家自然科学基金项目(316110332)

单建伟, E-mail: chanyujianwei@126.com

通讯作者:宋波涛, E-mail: songbotao@mail.hzau.edu.cn; 李小波, E-mail: Lixiaobo1981@163.com

成、开花结实、次生代谢以及衰老等生长发育过程。植物体内,各种糖分子及糖的衍生物间可以相互转化,并为植物生长发育提供碳源和能源,因此,研究植物糖信号的调控机制存在较大困难。糖受体的分离鉴定及糖的不易代谢类似物的利用为研究植物糖信号提供了便利。在长期的进化过程中,植物进化出了复杂的系统机制感知糖信号并做出响应。植物中糖信号途径主要包括葡萄糖信号途径、海藻糖-6-磷酸信号途径、以及不依赖 Tre6P 的蔗糖信号途径 (Tre6P-independent sucrose signalling)。

1.1 葡萄糖信号途径

葡萄糖是最古老、最保守的糖类信号分子,从单细胞原核生物到多细胞真核动植物的生命活动中均发挥调控作用。己糖激酶 (hexokinases, HXKs) 在大肠杆菌、果蝇、哺乳动物中均能发挥葡萄糖受体功能。拟南芥己糖激酶基因 *AtHXK1* 能恢复 glucose insensitive (*gin*) 突变体表型。破坏 *AtHXK1* 蛋白催化己糖磷酸化的功能并不影响其在基因表达、细胞增殖、根和花序生长及衰老等过程中发挥作用;葡萄糖与 *AtHXK1* 蛋白结合能诱导 *AtHXK1* 蛋白发生结构域重排,表明 *AtHXK1* 蛋白可以同时发挥己糖激酶和葡萄糖受体双重功能^[4-5]。在马铃薯叶片保卫细胞表达拟南芥 *AtHXK1* 基因可以降低转基因株系气孔导度,提高转基因株系水分利用效率,进而提高转基因株系的抗旱和耐热性^[6]。马铃薯己糖激酶 1 (*StHXK1*) 和马铃薯己糖激酶 2 (*StHXK2*) 均具有催化葡萄糖磷酸化活性,可以恢复 *AtHXK1*-antisense 拟南芥对葡萄糖的敏感性^[7-8],说明马铃薯 *StHXK1* 和 *StHXK2* 均具有葡萄糖受体功能。

葡萄糖还可以通过 Glucose-TOR 信号途径调控植物生长发育。所有真核生物中,TOR 激酶在进化上高度保守,作为一个主调节器整合能量、营养、激素、胁迫信号并调控生长发育^[9]。植物光合同化产物可以转化为葡萄糖,葡萄糖通过糖酵解或线粒体能量代谢产生生物能驱动 TOR 激酶磷酸化下游 PIN2、E2Fa、S6 激酶等一系列底物,促进细胞分裂、mRNA 转录、合成代谢等耗能生物学过程 (energy-consuming processes),促进植物快速生长,调节植物体内碳源内平衡,Glucose-TOR 信号途径不依赖于葡萄糖受体 HXK1,并独立于植物激素信号途径^[9-11]。

1.2 蔗糖信号途径

蔗糖是植物通过韧皮部从源器官向异养型库器

官运输光合同化产物的主要形式,蔗糖具有能源和信号分子双重功能。转化酶 (invertase) 催化蔗糖分解为葡萄糖和果糖。蔗糖和葡萄糖可以诱导转化酶基因转录、翻译以及酶活性。3-氧-甲基葡萄糖 (3-O-methylglucose, 3-OMG) 和 2-脱氧葡萄糖 (2-deoxyglucose, 2-DOG) 等不能代谢或转化为蔗糖的葡萄糖类似物均对转化酶基因表达和酶活性没有诱导作用^[12]。异麦芽酮糖 (isomaltulose or palatinose) 是一种蔗糖类似物,马铃薯蔗糖合酶 (sucrose synthase, Susy) 和转化酶均不能代谢异麦芽酮糖,异麦芽酮糖可以增强马铃薯蔗糖转化酶活性,并促进蔗糖分解和淀粉合成^[13]。这些结果均暗示蔗糖对转化酶基因表达和酶活性具有特异性调控作用,而葡萄糖通过转化为蔗糖发挥作用。另外,蔗糖对马铃薯 *patatin* 基因表达、马铃薯和甘薯淀粉合成、拟南芥花青素合成、油菜开花等均具有特异性调控作用^[14-17]。Barker 等^[18] 基于蔗糖转运蛋白 SUT2 (sucrose transporter) 与酵母糖受体 SNF3 和 RGT2 的结构相似性推测 SUT2 可能具有蔗糖受体功能,但仍需进一步的实验证明。

1.3 海藻糖-6-磷酸信号途径

Tre6P 是海藻糖合成的中间产物。植物体内 Tre6P 含量与蔗糖含量呈显著正相关,Tre6P 含量是反映植物营养、能量供给状态的指标^[19]。植物体内 Tre6P/sucrose 保持动态平衡,该平衡通过调控蔗糖合成或(以及)生长发育对蔗糖的消耗保证植物体内蔗糖含量处于适宜植物生长发育的范围内。Sucrose-non-fermenting 1-related kinase 1 (*SnRK1*) 受 Tre6P 抑制,通过 Tre6P 间接感知蔗糖供给状态,并抑制植物胚胎发生、开花、细胞分化等耗能生物学过程^[20]。体外试验表明 Tre6P 抑制马铃薯 *StSnRK1* 活性;利用转基因技术降低块茎中 Tre6P 的含量,*StSnRK1* 靶基因中促进细胞增殖和生长发育的基因表达量下降,而抑制细胞周期的基因表达量增强,同时单株块茎形成数显著增加,但是单株块茎生物量显著降低^[21]。

2 糖信号调控马铃薯块茎发育

马铃薯块茎发育包括块茎形态建成以及淀粉积累(源-库关系)2 个同步进行但又相互独立的生物学过程。形态建成影响块茎形成与否、形成早晚以及块茎数量;而淀粉积累与库源关系调节相关,影响块茎膨大以及产量形成。

2.1 糖信号调控马铃薯块茎形态建成

1) 糖诱导马铃薯离体块茎形成。马铃薯试管块茎是组织培养条件下试管苗经诱导形成的微型块茎,与大田条件下自然形成的常规块茎在组织结构和生理生化特征等方面基本相同^[22],是研究马铃薯块茎发育的可靠实验体系。研究表明,高浓度蔗糖可诱导马铃薯试管苗在不添加任何植物生长调节剂的培养基上形成试管块茎;甘露醇是植物组织培养过程中常用的渗透压调节剂,相同浓度的甘露醇不能诱导试管块茎形成;蔗糖吸收抑制剂能够阻断蔗糖对试管块茎形成的诱导作用^[1-2,23],暗示蔗糖对马铃薯试管块茎形成有诱导作用,且蔗糖诱导试管块茎形成与渗透压无关。其他糖分子是否对试管块茎形成有诱导作用?目前,果糖或麦芽糖能否诱导试管块茎形成观点并不一致;但可以确定的是高浓度的葡萄糖能够诱导马铃薯试管块茎形成,尽管其诱导效果不如蔗糖,葡萄糖吸收抑制剂同样可以阻断葡萄糖的诱导作用^[23-24]。

植物体内蔗糖能够与其他糖类分子或糖的磷酸化衍生物相互转化,因此,难以确定糖信号通过葡萄糖信号途径(分为 Glucose-HXKs 途径和依赖能量的 Glucose-TOR 途径)、海藻糖-6-磷酸信号途径、不依赖 Tre6P 的蔗糖信号途径等 3 种信号途径中的哪种途径调控马铃薯块茎形态建成。葡萄糖胺(glucosamine)和 N-乙酰-D-氨基葡萄糖(N-acetyl-beta-d-glucosamine, NAG)等己糖激酶抑制剂不能阻断糖信号对马铃薯试管块茎形成的诱导作用,同时 2-DOG(可以被植物吸收并能被己糖激酶磷酸化)、3-OMG(可以被植物吸收但不能被磷酸化)以及 L-glucose 等不易代谢的葡萄糖类似物均不能诱导试管块茎形成,说明糖信号不是通过 glucose-HXKs 途径调控马铃薯试管块茎形成^[23-24]。

植物 Tre6P 含量与蔗糖含量正相关,是体内蔗糖含量的指标。离体条件下, Tre6P 抑制马铃薯块茎 SnRK1 活性,而外施蔗糖或者海藻糖 4 h 内即可显著提升块茎 Tre6P 含量,同时 SnRK1 的标记基因表达量显著下降,而外施葡萄糖、果糖或者异麦芽酮糖(palatinose, 蔗糖异构体,不能代谢)对块茎 Tre6P 含量无显著影响;海藻糖-6-磷酸磷酸酶(trehalose-6-phosphate phosphatase, TPP)催化 Tre6P 水解为海藻糖,在马铃薯块茎中特异表达大肠杆菌编码 TPP 的基因 *OtsB*,导致块茎 Tre6P 含量显著下降, *SnRK1* 基因表达量显著增强, *StSnRK1* 靶基

因中促进细胞增殖和生长发育的基因表达量下降,而抑制细胞周期的基因表达量增强,同时单株块茎形成数显著增加,但单株块茎生物量显著降低^[21]。这一结果表明糖信号可能通过 Tre6P 信号途径参与调控马铃薯块茎形成。

目前,可以确定糖信号参与调控马铃薯试管块茎形成,该调控过程可能与 Tre6P 信号途径相关,而与渗透压调节和 Glucose-HXKs 途径无关; Glucose-TOR 信号途径以及不依赖 Tre6P 的蔗糖信号途径是否在调控马铃薯块茎形成过程中发挥作用还需进一步的实验证明。

2) 糖信号调控马铃薯块茎形态建成相关基因表达。 *StSP6A* 是调控马铃薯块茎形态建成最核心的信号分子,其表达受光周期和糖信号协同调控。光周期调控植物从营养生长向生殖生长过渡, *CO* (CONSTANS)-*FT* (FLOWERING LOCUS T) 途径在光周期调控植物开花过程中的分子机制已逐渐明朗。块茎作为马铃薯的营养繁殖器官,其发育过程同样受光周期调控,越来越多的实验证据表明 *StCOL1-StSP6A* 途径(*StCOL1* 和 *StSP6A* 分别是 *CO* 和 *FT* 的同源基因)调控马铃薯块茎形态建成。其中 *StCOL1* 的转录受生物钟调控,其蛋白稳定性受 *StPHYB-StPHYF* 异源二聚体调控; *StCOL1* 抑制 *StSP6A* 表达,短日照(short-day, SD)条件下, *StCOL1* 降解, *StSP6A* 在叶片转录并翻译成蛋白质后通过维管束转运至匍匐茎诱导块茎形成^[25-27]。因此, *StSP6A* 在光周期调控马铃薯块茎发育过程中发挥着“承上启下”的核心作用。 *StSP6A* 的表达受高浓度蔗糖诱导,而 *StSP6A-RNAi* 植株在高浓度蔗糖培养基上不能形成块茎,说明 *StSP6A* 是马铃薯块茎形成的核心调控单元,是块茎形成所必需的,而蔗糖是诱导 *StSP6A* 表达的重要刺激因子^[28]。

StSUT4 编码蔗糖-H⁺ 转运蛋白,其表达受光周期调控,参与蔗糖运输。马铃薯 subsp. *andigena* 是短日照型马铃薯,仅能在短日照条件下形成块茎。通过 RNA 干扰技术抑制 *StSUT4* 在 subsp. *andigena* 中表达,可以增强转基因株系对糖浓度的敏感性, *StSUT4 RNAi* 株系可以在含 5% 蔗糖的培养基上形成试管块茎,而野生型对照株系在含 10% 蔗糖的培养基上才能形成试管块茎;且 *StSUT4 RNAi* 株系中 *StSP6A*、*StSOC1*、*StCO* 等调控块茎形成的基因表达量均发生变化,在 LD 条件下也能形成块

茎,且开花提前;StSUT4 还通过调控叶片蔗糖输出影响马铃薯生物钟^[29-30],说明蔗糖转运过程影响马铃薯块茎形态建成。

第二信使分子 Ca^{2+} 和钙调蛋白调控马铃薯块茎早期形态建成^[31]。钙依赖蛋白激酶(calcium dependent protein kinases,CDPKs)是 Ca^{2+} 信号的特异受体,负责 Ca^{2+} 信号的识别和传导。马铃薯 *StCDPK1* 在开始膨大的匍匐茎亚顶端特异表达,受高浓度蔗糖诱导,StCDPK1 蛋白可能是马铃薯块茎形态建成的抑制信号与促进信号的汇聚点,调控马铃薯块茎形态建成^[32-34]。

2.2 糖信号调控马铃薯库源关系

块茎是马铃薯植株的经济器官,存储了大量淀粉,其产量与源叶光合作用效率、蔗糖转运、块茎库强密切相关,是研究植物库-源关系最合适的模式系统。库源关系协调是马铃薯块茎膨大和产量形成的保障^[35]。糖的转运使源、库器官之间建立了联系。一方面,糖信号对源叶光合作用有抑制作用;另一方面,糖信号对块茎淀粉合成有促进作用。马铃薯植株通过糖信号调控叶片光合作用和块茎糖代谢相关基因表达,进行叶片和块茎间的双向通信,以保证马铃薯源-库关系协调。

1)源叶糖代谢与马铃薯块茎发育。植物光合作用暗反应通过卡尔文-本森循环固定 CO_2 生产磷酸丙糖(triose phosphate)。大部分磷酸丙糖通过叶绿体膜上的磷酸丙糖转运蛋白(triose phosphate translocator, TPT)复合体转运至细胞质用于蔗糖合成,TPT-antisense 马铃薯植株光合作用效率降低 40%~60%,而叶片淀粉含量增加近 3 倍^[36];多余的磷酸丙糖在叶绿体内合成过渡性淀粉(transitory starch)暂时储存在叶绿体内供给植物夜间生长发育,StHK1-antisense 马铃薯植株块茎产量和淀粉含量无显著变化,但叶片夜间过渡性淀粉含量比对照株系高 3 倍,同时转基因株系叶片葡萄糖含量比对照株系高 2 倍,而蔗糖含量降低,并导致转基因植株早期生长发育迟滞^[7]。

磷酸丙糖在细胞质醛缩酶(aldolase)的催化作用下生成果糖-1,6-二磷酸(fructose-1,6-bisphosphate),该反应为可逆反应,受反应底物和反应产物的相对浓度影响。抑制醛缩酶基因表达,转基因株系叶片丙糖磷酸积累量增加,而光合作用效率、淀粉含量和果糖-1,6-二磷酸酶(fructose-1,6-bisphosphatase,FBP)活性等均明显降低,并导致植株生长

发育受限^[37]。FBP 催化果糖-1,6-二磷酸生成果糖-6-磷酸(fructose 6-phosphate,F6P),F6P 在磷酸己糖异构酶和磷酸葡萄糖变位酶的催化作用下与葡萄糖-6-磷酸(glucose 6-phosphate,G6P)、葡萄糖-1-磷酸(glucose 1-phosphate,G1P)相互转化,F6P、G6P、G1P 构成磷酸己糖库,植物生长代谢对碳源和能量的需求引导磷酸己糖库中碳的流向。增强或抑制马铃薯 *FBP* 基因表达除影响源叶蔗糖合成外,并不影响转基因株系生长发育、产量以及块茎淀粉含量^[38-39]。

UDP-葡萄糖焦磷酸化酶(UDP-glucose pyrophosphorylase)、蔗糖-6^F磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase,SPS)、蔗糖-6^F-磷酸酶(sucrose phosphatase,SPP)共同催化磷酸己糖合成蔗糖。其中 SPS 是调控蔗糖合成的关键步骤,其活性受 SnRK1 调控,在烟草中异源表达马铃薯 *StSnRK1* 基因,导致转基因烟草淀粉合成相关基因的表达和酶活性增强,而蔗糖磷酸合成酶表达和活性降低,同时转基因烟草株系淀粉、葡萄糖、蔗糖、果糖含量均显著增加^[40]。因此,糖信号可能通过 SnRK1 调控马铃薯源叶光合作用及糖代谢。

2)糖信号调控蔗糖在源与库之间转运。蔗糖从源叶到库器官的转运包括蔗糖的装载(phloem loading)、韧皮部运输以及卸载(phloem unloading)过程。蔗糖在马铃薯韧皮部的运输是被动运输过程,符合韧皮部运输的压力流模型,其动力来源于源器官与库器官之间由于糖的渗透作用造成的压力差。蔗糖在源叶的装载及在库端的卸载、分解、淀粉合成使源库之间产生膨胀压差(turgor pressure difference),驱动蔗糖源源不断地从源叶运输至库器官(块茎)^[41-42]。

蔗糖在源端可以通过共质体(symplastic loading)和质外体(apoplastic loading)途径装载。SWEET(sugar will eventually be exported transporters,SWEET)转运蛋白定位于韧皮部细胞膜,其结构在植物中异常保守,在蔗糖质外体装载过程中协助蔗糖从叶肉细胞进入质外体,sweet 突变体表现为韧皮部装载缺陷;异位表达 *StSWEET11* 改变蔗糖在马铃薯植株的转运和积累^[28,43]。蔗糖- H^+ 转运蛋白(SUT)复合体帮助进入质外体的蔗糖跨越细胞膜进入韧皮部筛分子伴胞复合体,活性受蔗糖和 H^+ 共同调控^[44-45]。其中 SUT2 与酵母糖受体 SNF3 和 RGT2 具有相似的结构,可能在植物中发

挥蔗糖受体功能^[18]。*StSUT1* 主要在成熟叶片的筛分子伴胞复合体表达,其他组织或器官表达量较低,通过伴胞特异启动子 *rolC* 反义抑制 *StSUT1* 表达,转基因株系叶片糖含量升高,而光合作用受到抑制^[46]。Kuhn 等^[47] 的进一步研究认为 *StSUT1* 在块茎韧皮部也有表达,利用块茎特异启动子 class I patatin promoter B33 反义表达 *StSUT1*,转基因株系地上部分不受影响,块茎发育早期鲜质量降低,说明 *StSUT1* 在块茎发育早期蔗糖卸载过程中发挥作用,同时暗示 *StSUT1* 可能在源端蔗糖装载和库端蔗糖卸载过程中均发挥作用。与 *StSUT1* 不同, subsp. *andigena* 的 *StSUT4* RNAi 株系块茎形成、开花均提前,叶片蔗糖输出量增加,块茎产量、蔗糖、淀粉含量增加,且能在长日照条件下形成块茎^[29-30],因此,*StSUT4* 不但参与蔗糖转运,而且调控马铃薯块茎形态建成。

蔗糖在库器官同样可以通过质外体和共质体 2 种途径卸载。匍匐茎膨大前主要通过质外体途径卸载,*StSUT4* 在蔗糖质外体卸载中发挥作用^[30];匍匐茎开始膨大后,*StSP6A* 调控蔗糖卸载由质外体途径为主转变为以共质体途径卸载为主^[48],短日照与韧皮部蔗糖浓度的升高共同诱导 *StSP6A* 在叶片韧皮部转录并翻译,随后 *StSP6A* 蛋白与蔗糖一起通过韧皮部转运至匍匐茎,在匍匐茎顶端 *StSP6A* 与 *StSWEET11* 结合阻止蔗糖通过 *StSWEET11* 蛋白进入质外体,从而使蔗糖卸载转变为共质体途径^[28]。

3)糖信号调控马铃薯块茎淀粉合成及库强。块茎中,蔗糖通过转化酶或蔗糖合酶(sucrose synthase, Susy)分解并为淀粉合成提供前体。Susy 与 invertase 活性的相对变化调控马铃薯块茎库强及持续膨大。如前文所述块茎形态建成过程中,蔗糖卸载由质外体卸载为主转换为共质体卸载为主,同时蔗糖分解途径也由 invertase 途径转变为更高效的 SuSy 途径,块茎淀粉积累量与 SuSy 活性密切相关, SuSy 活性决定马铃薯块茎库强^[49-50]。糖信号通过 SnRK1 调控 SuSy 与 invertase 的表达和活性^[40,51-52]。

增强块茎淀粉合成可以增加块茎库强,使更多光合同化产物存储在块茎中。ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)催化 G1P 合成 ADP-葡萄糖,是淀粉合成的限速酶。*StAGPase-antisense* 植株块茎形成数增加,质量变

小,淀粉含量降低 96%,而葡萄糖、蔗糖含量增加,说明 AGPase 影响马铃薯块茎库强^[53]。蔗糖和葡萄糖均能调控 AGPase 基因表达和酶活性,其中蔗糖通过 SnRK1 调控 AGPase 基因表达和 AGPase 酶氧化还原状态,而葡萄糖通过己糖激酶途径调控 AGPase 酶磷酸化^[54]。

3 马铃薯块茎发育调控的糖信号与其他信号途径的关系

马铃薯块茎发育受糖信号、光周期以及植物激素等因素调控,糖信号途径与其他途径存在协同交互。

3.1 糖信号途径与光周期途径

如上文所述,*StSP6A* 是光周期调控马铃薯块茎形态建成最核心的信号分子,其表达受高浓度蔗糖诱导,说明糖信号能够增强光周期信号。*StSWEET11*-RNAi 株系叶片 *StSP6A* 表达和块茎产量均下降,说明 *StSWEET11* 可能通过 *StSP6A* 调控块茎发育;*StSP6A* 还通过与 *StSWEET11* 结合调控块茎形态建成前后匍匐茎中蔗糖卸载途径的转变^[28],*StSUT1*、*StSUT2* 和 *StSUT4* 均呈现节律性表达,受光周期调控,说明光周期调控马铃薯蔗糖转运过程^[30]。*StSUT4* RNAi 除表现块茎形成、开花均提前,叶片蔗糖输出量增加,块茎产量、蔗糖、淀粉含量增加外,还通过叶片蔗糖输出量的改变能够影响转基因株系对日照长度的敏感性,使其在长日照条件下也能形成块茎,*StFT*、*StSOC1* 以及 *StCO* 等基因的表达量也发生变化^[29],说明蔗糖转运过程反过来也影响光周期对块茎发育的调控。这些结果均表明在调控马铃薯块茎发育过程中糖信号与光周期信号存在双向协同交互,一方面光周期途径调控糖信号途径,另一方面糖信号途径也对光周期信号途径存在促进作用。

3.2 糖信号途径与植物激素途径

赤霉素(gibberellin, GA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)及细胞分裂素(cytokinin)等植物激素均参与调控马铃薯块茎发育。其中,GA 促进匍匐茎伸长生长、抑制匍匐茎膨大形成块茎,ABA 和 JA 对块茎发育有促进作用, cytokinin 通过调节库源关系增加块茎产量和数量,在调控块茎发育过程中 GA 发挥主导作用,而 ABA 通过拮抗 GA 诱导块茎形成^[55-56]。组织培养条件下,匍匐茎内源 GA₁ 含量与培养基蔗糖浓度呈负相

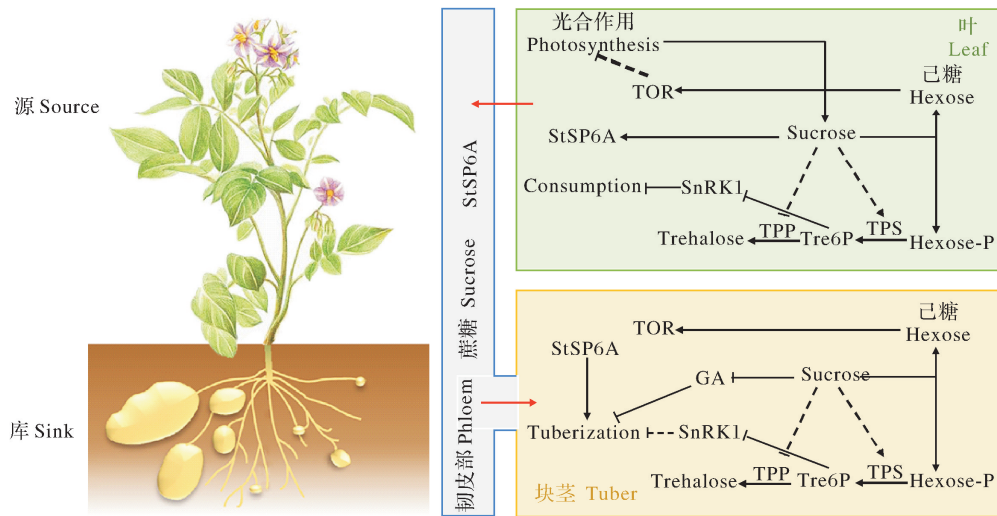
关,低浓度蔗糖培养基中,匍匐茎内源 GA_1 含量升高,匍匐茎维持伸长生长;而高浓度蔗糖培养基中,匍匐茎内源 GA_1 含量降低,匍匐茎停止伸长生长,亚顶端膨大形成块茎^[56]。StSUT4 RNAi 植株除表现上文所述的表型外,还表现出节间伸长、茎高增加等与 GA20ox1-antisense 植株相似的性状,且转基因株系赤霉素、乙烯合成受到影响,说明糖信号影响 GA 信号途径^[29]。

ABF (ABRE-binding factor)在植物 ABA 信号途径和非生物胁迫响应中发挥关键调控作用,其表达受 ABA、干旱、盐胁迫、冷害诱导,其蛋白活性受 SnRK2 和 CDPK 调控。马铃薯 *StABF1* 在块茎发育过程中表达量升高,其表达受高浓度蔗糖诱导,而

被 GA 抑制;在马铃薯中异源表达拟南芥 *ABF4* 导致匍匐茎 ABA 含量升高而 GA 含量降低,块茎形成数和块茎质量均显著增加^[57-58]。因此,ABF 在蔗糖、ABA 以及 GA 协同调控马铃薯块茎发育过程中发挥重要作用。

4 展 望

糖信号同时调控马铃薯块茎形态建成以及库源关系,是调控马铃薯块茎发育的重要信号途径,并与调控马铃薯块茎发育的光周期以及激素等信号途径存在协同互作(图 1)。尽管糖信号调控马铃薯块茎发育的研究已经取得了一定进展,但其调控机制有待从以下几个方面进行更深入系统的研究:



StSP6A: 马铃薯自我修剪 6A 基因 *Solanum tuberosum self pruning 6A*; TOR: 雷帕霉素靶蛋白 Target of rapamycin; 耗能生物学过程 Consumption; SnRK1: 蔗糖非发酵-1 相关蛋白激酶 Sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 1; 海藻糖 Trehalose; TPP: 海藻糖-6-磷酸磷酸酶 Sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 1; Tre6P: 海藻糖-6-磷酸 Trehalose-6-phosphate; TPS: 海藻糖-6-磷酸合成酶 Trehalose-6-phosphate synthase; 己糖磷酸 Hexose-P; GA: 赤霉素 Gibberellin; 块茎形成 Tuberization.

图 1 糖信号调控马铃薯块茎发育的模式图

Fig.1 Hypothetical model for sugar signalling regulation of potato tuberization

1) 明确糖信号以何种途径调控马铃薯块茎发育过程。由于植物体内各类糖组分可以相互转化,目前还未能明确糖信号通过葡萄糖信号途径(分为 Glucose-HXKs 途径和依赖能量的 Glucose-TOR 途径)、海藻糖-6-磷酸信号途径、不依赖 Tre6P 的蔗糖信号途径中的何种途径或多种途径调控马铃薯块茎发育,抑或存在其他未知途径。

2) 马铃薯植株如何感知糖信号。作为信号分子,糖首先需要与受体结合才能引发细胞内一系列生物化学反应,信号分子与相应受体的结合具有特

异性,但目前除 HXKs(可能与马铃薯块茎诱导无关)外还未分离到其他糖受体,分离参与马铃薯块茎发育调节的糖受体,既有助于明确糖信号以何种方式调控马铃薯块茎发育,又有助于解析糖信号传导机制。

3) 阐明在调控马铃薯块茎发育过程中糖信号与其他信号途径的关系。目前针对光周期调控马铃薯块茎发育的 StCOL1-StSP6A 途径的研究最为深入,StCOL1-StSP6A 途径是调控马铃薯块茎发育的核心途径;Abelenda 等^[28]的研究表明在调控马铃薯

块茎发育过程中糖信号与 StCOL1-StSP6A 途径存在互作,但其互作机制还有待进一步揭示。

参考文献 References

- [1] GARNER N, JENNET B. The induction and development of potato microtubers *in vitro* on media free of growth regulating substances[J]. *Annals of botany*, 1989, 6: 663-674.
- [2] 胡云海, 蒋光明. 不同糖类和 BA 对马铃薯 (*S. tuberosum*) 试管薯的影响[J]. *中国马铃薯*, 1989, 3(4): 203-206. HU Y H, JIANG G M. The effect of different kinds of sugar and BA on the formation of *in vitro* tubers of potato (*Solanum tuberosum* L.)[J]. *Chinese potato journal*, 1989, 3(4): 203-206 (in Chinese with English abstract).
- [3] LI L, SHEEN J. Dynamic and diverse sugar signaling[J]. *Current opinion in plant biology*, 2016, 33: 116-125.
- [4] MOORE B, ZHOU L, ROLLAND F, et al. Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling[J]. *Science*, 2003, 300: 332-336.
- [5] FENG J, ZHAO S, CHEN X, et al. Biochemical and structural study of *Arabidopsis* hexokinase 1[J]. *Acta crystallographica biological crystallography*, 2015, 71: 367-375.
- [6] LEHRETZ G G, SONNEWALD S, LUGASSI N, et al. Future-proofing potato for drought and heat tolerance by overexpression of hexokinase and SP6A[J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2021, 11: 614534 [2021-04-27]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.614534>.
- [7] VERAMENDI J, ROESSNER U, RENZ A, et al. Antisense repression of hexokinase 1 leads to an overaccumulation of starch in leaves of transgenic potato plants but not to significant changes in tuber carbohydrate metabolism[J]. *Plant physiology*, 1999, 121(1): 123-134.
- [8] VERAMENDI J, FERNIE A R, LEISSE A, et al. Potato hexokinase 2 complements transgenic *Arabidopsis* plants deficient in hexokinase 1 but does not play a key role in tuber carbohydrate metabolism[J]. *Plant molecular biology*, 2002, 49(5): 491-501.
- [9] YUAN X, XU P, YU Y, et al. Glucose-TOR signaling regulates PIN2 stability to orchestrate auxin gradient and cell expansion in *Arabidopsis* root[J]. *PNAS*, 2020, 117(51): 32223-32225.
- [10] DONG Y, SILBERMANN M, SPEISER A, et al. Sulfur availability regulates plant growth *via* Glucose-TOR signaling[J/OL]. *Nature communications*, 2017, 8(1): 1174 [2021-04-27]. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01224-w>.
- [11] XIONG Y, MCCORMACK M, LI L, et al. Glucose-TOR signalling reprograms the transcriptome and activates meristems[J]. *Nature*, 2013, 496(7444): 181-186.
- [12] CHENG W H, TALIERCIO E W, CHOUREY P S. Sugars modulate an unusual mode of control of the cell-wall invertase gene (*Incw1*) through its 3' untranslated region in a cell suspension culture of maize[J]. *PNAS*, 1999, 96(81): 10512-10517.
- [13] FERNIE A R, ROESSNER U, GEIGENBERGER P. The sucrose analog palatinose leads to a stimulation of sucrose degradation and starch synthesis when supplied to discs of growing potato tubers[J]. *Plant physiology*, 2001, 125(4): 1967-1977.
- [14] WENZLER H, MIGNERY G, FISHER L, et al. Analysis of a chimeric class-I patatin-*GUS* gene in transgenic potato plants; high-level expression in tubers and sucrose-inducible expression in cultured leaf and stem explants[J]. *Plant molecular biology*, 1989, 12(1): 41-50.
- [15] YOON J, CHO L H, TUN W, et al. Sucrose signaling in higher plants[J/OL]. *Plant science*, 2021, 302: 110703 [2021-04-27]. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110703>.
- [16] TENG S, KEURENTJES J, BENTSINK L, et al. Sucrose-specific induction of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* requires the *MYB75/PAP1* gene[J]. *Plant physiology*, 139(4): 1840-1852.
- [17] FRIEND D J, BODSON M, BERNIER G. Promotion of flowering in *Brassica campestris* L. cv *ceres* by sucrose[J]. *Plant physiology*, 1984, 75: 1085-1089.
- [18] BARKER L, KÜHN C, WEISE A, et al. SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements[J]. *Plant cell*, 2000, 12(7): 1153-1164.
- [19] YADAV U P, IVAKOV A, FEIL R, et al. The sucrose-trehalose 6-phosphate (Tre6P) nexus: specificity and mechanisms of sucrose signalling by Tre6P[J]. *Journal of experimental botany*, 2014, 65(4): 1051-1068.
- [20] TSAI A Y, GAZZARRINI S. Trehalose-6-phosphate and SnRK1 kinases in plant development and signaling: the emerging picture[J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2014, 5: 119 [2021-04-27]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00119>.
- [21] DEBAST S, NUNES-NESE A, HAJIREZAEI M R, et al. Altering trehalose-6-phosphate content in transgenic potato tubers affects tuber growth and alters responsiveness to hormones during sprouting[J]. *Plant physiology*, 2011, 156(4): 1754-1771.
- [22] VERAMENDI J, WILLMITZER L, TRETHERWEY R N. *In vitro* grown potato microtubers are a suitable system for the study of primary carbohydrate metabolism[J]. *Plant physiology & biochemistry*, 1999, 37(9): 693-697.
- [23] 罗玉, 李灿辉. 糖类及其衍生物对马铃薯块茎形成的影响[J]. *昆明学院学报*, 2011, 33(6): 85-89. LUO Y, LI C H. The effect of sugar derivatives in the tuberization of potato[J]. *Journal of Kunming University*, 2011, 33(6): 85-89 (in Chinese with English abstract).
- [24] 孙梦遥. 糖对马铃薯微型薯诱导机制的研究[D]. 兰州: 兰州理工大学, 2016. SUN M Y. The studies on mechanism of regulating potato tuberization by sucrose[D]. Lanzhou: Lanzhou University of Technology, 2016 (in Chinese with English ab-

- stract).
- [25] ABELANDA J A, CRUZ-ORO E, FRANCO-ZORRILLA, et al. Potato STCONSTANS-like1 suppresses storage organ formation by directly activating the FT-like *StSP5G* repressor[J]. *Current biology*, 2016, 26(7): 872-881.
- [26] ZHOU T, SONG B, LIU T, et al. Phytochrome F plays critical roles in potato photoperiodic tuberization[J]. *The plant journal*, 2019, 98(1): 42-54.
- [27] NAVARRO C, ABELANDA J A, CRUZ-ORÓE, et al. Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T[J]. *Nature*, 2011, 478(7367): 119-122.
- [28] ABELANDA J A, BERGONZIS, 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.
- [29] CHINCINSKA I, GIER K, KRÜGEL U, et al. Photoperiodic regulation of the sucrose transporter StSUT4 affects the expression of circadian-regulated genes and ethylene production [J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2013, 4: 26 [2021-04-27]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00026>.
- [30] CHINCINSKA I A, LIESCHE J, KRUGEL U, et al. Sucrose transporter StSUT4 from potato affects flowering, tuberization, and shade avoidance response[J]. *Plant physiology*, 2008, 146(2): 515-528.
- [31] RAÍCES M, GARGANTINI P R, CHINCHILLA D, et al. Regulation of CDPK isoforms during tuber development[J]. *Plant molecular biology*, 2003, 52(5): 1011-1024.
- [32] RAICES M, MACINTOSH G C, ULLOA R M, et al. Sucrose increases calcium-dependent protein kinase and phosphatase activities in potato plants[J]. *Cellular & molecular biology*, 2003, 49(6): 959-964.
- [33] RAICES M, ULLOA R M, MACINTOSH G C, et al. *StCDPK1* is expressed in potato stolon tips and is induced by high sucrose concentration [J]. *Journal of experimental botany*, 2003, 54(392): 2589-2591.
- [34] GARGANTINI P R, GIAMMARIA V, GRANDELLIS C, et al. Genomic and functional characterization of StCDPK1[J]. *Plant molecular biology*, 2009, 70: 153-172.
- [35] HASTILESTARI B R, LORENZ J, REID S, et al. Deciphering source and sink responses of potato plants (*Solanum tuberosum* L.) to elevated temperatures[J]. *Plant cell & environment*, 2018, 41(11): 2600-2616.
- [36] RIESMEIER J W, FLÜGGE U I, SCHUL B, et al. Antisense repression of the chloroplast triose phosphate translocator affects carbon partitioning in transgenic potato plants [J]. *PNAS*, 1993, 90(13): 6160-6164.
- [37] HAAKE V, ZRENNER R, SONNEWALD U, et al. A moderate decrease of plastid aldolase activity inhibits photosynthesis, alters the levels of sugars and starch, and inhibits growth of potato plants[J]. *The plant journal*, 1998, 14(2): 147-157.
- [38] ZRENNER R, KRAUSE K P, APEL P, et al. Reduction of the cytosolic fructose-1, 6-bisphosphatase in transgenic potato plants limits photosynthetic sucrose biosynthesis with no impact on plant growth and tuber yield[J]. *The plant journal*, 1996, 9(5): 671-681.
- [39] THORBJØRNSEN T, ASP T, JØRGENSEN K, et al. Starch biosynthesis from triose-phosphate in transgenic potato tubers expressing plastidic fructose-1, 6-bisphosphatase[J]. *Planta*, 2002, 214(4): 616-624.
- [40] WANG F, YE Y, CHEN X, et al. A sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 1 gene from potato, *StSnRK1*, regulates carbohydrate metabolism in transgenic tobacco[J]. *Physiology and molecular biology of plants*, 2017, 23(4): 933-943.
- [41] RUAN Y L. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling[J]. *Annual review of plant biology*, 2014, 65: 33-67.
- [42] OPARKA K J, WRIGHT K M. Influence of cell turgor on sucrose partitioning in potato tuber storage tissues[J]. *Planta*, 1988, 175(4): 520-526.
- [43] CHEN L Q, QU X Q, HOU B H, et al. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport[J]. *Science*, 2012, 335(6065): 207-211.
- [44] KRUGEL U, HE H X, GIER K, et al. The potato sucrose transporter StSUT1 interacts with a DRM-associated protein disulfide isomerase[J]. *Molecular plant*, 2012, 5(1): 43-62.
- [45] BOORER K J, LOO D D, FROMMER W B, et al. Transport mechanism of the cloned potato H⁺/sucrose cotransporter StSUT1[J]. *The journal of biological chemistry*, 1996, 271(41): 25139-25144.
- [46] KUHN C, QUICK W P, SCHULZ A, et al. Companion cell-specific inhibition of the potato sucrose transporter SUT1[J]. *Plant cell and environment*, 2010, 19(10): 1115-1123.
- [47] KUHN C, HAJIREZAEI M R, FERNIE A R, et al. The sucrose transporter StSUT1 localizes to sieve elements in potato tuber phloem and influences tuber physiology and development [J]. *Plant physiology*, 2003, 131(1): 102-113.
- [48] VIOLA R, ROBERTS A G, HAUPT S, et al. Tuberization in potato involves a switch from apoplastic to symplastic phloem unloading[J]. *The plant cell*, 2001, 13(2): 385-398.
- [49] ZRENNER R, SALANOUBAT M, WILLMITZER L, et al. Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *The plant journal*, 1995, 7(1): 97-107.
- [50] BAROJA-FERNANDEZ E, MUNOZ F J, MONTERO M, et al. Enhancing sucrose synthase activity in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers results in increased levels of starch, ADP glucose and UDP glucose and total yield[J]. *Plant and cell physiology*, 2009, 50(9): 1651-1662.
- [51] PURCELL P C, SMITH A M, HALFORD N G. Antisense expression of a sucrose non-fermenting-1-related protein kinase sequence in potato results in decreased expression of sucrose synthase in tubers and loss of sucrose-inducibility of sucrose

- synthase transcripts in leaves[J]. *The plant journal*, 1998, 2: 195-202.
- [52] LIN Y, LIU T, LIU J, et al. Subtle regulation of potato acid invertase activity by a protein complex of invertase, invertase inhibitor, and (SUCROSE NONFERMENTING1-RELATED PROTEIN KINASE) [J]. *Plant physiology*, 2015, 168 (4): 1807-1819.
- [53] MÜLLER-RÖBER B, SONNEWALD U, WILLMITZER L. Inhibition of the ADP-glucose pyrophosphorylase in transgenic potatoes leads to sugar-storing tubers and influences tuber formation and expression of tuber storage protein genes[J]. *The EMBO journal*, 1992, 11(4): 1229-1238.
- [54] TIESSEN A, PRESCHA K, BRANSCHIED A, et al. Evidence that SNF1-related kinase and hexokinase are involved in separate sugar-signalling pathways modulating post-translational redox activation of ADP-glucose pyrophosphorylase in potato tubers[J]. *The plant journal*, 2003, 35(4), 490-500.
- [55] MUNIZ GARCIA 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.
- [56] XU X, VAN LAMMEREN A A, 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.
- [57] MUÑIZ GARCÍA M N, GIAMMARIA V, GRANDELLIS C, et al. Characterization of StABF1, a stress-responsive bZIP transcription factor from *Solanum tuberosum* L. that is phosphorylated by StCDPK2 *in vitro* [J]. *Planta*, 2012, 235(4): 761-778.
- [58] MUÑIZ GARCÍA 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.

Progress on sugar signal regulating potato tuber development

SHAN Jianwei¹, LIU Jun², SUO Haicui¹, WANG Li¹, AN Kang¹,
LIU Jitao¹, JING Shenglin³, LI Chengchen¹, SONG Botao³, LI Xiaobo¹

1. *Crops Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences/Guangdong Provincial Key Laboratory of Crops Genetics and Improvement, Guangzhou 510640, China;*

2. *College of Life Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China;*

3. *College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

Abstract Potato (*Solanum tuberosum* L.) is the world's largest non-cereal food crop and plays an important role in the global economy and food security. Tubers are economic organs and reproductive organs of potato. They store a large amount of starch, and their development process is regulated by sugar signals. Sugar signal regulates potato tuber morphogenesis and sink-source relationship. This article summarizes the progress on plant sugar signal pathway, sugar signal regulating potato tuber morphogenesis, source-sink relation and its cross-talk with photoperiod, plant hormones and other signal pathways. On this basis, the model of sugar signal regulating potato tuber development was proposed to provide a reference for further elucidating the mechanism of sugar signal regulating potato tuber development.

Keywords potato; tuber development; tuber formation; source-sink relation; photoperiod; plant hormone; sugar signal

(责任编辑:张志钰)