

定植早期多效唑处理对甘薯块根发育及其蔗糖代谢的影响

赵 添^{1,3}, 辛曙丽², 黄哲瑞^{1,3}, 刘永华^{1,3*}, 朱国鹏^{1,3*}

1. 海南大学园艺学院/海南省热带园艺作物品质调控重点实验室, 海南海口 570228; 2. 保亭黎族苗族自治县农业服务中心, 海南保亭 572316; 3. 海南大学三亚南繁研究院, 海南三亚 572022

摘 要: 施用多效唑 (PBZ) 可显著提高甘薯块根产量并改善其品质, 同时蔗糖分解酶在甘薯块根发育中发挥着重要的调控作用。但目前尚不清楚 PBZ 调控甘薯块根发育的生理生化机制, 更不清楚蔗糖代谢在其中发挥的具体作用。本研究以海南鲜食甘薯主栽品种高系 14 为材料, 研究栽培早期 (定植后 20~30 d) 喷施 PBZ 对其块根产量、单薯鲜重和单株结薯数, 以及不同发育阶段 (定植后 30、60、90、120 d) 块根中的淀粉和可溶性糖 (葡萄糖、果糖和蔗糖) 含量、蔗糖分解酶活性及其基因家族成员表达水平的影响, 以明确 PBZ 调控甘薯块根发育的蔗糖代谢相关生理生化机制。结果表明: (1) PBZ 可通过提高块根单薯鲜重而不是单株结薯数来增加甘薯产量, 同时还可以增加块根中的可溶性糖含量和淀粉含量, 改善块根品质; 但 PBZ 的增产和改善品质的效果仅发生在处理后的定植早期 (定植后 30~60 d), 在定植后期 (定植后 90~120 d), PBZ 处理对产量和品质无显著影响。(2) PBZ 处理显著增加块根的蔗糖合成酶 (Sus)、细胞壁转化酶 (CWIN) 和细胞质转化酶 (CIN) 活性, 但对液泡转化酶 (VIN) 活性无显著影响。与 CWIN 和 CIN 相比, Sus 活性上升的时间更早、幅度更大, 即 PBZ 处理下 Sus 的活性在定植后 30 d 即显著上升, 而 CWIN 和 CIN 的活性在定植后 60 d 才显著上升; 在其他时期 (特别是定植后期), PBZ 处理对 Sus、CWIN 和 CIN 活性均无显著影响。(3) 对 Sus、CWIN 和 CIN 基因表达量的测定表明, 在块根中表达的 5 个 Sus 基因 (*IbSus2*、*IbSus5~7* 和 *IbSus9*) 的表达量在块根发育早期 (定植后 30 d) 均受到 PBZ 的显著诱导。此外, 在块根中表达的 7 个 CIN 基因中有 3 个 CIN 基因 (*IbCIN3*、*IbCIN7* 和 *IbCIN8*)、在块根中表达的 3 个 CWIN 基因中有 2 个 (*IbCWIN2* 和 *IbCWIN4*) 基因的表达水平在定植后 60 d 受到显著诱导。但在其他时期 (特别是定植后期), PBZ 处理对相关基因家族成员表达水平均无显著影响。结合前人的研究结果, 推测 PBZ 处理下 Sus 表达和活性增加的时间更早、幅度更大, 可以促进淀粉的快速积累和块根的快速膨大, 而随后 CWIN 和 CIN 表达和活性的上升则可增加块根中的可溶性糖含量, 改善甘薯品质, 同时为淀粉的合成和块根的膨大提供一定的能量供应。本研究还鉴定出上述 3 种蔗糖分解酶基因家族中受 PBZ 诱导表达的特定成员。PBZ 对甘薯块根产量、品质、蔗糖分解酶活性及其基因表达水平的影响主要发生在 PBZ 处理后的短时期内, 随着时间的延长, PBZ 对上述指标的影响逐渐消失。因此, 生产上为了提高甘薯产量, 有必要在全生育期进行 PBZ 处理。上述研究结果可为下一步通过品种选育和栽培措施等手段实现优质、高产甘薯生产提供理论依据。

关键词: 甘薯; 多效唑; 蔗糖代谢; 蔗糖分解酶; 块根发育

中图分类号: S531 文献标志码: A

Effects of Paclobutrazol Treatment in Early Stage of Planting on the Development and Sucrose Metabolism of Storage Root in Sweet Potato

ZHAO Tian^{1,3}, XIN Shuli², HUANG Zherui^{1,3}, LIU Yonghua^{1,3*}, ZHU Guopeng^{1,3*}

1. College of Horticulture, Hainan University / Hainan Key Laboratory for Quality Regulation of Tropical Horticultural Plants, Haikou, Hainan 570228, China; 2. Baoting Agricultural Service Center, Baoting, Hainan 572316, China; 3. Sanya Nanfan Research Institute, Hainan University, Sanya, Hainan 572022, China

收稿日期 2022-11-28; 修回日期 2022-12-09

基金项目 海南省基础与应用基础研究计划 (自然科学领域) 高层次人才项目 (No. 2019RC146); 海南省自然科学基金项目 (No. 320RC476); 国家自然科学基金项目 (No. 32260440)。

作者简介 赵 添 (1998—), 男, 硕士研究生, 研究方向: 甘薯栽培技术和品质。*通信作者 (Corresponding author): 刘永华 (LIU Yonghua), E-mail: yong-hua.liu@hainanu.edu.cn; 朱国鹏 (ZHU Guopeng), E-mail: zhuguopeng@hainanu.edu.cn。

Abstract: The yield and quality of sweetpotato root tubers can be significantly improved by applying paclobutrazol (PBZ), and sucrose-degrading enzymes play important roles in the development of storage roots of sweetpotato. However, the physiological and biochemical mechanisms underlying PBZ-regulated storage root development is still unclear, and especially it remains to be investigated whether sucrose metabolism is involved in the PBZ-regulated development of storage roots. In this paper, sweetpotato cultivar Kokei 14 was used, a predominant cultivar planting in Hainan. After applying PBZ treatment in the early stage of cultivation (20–30 d after planting, dap), the following phenotypic parameters were investigated at 120 dap including the fresh weight of storage root per plant, fresh weight per storage root and storage root number per plant. To elucidate the physiological and biochemical mechanisms relevant to sucrose metabolism underlying PBZ-regulated storage root development, the following physiological and molecular parameters were also examined in storage roots at different development stages (30, 60, 90 and 120 dap) including the content of starch and soluble sugars (glucose, fructose and sucrose), the activities of sucrose-degrading enzymes and expression levels of the gene families. PBZ increased the yield of sweetpotato by increasing the fresh weight per storage root, but without affecting storage root number per plant. PBZ increased the content of soluble sugar and starch in storage root. However, the effect of PBZ on the yield and quality of storage roots only occurred in the early stage (30–60 d after planting) after treatment, and in the late stage (90–120 d), PBZ treatment had no significant effect on yield and quality. PBZ treatment significantly increased the activities of sucrose synthase (Sus), cell wall invertase (CWIN) and cytoplasmic invertase (CIN). However, PBZ had no significant effects on vacuolar invertase (VIN). As compared to CWIN and CIN, Sus activity was induced by PBZ treatment much earlier and more dramatic. Sus activity was significantly induced at 30 dap, whereas the activity of CWIN and CIN were significantly induced at late stage i.e. 60 dap. In other periods (especially 90–120 d), PBZ treatment had no significant effect on the activities of Sus, CWIN and CIN. The determination of the expression level of Sus, CWIN and CIN genes showed that *IbSus2*, *IbSus5–7* and *IbSus9* highly expressed in storage tuber were all significantly induced by PBZ at 30 dap. *IbCIN3*, *IbCIN7* and *IbCIN8* expressed in storage roots, and *IbCWIN2* and *IbCWIN4* expressed in storage roots were significantly induced by PBZ at 60 dap. However, in other periods (especially 90–120 d), PBZ treatment had no significant effect on the expression level of the relevant genes. It is speculated that the increase of Sus expression and activity under PBZ treatment is earlier and more dramatic, which can promote the rapid and biosynthesis and accumulation of starch and the rapid expansion of storage roots, while the subsequent increase of CWIN and CIN expression and activity can increase the content of soluble sugar in root tubers thus improving the quality of storage roots, and can also provide energy supply for starch biosynthesis and storage root expansion. The specific members of Sus, CWIN and CIN genes induced by PBZ had also been identified. Notably, the effects of PBZ on the yield and quality of storage roots, and activities and gene expression levels of sucrose-degrading enzymes in storage roots mainly occurred in the short period after PBZ treatment. With the extension of time, the effects of PBZ on the above indicators gradually disappeared. Therefore, in order to improve the yield of sweetpotato in production, it is necessary to conduct PBZ treatment throughout the entire growth period of sweetpotato. The above results can provide a theoretical basis for achieving high-quality and high-yield sweetpotato production by variety breeding or cultivation measures.

Keywords: sweetpotato; paclobutrazol; sucrose metabolism; sucrose-degrading enzyme; storage root development

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.04.013

甘薯 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] 属旋花科一年生或多年生草本植物, 其块根富含淀粉、可溶性糖、膳食纤维、蛋白质、维生素、矿物质以及多酚、多糖、花青素等活性成分, 是我国重要的粮食、经济、工业原料作物^[1-2]。据联合国粮农组织 (FAO) 最新数据显示, 2020 年我国甘薯种植面积为 225 万 hm^2 , 约占全世界种植面积的 30.27%, 总产量为 4920 万 t, 约占全世界总产量的 54.97%, 稳居世界首位^[3]。虽然我国甘薯种植面积和总产量极大, 但平均单产较前 20 年的数据

相比, 并未进一步提升, 一直徘徊在 22 t/hm^2 左右, 和发达国家相比仍有一定差距^[3]。同时, 甘薯品质相较发达国家也有待提升, 特别是我国甘薯的淀粉和干物质含量均相对较低^[4]。

多效唑 (paclobutrazol, PBZ) 作为具有生长调节作用的三氮唑类化合物之一, 在农业上广泛应用^[5]。对块根/块茎类作物施加 PBZ, 可抑制茎叶的生长, 增加其根冠比, 促进光合同化产物向作物产品器官的分配, 从而增加产量, 如火葱的鳞茎^[6]、马铃薯的块茎^[7-8]、胡萝卜的直根等^[9]。

此外, PBZ 还可促进叶绿体分化, 促进叶绿素的生物合成, 防止叶绿素降解, 从而提高光合速率, 达到增产的效果^[10-11]。甘薯生产上常发生因茎叶徒长而导致产量下降的现象, 而喷施 PBZ 也可有效抑制茎叶徒长, 从而增加块根产量^[11-12]。除了增加产量外, 施用 PBZ 还可以提高甘薯块根的品质。如 PBZ 处理可将甘薯块根的淀粉含量提高 42%^[13]; 此外, PBZ 处理还会提高块根中的蛋白质含量和淀粉的崩解值, 有利于改善甘薯的食味^[11]。

甘薯产量的形成主要受到单株结薯数和单薯重的影响。研究表明, PBZ 处理可显著提高单薯重和结薯数 2 种指标中的一种或 2 种来增加甘薯产量。例如, 在正常栽培条件下, 封垄期进行 PBZ 处理可通过增加单薯重来提高甘薯品种北京 553 块根产量, 但对单株结薯数无显著影响^[13]。同样在品种北京 553 上, 封垄期(定植后 46 d)的高浓度 PBZ 处理虽然显著提高了甘薯结薯数, 但却导致单薯重出现轻微下降^[14]。此外, 定植后 50 d 的 PBZ 处理不但提高济薯 25 的单薯重, 而且还显著增加其结薯数^[15]。目前有关 PBZ 提升块根/块茎类作物产量和品质的研究主要集中在马铃薯上, 对甘薯的研究相对较少, 尚不清楚 PBZ 影响单薯重、结薯数以及淀粉含量的生理生化机制。

植物光合产生的蔗糖不仅是合成淀粉的原料, 其分解产生的己糖还可作为糖信号调控各种新陈代谢过程和植物器官(包括块根/块茎)的生长发育^[16]。在蔗糖代谢过程中, 蔗糖分解酶扮演着重要角色, 当蔗糖从叶片运输到库器官(如种子、果实和块根/块茎)后, 首先被蔗糖分解酶分解为己糖或己糖衍生物, 然后再用于淀粉的合成和其他各种生物代谢过程^[16]。在植物体内蔗糖分解酶共有两大类, 分别为蔗糖合成酶(sucrose synthase, Sus)和转化酶(invertase, INV)。根据 INV 的亚细胞定位, 可将转化酶分为细胞壁转化酶(cell wall invertase, CWIN)、液泡转化酶(vacuolar invertase, VIN)和细胞质转化酶(cytoplasmic invertase, CIN)^[17]。

蔗糖分解酶在植物块根/块茎的发育中发挥着不可或缺的重要作用。例如, 利用反义 RNA 技术分别下调胡萝卜中 CWIN、VIN、Sus 基因的表达均会导致胡萝卜肉质根的生长发育受到显著抑制^[18-19]。在马铃薯中下调 Sus 基因表达则导致块茎数量减少, 同时淀粉含量也下降^[20-21]。因此, 推测蔗糖代谢在甘薯产量和品质形成中也发挥着重要

的调控作用, 而 PBZ 可能通过调控蔗糖分解酶的活性来影响甘薯块根的生长发育和产量形成。

本研究以海南鲜食甘薯主栽品种高系 14 为实验材料, 在定植早期(定植后 20~30 d)对其进行 PBZ 处理后测定块根产量、单薯鲜重、单株结薯数等指标, 以明确 PBZ 处理对甘薯产量的影响。其次, 测定 PBZ 处理对不同发育阶段(定植后 30、60、90、120 d)块根中可溶性糖和淀粉含量、4 种蔗糖分解酶活性的影响, 同时测定 PBZ 处理对蔗糖分解酶基因家族成员表达水平的影响。上述研究可初步阐明 PBZ 调控甘薯块根发育的蔗糖代谢相关生理生化机制并确定其中的关键蔗糖分解酶基因, 为甘薯高产、稳产甘薯新品种的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究于 2022 年 1—4 月在海南大学实验基地大棚内进行, 试验材料选取海南甘薯主要栽培品种高系 14。在大棚内采用盆栽种植的方式, 根据甘薯每个采样阶段设置处理组与对照组, 处理组在甘薯定植后 20 d 和 30 d, 采用 100 mg/L 的 PBZ 进行叶面喷施处理, 每个阶段每组设置 4 个生物学重复。定植前将土壤与有机肥按 3:1 混匀, 再按每盆 0.8 g 的量加入史丹利复合肥(N:P:K=15:15:15)混匀后, 分装至每个直径约 30 cm 的花盆。定植时打孔深度约 15 cm, 用 75% 的酒精消毒后的剪刀剪取约 20 cm 长, 顶端含有茎尖的甘薯茎段进行盆栽扦插, 茎段切口为平切口。取样时期为定植后 30、60、90、120 d, 对甘薯块根进行取样。每个样品的取样重量为 0.2 g, 于液氮中速冻后置于-80℃超低温冰箱中保存备用。

1.2 方法

参照 LUNN 等^[22]的酶学方法测定甘薯块根中葡萄糖、果糖及蔗糖含量; 参照 SMITH 等^[23]的酶学方法测定甘薯块根中的淀粉含量; 采用分光光度计法, 具体参照 TOMLINSON 等^[24]的方法测定甘薯块根中转化酶和蔗糖合成酶活性。

根据试剂盒的方法, 使用总 RNA 提取试剂盒[康为世纪 OmniPlant RNA Kit (Dnase I) 全能型植物 RNA 提取试剂盒]从处理组与对照组 4 个生长阶段的块根中提取总 RNA, 接着使用超微量分光光度计测定总 RNA 的浓度与质量, 并通过凝胶电泳检查总 RNA 的完整性; 然后采用高质量的总

RNA 作为模板,使用诺唯赞 HiScript III 1st Strand cDNA Synthesis Kit 逆转录试剂盒合成 cDNA; 最后使用前人已发表以及近期本课题组筛选和设计的 20 个关键蔗糖分解酶基因和 5 个 *SWEET* 基因的特异引物用于 qRT-PCR 测定(表 1),使用诺唯赞 ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 试剂

盒,在德国耶拿 qTOWER3G 定量 PCR 仪上进行基因表达水平的测定。qRT-PCR 反应程序如下: 95 ℃ 预变性 5 min;95 ℃ 变性 5 s,60 ℃ 退火 30 s, 72 ℃ 延伸 30 s, 40 个循环。采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法对 qRT-PCR 的测定结果进行计算,以甘薯块根内 *ACTIN* 基因为内参基因。

表 1 蔗糖分解酶基因序列信息和 qRT-PCR 测定所用引物信息
Tab. 1 Sequence information of sucrose-degrading enzymes genes and primer information for qRT-PCR

基因名称 Gene name	登录号 Accession No.	正向引物 (5'-3') Forward primer (5'-3')	反向引物 (5'-3') Reverse primer (5'-3')	扩增产物 Amplicon product/bp
<i>IbCWIN1</i>	g25102.t1	TACCCGAAGGACTACAACGACC	AACATTCTCCCAATAACCGAA	264
<i>IbCWIN2</i>	g55209.t1	TTTCTATCCCGTTTCTGCTGG	GGTCGTACGTTCCGATTGTGT	131
<i>IbCWIN4</i>	g60985.t1	ATGGCTGTTGGTCGGGTCTCT	TCTCCTGGGCTGGACTCATC	183
<i>IbCIN3</i>	g8522.t1	GGAGAATCGTGACTGGCTGTG	CTTCCGAGTTTCCCGTCATAG	199
<i>IbCIN4</i>	g13714.t1	ACTGAGTGAAATGTCCGTTGG	GAGTTGCGGGTGGAAGAAA	108
<i>IbCIN7</i>	g23246.t1	TCTCTGAATAGGGAGGAGGGGA	CCAAGTGGGCTGTCACAATACC	140
<i>IbCIN8</i>	g25759.t1	GAATGGATGCCGAATAAAGGA	CCGTGGCAAGACTGCTGACTA	115
<i>IbCIN9</i>	g34021.t1	CGTCCTTAGCAACTCCTGAAC	CACCCTGTTACAATACGCCAC	139
<i>IbCIN10</i>	g41626.t1	CTCACATGGATTTTCGGTTTTTC	CCAGTTATTATTCGCCAGTCTTC	187
<i>IbCIN11</i>	g41717.t1	AGCACGACGAAGAAAGTAGGG	TCGAGTTGGCATGAAATCAAA	215
<i>IbSus2</i>	g5497.t1	CATACCTCTTTACCTTGCCAG	TCAGTGTACCGATGTGCTCATC	208
<i>IbSus5</i>	g31210.t1	TTATCATCACCAGCACTTCCA	GTCAGCCTCTTCTCCTTCTCAG	202
<i>IbSus6</i>	g55056.t1	ATGTTGTCATTCTTCCCCCCC	CGCTTAATCATCTCACGCTCC	127
<i>IbSus7</i>	g55074.t1	GTTACCAATAACAAGGGCAAG	GGGTTGGAGGGTCGTTAGATA	111
<i>IbSus9</i>	g60893.t1	ATAGCCTCCGTGAGCGTCTT	ATCCCCGAGTTTTTCCTTGT	164

注: 登录号源自甘薯基因组网站 <https://ipomoea-genome.org/>。
Note: Accession No. comes from the genome database of sweetpotato: <https://ipomoea-genome.org/>.

1.3 数据处理

利用 Excel 2020 软件作图,使用 SPSS 26.0 软件的 *t*-test 功能进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 PBZ 对甘薯地上部生物量和块根产量的影响

叶面喷施 PBZ 导致高系 14 的地上部(茎叶)鲜重呈现出低于对照的趋势,特别是在定植后 60 d 时,PBZ 处理显著降低了高系 14 的地上部鲜重(图 1A)。在地下部薯块鲜重方面,PBZ 处理的单株薯块鲜重在定植后 30、60 d 大于对照组,并在定植后 60 d 单株薯块鲜重显著大于对照,但 PBZ 处理并没有提高定植后 90、120 d 的薯块鲜重(图 1B)。上述数据表明,定植早期的 PBZ 处理(定植后 20、30 d 喷施)会在短时间内(定植后 60 d)抑制甘薯地上部生长,提高甘薯地下部薯块的产

量,但随着时间的延长,PBZ 的效果逐渐消失。

为进一步分析 PBZ 处理导致薯块产量增加的具体原因,对单薯鲜重和单株结薯数进行测定。结果表明,PBZ 处理显著提高定植后 60 d 的单薯鲜重,但在其他 3 个时期,PBZ 处理和对照之间均无显著差异(图 1C)。此外,PBZ 处理对单株结薯数无显著影响(图 1D)。上述数据表明,PBZ 处理对甘薯块根的增产效果主要是通过增加单薯鲜重来实现。

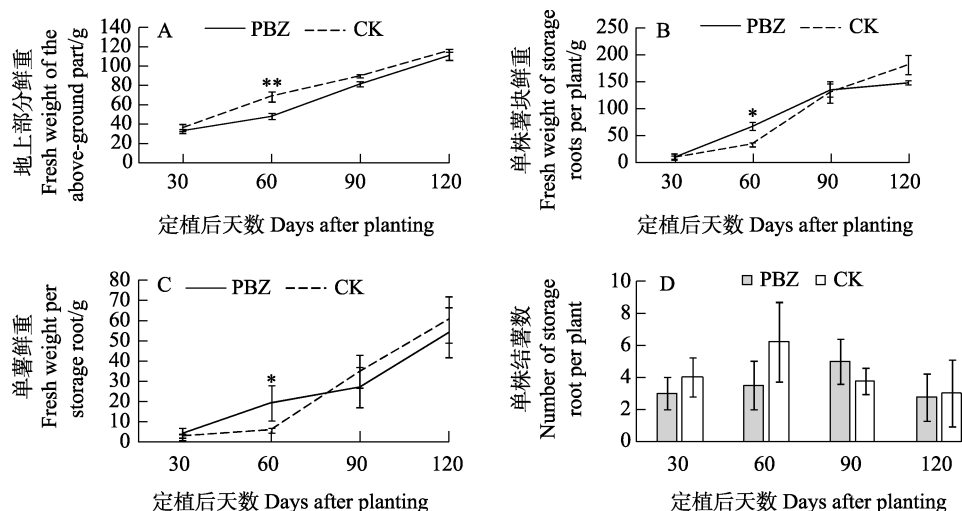
2.2 PBZ 对甘薯块根中可溶性糖与淀粉含量的影响

为进一步研究 PBZ 处理对甘薯品质的影响,对定植后 30、60、90、120 d 甘薯块根中可溶性糖(葡萄糖、果糖、蔗糖)和淀粉含量的动态变化进行测定。结果表明,PBZ 处理可提高块根中的葡萄糖和果糖含量(图 2A、图 2B),特别是 PBZ 处理组的葡萄糖含量在定植后 60 d 显著高于

对照组, 在定植后 90 d 极显著高于对照组; 此外, PBZ 处理组的果糖含量在定植后 60 d 极显著高于对照组。PBZ 处理块根中蔗糖含量在定植后 30 d 显著高于对照, 而在其他 3 个时期则均无显著差异 (图 2C)。

对淀粉含量的测定表明, 块根中的淀粉含量在定植后 30~60 d 均迅速增加, 在发育后期 (定

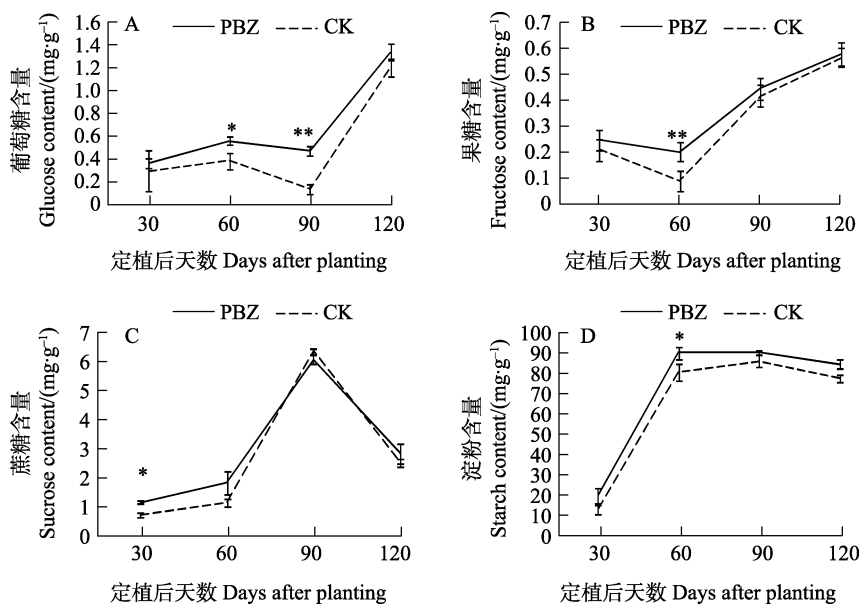
植后 90~120 d) 淀粉含量呈现略微下降趋势 (图 2D)。与可溶性糖含量类似, PBZ 处理块根中淀粉含量在 4 个时期均高于对照组块根, 并且在定植后 60 d 显著高于对照组。总体来看, PBZ 处理可在短时间内 (定植后 30~60 d) 显著提高块根中的可溶性糖和淀粉含量, 但随着时间的延长, PBZ 处理的效应逐渐消失。



*表示 PBZ 处理和对照之间差异显著 ($P < 0.05$), **表示 PBZ 处理和对照之间差异极显著 ($P < 0.01$)。
* indicate significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.05$), ** indicate extremely significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.01$).

图 1 PBZ 处理植株和对照植株表型差异

Fig. 1 Phenotypic differences between paclobutrazol-treated plants and control plants



*表示 PBZ 处理和对照之间差异显著 ($P < 0.05$), **表示 PBZ 处理和对照之间差异极显著 ($P < 0.01$)。
* indicate significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.05$), ** indicate extremely significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.01$).

图 2 PBZ 处理组和对照组块根中可溶性糖和淀粉含量动态变化

Fig. 2 Dynamic changes of soluble sugar and starch content in storage roots of paclobutrazol treatment group and control group

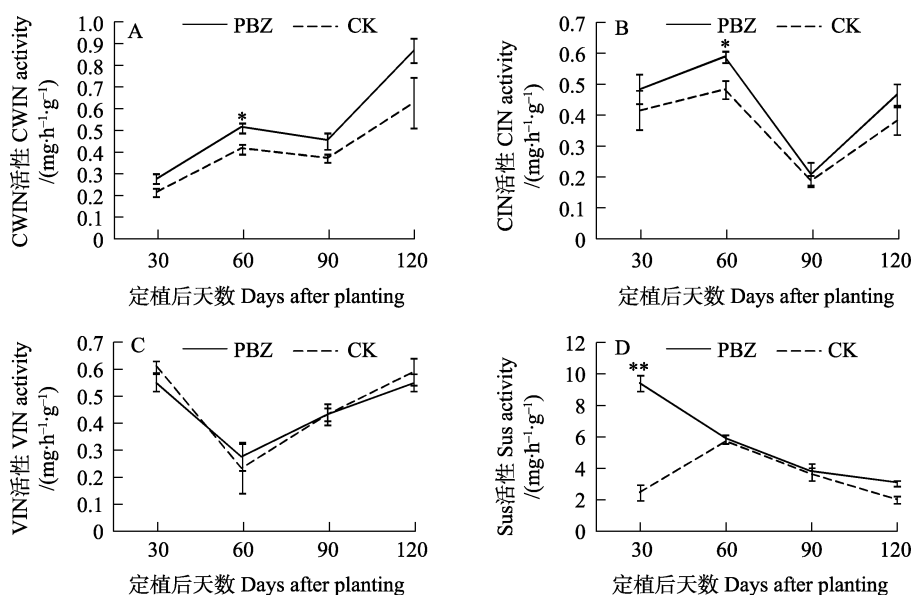
2.3 PBZ 对甘薯块根中蔗糖分解酶活性的影响

可溶性糖含量测定表明, 与对照相比, PBZ 处理提高了块根中的可溶性糖和淀粉含量, 且在处理后的短时期内表现为显著增加, 推测这可能是由于 PBZ 处理对蔗糖分解酶活性的影响而导致的。对甘薯块根中蔗糖合成酶和 3 种蔗糖转化酶活性的测定表明, 块根中 Sus 的活性要远高于 3 种转化酶中的任何一种, 且 PBZ 确实影响了蔗糖分解酶的活性 (图 3)。具体来看, PBZ 处理导致块根中的 CWIN 活性上升, 特别是在定植后 60 d, PBZ 处理块根中的 CWIN 活性显著高于对照组块根; 而在其他 3 个时期, 处理组的 CWIN 活性虽然高于对照组, 但差异不显著 (图 3A)。PBZ 处理组的 CIN 活性总体呈现出高于对照组的趋势, 且在定植后 60 d 显著高于对照组, 在其余 3 个时期无显著差异 (图 3B)。

此外, 与 CWIN 和 CIN 不同, PBZ 处理组对 VIN 活性的影响无明显规律, 且 PBZ 处理组和对照组的 VIN 活性在 4 个时期均无显著差异 (图 3C)。PBZ 处理组的 Sus 活性在 4 个时期均高于对照组 (图 3D), 且在定植后 30 d 极显著高

于对照组; 而在其余 3 个时期, 处理组和对照组之间均无显著差异。综上所述, PBZ 处理总体上呈现出提高块根中 CWIN、CIN 和 Sus 活性的作用, 特别是在处理后的短时间内 (定植后 30~60 d) 可显著提高 CWIN、CIN 和 Sus 的活性; 但是, PBZ 处理在 4 个时期内对 VIN 活性均无显著影响。

在受到 PBZ 诱导的 3 种蔗糖分解酶中, Sus 受到 PBZ 诱导的时间 (定植后 30 d) 要早于 CWIN 和 CIN 活性受到诱导的时间 (定植后 60 d), 而且 Sus 活性受 PBZ 诱导的幅度要远高于 CWIN 和 CIN 活性受诱导的幅度。此外, PBZ 处理组和对照组的 3 种转化酶活性在 4 个时期的动态变化趋势一致, 即 PBZ 处理并未对 3 种转化酶活性随块根发育的动态变化规律产生影响。然而, PBZ 处理对 Sus 活性随块根发育的动态变化规律产生了显著的影响, 对照组的 Sus 活性呈先上升后下降的趋势 (图 3D), 而 PBZ 处理组的 Sus 活性始终呈现不断下降的趋势。上述 Sus 与 CWIN/CIN 之间的差异表明 Sus 可能在 PBZ 调控甘薯块根发育中发挥着更为重要的作用。



*表示 PBZ 处理和对照之间差异显著 ($P < 0.05$), **表示 PBZ 处理和对照之间差异极显著 ($P < 0.01$)。

* indicate significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.05$), ** indicate extremely significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.01$).

图 3 PBZ 处理组和对照组块根中蔗糖分解酶活性动态变化

Fig. 3 Dynamic changes in activities of sucrose-degrading enzymes in storage roots of paclobutrazol-treated group and control group

2.4 PBZ 处理对蔗糖分解酶基因家族成员表达的影响

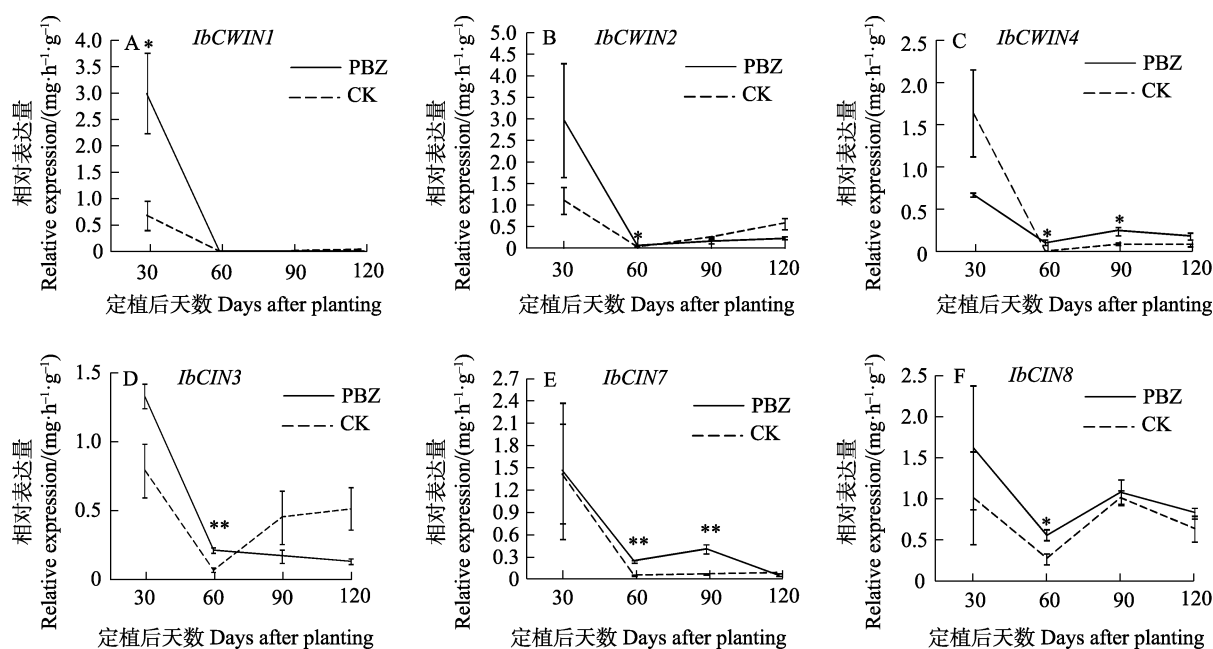
上述蔗糖分解酶活性的测定表明, PBZ 处理

可通过提高块根中蔗糖分解酶 (CWIN、CIN 和 Sus) 的活性来增加块根中的可溶性糖和淀粉含量, 因为高活性的蔗糖分解酶可增加块根的库强,

加快蔗糖由光合叶片向块根的转运并合成淀粉进行储藏。近期张文杰^[25]从甘薯基因组中共鉴定出 12 个 CIN 基因和 9 个 Sus 基因, 其中 7 个 CIN 基因 (*IbCIN3*、*IbCIN4* 和 *IbCIN7~11*) 和 5 个 Sus 基因 (*IbSus2*、*IbSus5~7* 和 *IbSus9*) 在块根中高表达。此外, 我们从甘薯基因组进一步鉴定出 4 个 CWIN 基因 (表 1)。利用已发表的 CIN 和 Sus 的引物以及自己设计 CWIN 引物, 我们研究了 PBZ 处理对上述在块根中高表达的 CIN、Sus 和 CWIN 基因家族成员表达水平的影响, 以明确 PBZ 是通过调控哪些特定基因家族成员来实现对甘薯块根中糖分和淀粉含量的控制, 从而最终影响到块根的膨大和发育。

测定结果表明, 在 4 个 CWIN 基因中, 只有 3 个 CWIN 基因 (*IbCWIN1*、*IbCWIN2* 和

IbCWIN4) 在块根中有表达 (图 4A~图 4C)。块根中这 3 个 CWIN 基因的表达量均是在块根发育早期 (定植后 30 d) 最高, 随着块根的发育 (60~120 d) 快速下降 (图 4A~图 4C)。PBZ 处理显著提高 *IbCWIN1* 在 30 d 的表达量 (图 4A)。此外, PBZ 处理还显著提高 *IbCWIN2* 在 60 d 以及 *IbCWIN4* 在 60 d 和 90 d 的表达量 (图 4B、图 4C)。7 个在块根高表达的 CIN 基因中, PBZ 处理只对其中 3 个 CIN 基因 (*IbCIN3*、*IbCIN7* 和 *IbCIN8*) 表达量产生了显著影响 (图 4D~图 4F), 对其他 4 个 CIN 基因并无显著影响。具体来看, PBZ 显著提高了 *IbCIN3*、*IbCIN7* 和 *IbCIN8* 在定植后 60 d 的表达量 (图 4D~图 4F)。此外, PBZ 还显著提高了 *IbCIN7* 在 90 d 的表达量 (图 4E)。



*表示 PBZ 处理和对照之间差异显著 ($P<0.05$), **表示 PBZ 处理和对照之间差异极显著 ($P<0.01$)。

* indicate significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P<0.05$), ** indicate extremely significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P<0.01$).

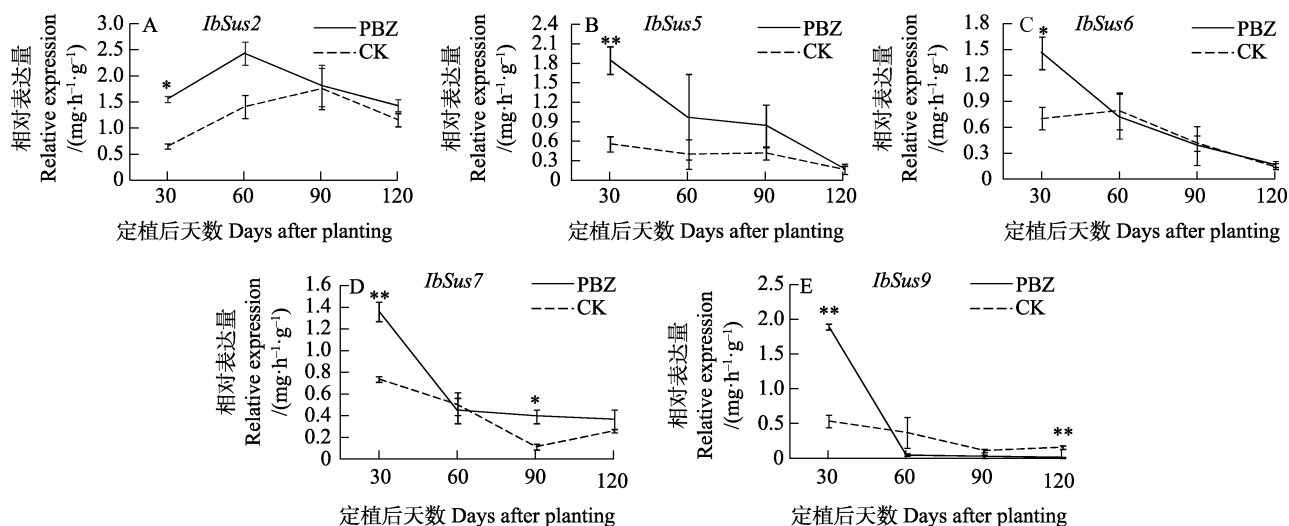
图 4 PBZ 处理组和对照组在 CWIN 和 CIN 基因表达水平差异

Fig. 4 Differences in expression levels of CWIN and CIN genes in storage roots between paclobutrazol treated group and control group

与 CWIN 和 CIN 类似, 在块根中高表达的 5 个 Sus 基因的表达也均受到 PBZ 处理的诱导。特别是在定植后 30 d, *IbSus2*、*IbSus5~7* 和 *IbSus9* 的表达水平表现为 PBZ 处理组显著高于对照组, 其中 *IbSus5*、*IbSus7*、*IbSus9* 表现为极显著差异 (图 5A~图 5E)。此外, *IbSus7* 的表达在定植后 90 d 也受到 PBZ 的显著诱导 (图 5D)。

3 讨论

前人的研究表明, PBZ 处理效果存在着不确定性, 其可通过提高单薯重和结薯数 2 种指标中的任何一种或同时提高 2 种指标来增加甘薯产量^[13-15]。这种不确定性可能和 PBZ 处理的时间有关, 目前已有的研究大多数 PBZ 处理时间发生在植株封垄以后, 大约在定植后 50 d 左右^[13-15]。此时, 甘薯根



*表示 PBZ 处理和对照之间差异显著 ($P < 0.05$), **表示 PBZ 处理和对照之间差异极显著 ($P < 0.01$)。
* indicate significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.05$), ** indicate extremely significant difference between paclobutrazol treatment and control ($P < 0.01$).

图5 PBZ 处理组和对照组块根在蔗糖合成酶 (Sus) 基因表达水平差异

Fig. 5 Differences in expression levels of Sus genes in storage roots between paclobutrazol treated group and control group

系类型较多, 除去不定根 (adventitious roots) 外, 还有纤维根 (fibrous roots)、柴根 (pencil roots) 和已膨大的块根 (storage roots) [26-27], 这可能导致不同品种和不同实验条件下植株的各种类型根系的比例不同, 从而成为造成 PBZ 处理效果不稳定的重要原因。为了获得相对稳定的处理效果, 将 PBZ 处理的时间提前到栽培早期 (定植后 20 d)。研究表明, 定植后 30 d 左右是甘薯块根形成的最初时期和关键时期 [26-27]。因此, 在定植后 20 d 时, 甘薯根系的类型较少, 只有不定根和纤维根 2 种类型, 此时进行处理可以确保 PBZ 效果的稳定性。

本研究测定结果表明, 定植后 20 d 和 30 d 时的 PBZ 处理显著抑制了定植后 60 d 的地上部鲜重, 同时提高了定植后 60 d 的单株薯块鲜重, 表明 PBZ 处理可抑制茎叶的生长而促进块根的生长, 这和前人的研究结果相似 [11-12]。进一步测定表明, PBZ 处理显著增加了 60 d 的单薯鲜重, 但对定植后 60 d 的单株结薯数无显著影响。这表明定植早期的 PBZ 处理是通过提高单薯鲜重来增加产量。PBZ 处理仅仅显著影响了定植后 60 d 的地上部鲜重、单株薯块鲜重和单薯鲜重, 对其他 3 个时期均无显著影响。这可能是由于 PBZ 处理初期 (定植后 30 d) PBZ 对块根的影响还没有开始显现, 而处理后期 (定植后 90~120 d) PBZ 的增产效应又逐渐消失, 只有在处理中期 (定植后 60 d) 时的效果最为明显。

对块根中可溶性糖和淀粉含量的测定表明, PBZ 处理总体呈现出提高块根中可溶性糖和淀粉含量的趋势。PBZ 处理显著增加了块根中在定植后 30 d 的蔗糖含量, 显著增加了定植后 60 d 的葡萄糖、果糖和淀粉含量, 此外, 定植后 90 d 的葡萄糖含量也受到 PBZ 处理的提高。因此, 蔗糖含量最先受到 PBZ 处理的诱导, 其他 3 种糖分含量随后出现显著上升。但是, PBZ 处理对淀粉和可溶性糖含量的影响主要发生在处理后的短时期内 (特别是定植后 60 d), 在定植后期 (定植后 90~120 d) PBZ 的处理效果消失。

块根中糖含量的上升可能由 2 个方面原因造成: 一方面是因为地上部茎叶生长受到抑制, 从而促进叶片中积累的高浓度蔗糖向块根运输; 另一方面是由于块根中分解利用蔗糖的活性增强即“库强”增加, 这会导致块根中的蔗糖浓度下降, 进一步促进蔗糖由叶片向块根沿浓度梯度的运输。通过对地上部鲜重的测定已经证明了前一种因素的作用, 对蔗糖分解酶活性的测定证明第二种因素也发挥一定的作用, 即 PBZ 处理显著诱导了块根中的蔗糖分解酶活性。已有的研究表明, CIN 和 Sus 是调控甘薯块根早期发育的关键蔗糖分解酶 [25], 而 PBZ 处理对这 2 种酶活性都产生了显著的诱导作用。此外, CWIN 的活性也受到 PBZ 诱导。

Sus 受到 PBZ 诱导的时间 (定植后 30 d) 要早于 CWIN 和 CIN 活性受到诱导的时间 (定植后

60 d), 且 *Sus* 活性受 PBZ 诱导的幅度要远高于 *CWIN* 和 *CIN* 活性受诱导的幅度。*Sus* 与 *CWIN*/*IN* 在这 2 个方面的差异表明 *Sus* 可能在 PBZ 调控甘薯块根发育中发挥着更为重要的作用。研究表明, *INV* 和 *Sus* 分别在植物器官发育的不同时期发挥着不同的功能。通常 *INV* 活性在器官发育早期较高, 主要和细胞分裂和器官的形成相关, 而 *Sus* 活性在器官发育后期较高, 主要和淀粉、纤维素的合成以及细胞和器官的膨大相关^[28-31]。因此, *INV* 对植物生长发育的影响要大于 *Sus*, 前者可以影响库器官的数量, 而后者则主要影响库器官的大小。例如, *VIN* 在棉花上的突变导致产生完全无纤维的棉花种子^[30], 而 *Sus* 突变则主要抑制棉花种子上纤维的伸长生长而对纤维数量影响不大^[31]。在胡萝卜上, *VIN* 和 *CWIN* 的突变导致肉质根的膨大完全受到抑制, 而 *Sus* 的突变只是导致肉质根变小, 并不影响其数量^[18-19]。本研究结果表明, PBZ 处理改变了 *Sus* 活性随块根发育的动态变化规律, 且 PBZ 处理导致块根 *Sus* 活性在定植后 30 d 极显著上升, 增加幅度高达 500%, 这极大地促进块根中淀粉的积累和块根的膨大。虽然 PBZ 在定植后 60 d 的 *CWIN* 和 *CIN* 活性也显著上升, 但上升幅度相对较小, 最终表现为 *Sus* 活性远高于 *CWIN* 和 *CIN* 活性的总和。因此, 推测较早受到 PBZ 诱导且活性较高的 *Sus* 可能会导致块根中的蔗糖主要被 *Sus* 分解, 从而用于淀粉的合成和块根的膨大, 这会导致经过 *CWIN* 和 *CIN* 分解的蔗糖的量不足, 最终抑制新块根的形成。

虽然 *CWIN* 和 *CIN* 没有对结薯数产生影响, 但其可能对甘薯的品质产生一定的影响。和 *INV* 分解蔗糖产生葡萄糖和果糖不同, *Sus* 分解蔗糖产生的是 UDP-葡萄糖和果糖, 但不产生游离的葡萄糖。因此, PBZ 处理下块根中游离葡萄糖含量的升高很可能是由于 *CWIN* 和 *CIN* 活性上升导致。此外, *CWIN* 和 *CIN* 产生的葡萄糖和果糖还可以通过呼吸途径为淀粉的合成和块根的生长提供能量供应。因此, PBZ 处理下, *Sus*、*CWIN* 和 *CIN* 三者共同作用的最终结果为 PBZ 处理显著增加了单薯鲜重和块根中的可溶性糖和淀粉含量, 但对单株薯块数量无显著影响。

甘薯基因组中共有 9 个 *Sus* 基因, 其中 5 个 *Sus* 基因 (*IbSus2*、*IbSus5-7* 和 *IbSus9*) 在块根中高表达^[25]。这 5 个 *Sus* 基因的表达量在定植后 30 d 均受到 PBZ 处理的诱导, 其中 *IbSus5*、*IbSus7*、

IbSus9 表现为极显著差异, 而 *IbSus2* 和 *IbSus6* 受到显著诱导。这可以很好地解释定植后 30 d 甘薯块根中 *Sus* 活性受到 PBZ 诱导的现象。

此外, 甘薯基因组中共鉴定出 12 个 *CIN* 基因, 其中 7 个 *CIN* 基因 (*IbCIN3*、*IbCIN4* 和 *IbCIN7-11*) 在块根中高表达^[25]。这 7 个 *CIN* 基因中, PBZ 处理只对其中 3 个 *CIN* 基因 (*IbCIN3*、*IbCIN7* 和 *IbCIN8*) 表达产生诱导作用, 且诱导主要发生在定植后 60 d, 这和 *CIN* 活性的诱导主要发生在 60 d 相一致。从甘薯基因组中共鉴定出 4 个 *CWIN* 基因中, 其中只有 3 个 *CWIN* 基因 (*IbCWIN1*、*IbCWIN2* 和 *IbCWIN4*) 在块根中有表达。和 *CWIN* 活性在定植后 60 d 受到 PBZ 诱导相对应, *IbCWIN2* 和 *IbCWIN4* 表达量在定植后 60 d 受到显著诱导。和甘薯产量指标以及淀粉和可溶性糖含量指标类似, PBZ 对蔗糖分解酶活性及其基因表达水平的影响也主要发生在 PBZ 处理后的短时期内 (定植后 30~60 d), 而在定植后期 (90~120 d) PBZ 的处理效果消失。

综上所述, PBZ 处理下 *Sus* 表达和活性增加的时间更早、幅度更大, 这可以促进淀粉的快速积累和块根的快速膨大。而随后 *CWIN*、*CIN* 表达和活性的上升则可为淀粉的合成和块根的膨大提供能量供应, 同时增加块根中的可溶性糖含量, 改善甘薯品质。本研究还鉴定出上述 3 种蔗糖分解酶基因家族中受到 PBZ 诱导表达的特定成员。PBZ 对甘薯块根产量、品质、蔗糖分解酶活性及其基因表达水平的影响主要发生在 PBZ 处理后的短时期内 (即定植早期); 随着 PBZ 处理时间的延长也就是在定植后期 PBZ 对上述指标的影响逐渐消失。因此, 生产上为了提高甘薯产量, 有必要在全生育期进行 PBZ 处理。上述研究结果可为下一步通过品种选育和栽培等措施实现甘薯优质、高产提供理论依据。

参考文献

- [1] 马代夫, 李强, 曹清河, 钮福祥, 谢逸萍, 唐君, 李洪民. 中国甘薯产业及产业技术的发展与展望[J]. 江苏农业学报, 2012, 28(5): 969-973.
MA D F, LI Q, CAO Q H, NIU F X, XIE Y P, TANG J, LI H M. Development and prospect of sweet potato industry and industrial technology in China[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2012, 28(5): 969-973. (in Chinese)
- [2] 王欣, 李强, 曹清河, 马代夫. 中国甘薯产业和种业发展

- 现状与未来展望[J]. 中国农业科学, 2021, 54(3): 483-492.
- WANG X, LI Q, CAO Q H, MA D F. Current status and future prospective of sweetpotato production and seed industry in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(3): 483-492. (in Chinese)
- [3] 联合国粮农组织(FAO). <http://faostat3.fao.org/compare/E>. Food and Agriculture Organization of the United Nat (FAO). <http://faostat3.fao.org/compare/E>. (in Chinese)
- [4] CARPENA A L. Important cultivars, varieties, and hybrids[M]//The sweetpotato. Dordrecht: Springer Netherlands, 2009: 27-40.
- [5] RADEMACHER W. GROWTH RETARDANTS: effects on gibberellin biosynthesis and other metabolic pathways[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2000, 51(1): 501-531.
- [6] LE GUEN-LE SAOS F, HOURMANT A, ESNAULT F, CHAUVIN J E. *In vitro* bulb development in shallot (*Allium cepa* L. Aggregatum Group): effects of anti-gibberellins, sucrose and light[J]. Annals of Botany, 2002, 89: 419-425.
- [7] TEKALIGN T, HAMMES P S. Growth and biomass production in potato grown in the hot tropics as influenced by paclobutrazol[J]. Plant Growth Regulation, 2005, 45: 37-46.
- [8] MABVONGWE O, MANENJI B T, GWAZANE M, CHANDIPOSHA M. The effect of paclobutrazol application time and variety on growth, yield, and quality of potato (*Solanum tuberosum* L.)[J]. Advances in Agriculture, 2016, 1-5.
- [9] GOPI R, JALEEL C, SAIRAM R, LAKSHMANAN G M A, GOMATHINAYAGAM M, PANNEERSELVAM R. Differential effects of hexaconazole and paclobutrazol on biomass, electrolyte leakage, lipid peroxidation and antioxidant potential of *Daucus carota* L.[J]. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 2007, 60: 180-186.
- [10] FLETCHER R, GILLEY A, SANKHLA N, DAVIS T. Triazoles as plant growth regulators and stress protectants[J]. Horticultural Reviews, 2000, 24: 55-137.
- [11] 魏猛, 李洪民, 唐忠厚, 陈晓光, 张爱君, 史新敏. 植物生长调节剂对食用型甘薯产量、品质性状及淀粉 RVA 特性的影响[J]. 西南农业学报, 2013, 26(6): 2261-2264.
- WEI M, LI H M, TANG Z H, CHEN X G, ZHANG A J, SHI X M. Effect of plant growth regulators on yield, quality and starch RVA characters of edible sweetpotato[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2013, 26(6): 2261-2264. (in Chinese)
- [12] 陈晓光, 张晓冬, 梁太波, 王汝娟, 刘兰兰, 史春余. 多效唑对食用型甘薯养分吸收及产量形成的影响[J]. 山东农业科学, 2008(5): 38-41.
- CHEN X G, ZHANG X D, LIANG T B, WANG R J, LIU L L, SHI C Y. Effects of PP₃₃₃ on nutrient absorption dynamics and yield formation of sweetpotato[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2008(5): 38-41. (in Chinese)
- [13] 陈晓光, 史春余, 王振林, 张立明, 张晓冬. PBZ 对食用甘薯北京 553 块根淀粉积累及相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(1): 192-198.
- CHEN X G, SHI C Y, WANG Z L, ZHANG L M, ZHANG X D. Effect of paclobutrazol on starch accumulation and related enzyme activity of storage root in Edible Sweet Potato cv. Beijing 553[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(1): 192-198. (in Chinese)
- [14] 王汝娟, 窦百君, 张铭浩, 张晓冬. 多效唑和缩节胺对食用甘薯产量和品质的影响[J]. 山东农业科学, 2018, 50(10): 65-68.
- WANG R J, DOU B J, ZHANG M H, ZHANG X D. Effects of MET and DPC on yield and quality of sweet potato[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2018, 50(10): 65-68. (in Chinese)
- [15] 解备涛, 张海燕, 汪宝卿, 段文学, 曲学勇, 张立明. 高氮水条件下植物生长调节剂对甘薯同化物和肥料分配的影响[J]. 山东农业科学, 2020, 52(3): 60-65.
- XIE B T, ZHANG H Y, WANG B Q, DUAN W X, QU X Y, ZHANG L M. Effects of plant growth regulators on assimilation substance and fertilizer distribution of sweet potato under high nitrogen and water conditions[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2020, 52(3): 60-65. (in Chinese)
- [16] RUAN Y L. Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 33-67.
- [17] LIU Y H, SONG Y H, RUAN Y L. Sugar conundrum in plant-pathogen interactions: roles of invertase and sugar transporters depend on pathosystems[J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(7): 1910-1925.
- [18] TANG G Q, LÜSCHER M, STURM A. Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrot alters early plant development and sucrose partitioning[J]. The Plant Cell, 1999, 11(2): 177-189.
- [19] TANG G Q, STURM A. Antisense repression of sucrose synthase in carrot (*Daucus carota* L.) affects growth rather than sucrose partitioning[J]. Plant Molecular Biology, 1999, 41(4): 465-479.
- [20] ZRENNER R, SALANOUBAT M, WILLMITZER L, SONNEWALD U. 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.
- [21] TJADEN J, MÖHLMANN T, KAMPFENKEL K, HENRICHS G, NEUHAUS H E. Altered plastidic ATP/ADP-transporter activity influences potato (*Solanum*

- tuberosum* L.) tuber morphology, yield and composition of tuber starch[J]. *The Plant Journal*, 1998, 16(5): 531-540.
- [22] LUNN J E, FURBANK R T. Carbohydrate content and enzyme metabolism in developing canola siliques[J]. *Plant Physiology*, 1997, 114(1): 153-160.
- [23] SMITH A M, ZEEMAN S C. Quantification of starch in plant tissues[J]. *Nature Protocols*, 2006, 1(3): 1342-1345.
- [24] TOMLINSON K L, MCHUGH S, LABBE H. Evidence that the hexose-to-sucrose ratio does not control the switch to storage product accumulation in oilseeds: analysis of tobacco seed development and effects of overexpressing apoplastic invertase[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(406): 2291-2303.
- [25] 张文杰. 影响甘薯块根发育主要糖转运蛋白和蔗糖分解酶种类及其关键基因家族成员的鉴定[D]. 海口: 海南大学, 2022.
- ZHANG W J. Mechanism of sucrose transport and metabolism regulating sweet potato root tuber development[D]. Haikou: Hainan University, 2022. (in Chinese)
- [26] FIRON N, LABONTE D, VILLORDON A, KFIR Y, SOLIS J, LAPIS E, PERLMAN T S, DORON-FAIGENBOIM A, HETZRONI A, ALTHAN L. Transcriptional profiling of sweetpotato (*Ipomoea batatas*) roots indicates down-regulation of lignin biosynthesis and up-regulation of starch biosynthesis at an early stage of storage root formation[J]. *BMC Genomics*, 2013, 14: 460
- [27] LIU H, SI C, SHI C, WANG S, SUN Z, SHI Y. Switch from apoplastic to symplasmic phloem unloading during storage roots formation and bulking of sweetpotato[J]. *Crop Science*, 2019, 59(2): 675-683
- [28] WEBER H, BORISJUK L, WOBUS U. Molecular physiology of legume seed development[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 253-279.
- [29] RUAN Y L, JIN Y, LI G J, YANG Y J, BOYER J S. Sugar input, metabolism and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential and response to drought and heat[J]. *Molecular Plant*, 2010, 3: 942-955
- [30] WANG L, COOK A, PATRICK J W, CHEN X Y, RUAN Y L. Silencing the vacuolar invertase gene *GhVIN1* blocks cotton fiber initiation from the ovule epidermis, probably by suppressing a cohort of regulatory genes via sugar signaling[J]. *The Plant Journal*, 2014, 78: 686-696.
- [31] RUAN Y L, LLEWELLYN D J, FURBANK R T. Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(4): 952-964.