

# 光谱对马铃薯微繁生长发育和形态建成的影响

马菁菁<sup>1</sup>, 龙家焕<sup>2</sup>, 连荣芳<sup>1</sup>, 肖贵<sup>1</sup>, 刘全亮<sup>1</sup>, 韩傲仁<sup>1</sup>, 石建业<sup>1</sup>

(1. 甘肃省定西市农业科学研究院, 甘肃 定西 743000; 2. 南京农业大学农学院, 南京 210095)

**摘要:**光照尤其是光质对马铃薯微繁培养过程中的形态建成和产量形成有着十分重要的影响, 同时也是马铃薯微繁过程中不可或缺且人工可控的关键环境因子之一。基于组织培养的脱毒种薯生产是当前马铃薯原原种获取的主要途径, 因此关于光谱对马铃薯微繁调控的影响具有很高的探究价值。本文旨在综述近年有关光谱对于马铃薯微繁调控的研究, 分析与探讨其研究进展及研究中存在的问题, 以期能够总结前人研究经验, 找到更切合研究需要与生产需要的研究方向, 为今后马铃薯微繁补光的光谱选择研究和应用提供参考。

**关键词:**光谱; 形态建成; 产量形成

中图分类号: S532

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2021)04-0059-06

## Effects of Spectra on Micropropagation and Morphogenesis of Potato

MA Jingjing<sup>1</sup>, LONG Jiahuan<sup>2</sup>, LIAN Rongfang<sup>1</sup>, XIAO Gui<sup>1</sup>, LIU Quanliang<sup>1</sup>, HAN Jingren<sup>1</sup>, SHI Jianye<sup>1</sup>

(1. Dingxi Academy of Agricultural Sciences, Dingxi 743000; 2. Agricultural college, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** Light, especially light quality, has a significant impact on morphogenesis and yield formation during potato micropropagation. It is also one of the key environmental factors that are indispensable and artificially controllable during potato micropropagation. At present, the production of virus-free seed tubers based on tissue culture is the main way to obtain potato original seed. Therefore, it is of great value to explore the influence of spectrum on the regulation of potato micropropagation. This paper aims to summarize the research on the regulation of potato micropropagation in recent years, combined with the author's research experience, analyze and discuss its research progress and problems in the research, in order to summarize predecessors' research experience, and find more relevant research direction of needs research and production, potato micro numerous fill light spectra for the future to choose to offer reference to research and application.

**Key words:** Spectrum; Morphogenesis; Yield Formation

马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 为茄科一年生双子叶草本植物, 可作为主粮、饲料和工业原料等, 在人类的生产和生活中占据着举足轻重的地位<sup>[1]</sup>, 近年已被列为我国第四大粮食作物。马铃薯通过块茎留种, 但在多年栽培下, 病毒或类病毒会侵染马铃薯并通过薯块世代传递积累<sup>[2]</sup>。病毒或类病毒对马铃薯的侵染是系统感染, 目前还没有能够有效防治马铃薯植物病毒的化学药剂。

病毒的侵染和积累导致马铃薯退化, 造成减产 20% ~ 30%, 严重时减产达到 80% 以上。此外, 马铃薯可同时被多种病毒侵染, 传统育种很难育出具有多种病毒抗性的品种。目前解决马铃薯种薯繁育和病毒防治问题的最有效途径是在适宜的组织培养条件下培育出脱毒种苗, 以及生产马铃薯原原种。

光照作为植物组织培养必不可少且人工可控环境因素之一, 对马铃薯微繁有着十分重要的影响。通常人们将光因子分为光质(光谱)、光密度(光照强度)<sup>[3]</sup>和光周期。光主要以能量形式影响植物的光合作用, 即高等植物特有的光合系统能够使其吸收光能, 同化二氧化碳, 制造有机物并释放氧气; 光还作为一种环境信号, 调控植物的形态建成<sup>[1-4]</sup>。植物能感知 400 ~ 700 nm 的可见光

收稿日期: 2020-08-21

基金项目: 甘肃省特殊作物产业体系(20ZD7NA007); 甘肃省现代农业科技支撑体系区域创新中心重点科技项目(2019GAAS46); 甘肃省现代农业马铃薯产业技术体系资金项目(GARS-03-P3)

作者简介: 马菁菁(1978-), 女, 高级农艺师, 主要从事农业新技术推广工作。

部分,各波段光谱的光合能效和对植物形态建成影响都有所差异。640~660 nm的红光部分和波长为430~490 nm的蓝紫光部分是植物叶绿素对可见光谱最强的两个吸收区域,被认为是植物生长发育所必备的光谱,因此,在人工可控环境下,室内植物的补光主要是以红、蓝光谱为主。过去人们对光质影响植物生长发育的研究中,红光和蓝光对植物的影响是光生物学研究的热点之一<sup>[5-6]</sup>。但在自然选择及进化过程中,植物必然会进化出适应自然光的机制,所有能被植物接触到的光谱可能都会对植物整体的生长发育产生协同促进效应,使植物能够维持正常生长发育;因此包括绿光<sup>[7]</sup>、黄光<sup>[8]</sup>、紫外光<sup>[9]</sup>等研究较少的光谱可能也会对植物的生长发育有着重要影响。前人大量研究基本已经确认了马铃薯微繁试管薯诱导所需的环境条件,即短日照、低温和较高的蔗糖浓度有利于试管薯块茎的诱导和膨大<sup>[10]</sup>。然而关于不同光谱对马铃薯微繁的影响机理以及形态表征当前缺少较为系统的阐述,本文将综述近年关于光谱对马铃薯微繁影响的生理机制与形态表征的研究,尝试性提出一些观点,以期为今后马铃薯微繁的研究和试管薯的诱导提供参考。

## 1 不同光谱对马铃薯微繁形态建成的影响

### 1.1 红光对试管薯植株形态建成的影响

光谱能够有效调控植物的生长发育以及形态建成<sup>[11-14]</sup>,马铃薯试管薯的株高、茎粗、叶发育、根系以及后期试管薯的诱导数量与膨大效果等都受到光谱直接或间接的影响。

红光对植物生长发育的直接调控主要受光敏色素介导。由光敏色素介导的基因表达信号转导途径有多条,目前已知有200多个反应光敏色素共同参与调控植物的生长发育。在马铃薯微繁补光中,单色红光有利于马铃薯试管薯植株茎节间数的增加和节间的伸长,但植株比较纤弱,叶片较小、叶片数较多<sup>[12]</sup>,表现出类似避阴效应(shade avoidance response)的形态表征,但与自然界中由光敏色素介导,通过红光与远红光比例调控的阳生植物避阴效应有所差别。红光作用下可能会影响到试管薯叶片中光敏色素与细胞内其他蛋白组件的相互作用,最终表现出植株形态上的差异<sup>[13]</sup>,然而在前人一些试验中以单色绿光和单色黄光进行补光,试管薯植株表现与红光类似的植株形态表征,另一方面,研究表明同等光密度下,蓝光的

量子产额大于红光、绿光和黄光<sup>[14]</sup>,因此,不排除红光仅仅是以能量形式影响植株的一些形态建成,而与光敏色素无关的可能性。此外,关于试管薯的诱导,前人试验发现,红光促进试管薯的诱导,远红光则可以逆反这种促进效应<sup>[15]</sup>,这初步说明马铃薯试管薯植株叶片中的光敏色素可以通过感知环境中的红光和远红光来调控试管薯的诱导。有研究发现光敏色素B(phyB)介导光周期对马铃薯块茎形成的影响<sup>[16]</sup>,缺乏phyB的植株则无法感知光周期信号,无论在长日照或短日照条件下都能够形成块茎<sup>[17]</sup>,这进一步说明红光以及光敏色素与试管薯的形态建成和产量形成有着密不可分的关系。关于马铃薯微繁形态建成的红光效应,即试管薯植株根、茎、叶在单色红光下的形态建成,当前已有较统一的初步认知,但关于红光如何调控试管薯植株形态建成的科学问题当前还未解决,如试管薯植株在红光下的根、茎、叶形态建成是否由光敏色素介导,红光是以能量形式还是以信号形式调控试管薯植株的根、茎、叶形态建成等问题。

### 1.2 蓝光对试管薯植株形态建成的影响

蓝光通过光信号形式,由隐花色素、向光素、玉米黄质等光受体介导,调控植物的诸多生理生化响应以及植物的一些关键形态建成;诸多研究表明蓝光是植物正常生长发育所必要的光谱,如下胚轴生长抑制<sup>[18]</sup>、叶绿体发育<sup>[19]</sup>、气孔开闭<sup>[20]</sup>、植物向光运动<sup>[21]</sup>等重要生命过程都受到蓝光的调控。

与红光相反,蓝光抑制马铃薯试管薯植株茎的伸长,但有利于茎的增粗以及干物质的积累,植株壮苗指数较高,叶片大且厚,形态建成与白光条件下类似,学者们从多个方面进行研究,试图解释蓝光影响试管薯植株形态建成的机理。Chen<sup>[22]</sup>等研究发现蓝光和白光下试管薯叶面积较大与expasin、木葡聚糖糖基转移酶、肌动蛋白和微管蛋白基因的较高表达有关;蓝光处理下大多数涉及到叶绿素发育的细胞差异表达基因(DEGs)上调可能是试管苗叶绿体在蓝光下发育较好的原因;蓝光抑制马铃薯试管薯茎伸长的现象属于典型的蓝光诱导植物光形态建成效应;通过精密实验证明蓝光调节的下胚轴伸长抑制效应与光敏色素介导的类似反应相互独立<sup>[23]</sup>。关于马铃薯微繁形态建成的蓝光效应在基因层面和解剖结构层面获得一定的线索,总体来看缺乏系统性,还无法精确指导马铃薯微繁的补光系统构建;此外,蓝光受体有多种,试管薯植株某个形态

建成是受单一受体介导,或者仅仅只是受光谱能量影响,或者同时受光谱能量和光谱信号影响等一系列可能性都还需逐步探索。

### 1.3 其他光谱对于试管薯植株形态建成的影响

除红光与蓝光外,植物还能感知太阳光谱中可见光部分的绿光、黄光,不可见光中的紫外光和红外光,相对于红光和蓝光,在室内植物补光应用上,关于这些光的研究还不够透彻,因而在应用上也较少,但毫无疑问这些光谱对植物的生长发育也具有重要影响。传统的研究认为植物无法利用绿光,植物之所以在人的眼睛中呈现绿色是因为其基本无法吸收利用绿光而将绿光反射所致<sup>[24]</sup>, Klein<sup>[25]</sup>研究发现,在组织培养条件下,峰值为 550 nm 的绿光对组培植物生长发育最有害。但 Folta<sup>[26]</sup>和 Bouly 等<sup>[27]</sup>研究发现,绿光也能够被植物吸收并用于光合作用,进而影响植物的生长发育,且绿光相比于红光和蓝光更能够深入到植物的冠层之下,促进植物冠层之下叶片的光合作用。如绿光能够深入到生菜底层叶片,促进其光合作用并延缓底层生菜叶片的衰老速率<sup>[28-29]</sup>。Kim 等<sup>[30]</sup>研究发现,当植株所接收的光谱中绿光比例超过 50% 时才会对植物的生长发育造成抑制效应,而当植物所接收的光谱中绿光比例低于 24% 时,反而会促进植物的生长发育。

关于黄光对植物生长发育影响效应的研究当前相对比较薄弱。有研究认为黄光对于植物生长发育具有负面效应<sup>[31]</sup>; Wakeel 等<sup>[32]</sup>研究发现黄光(峰值在 595 nm)对黄瓜的生长抑制作用强于绿光(峰值在 520 nm)。但也有研究认为黄光对植物生长发育具有促进作用,如崔瑾等<sup>[33]</sup>研究发现红光和黄光能够显著提高黄瓜、番茄叶片中的叶绿素与类胡萝卜素含量。然而关于黄光对植物生长发育影响的生理、生化机理方面的研究比较欠缺,这也是目前农业生产上还无法有效利用黄光来提高生产效益的主要原因。总而言之,关于绿光和黄光对植物影响的普适效应目前还没有得到比较统一的认知,因此在马铃薯试管薯微繁的补光过程中,很少应用到绿光和黄光。另一方面,植物在单色绿光和黄光下的确无法完成全生育期正常生长,因此在关于试管薯微繁补光试验中,大多都是在以红蓝光为背景的条件下添加绿光或黄光进行研究,且得出一些研究成果。Ma 等<sup>[34]</sup>研究发现,红蓝背景光下添加绿光有助于提高植株的茎粗、叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白和淀粉含量;在叶片解剖结构层面,红蓝背景光下添加绿

光叶片气孔开度呈椭圆形,有利于气体的交换,且叶片拥有明显的上层和栅栏状薄壁组织层分化,表现出有利于植株进行光合作用的叶片解剖结构形成, Li 等<sup>[35]</sup>以 Ma<sup>[34]</sup>等使用的同一品种马铃薯试管苗以及同样光密度进一步研究黄光效应,发现红蓝背景光下添加黄光比在红蓝背景光下添加绿光更能促进试管薯的生长发育:RBY(6:3:1)的组合光谱相比 RBG(6:3:1)组合光谱和白色荧光灯,试管薯植株的干重、鲜重、茎粗、叶片数、叶面积、比叶重、壮苗指数、根系活力等都表现较好,且 B465(465 nm 波段蓝光)比 B445 更适用于试管苗壮苗补光。

关于紫外光,前人研究发现适量的紫外光辐射能够矮化植株,促进壮苗<sup>[36]</sup>,并诱导植物防御性次生代谢产物的合成与积累,增强植物的抗逆能力<sup>[37]</sup>,进而使植物更能适应多变的自然环境,因此在室内栽培中,如马铃薯试管苗、油菜、番茄等植物的工厂化育苗流程中,补充适量的紫外光可能也是提高优质移栽苗产出的手段。另一方面,当前地球臭氧层破坏严重,部分地区紫外光辐射量增加,且未来这种情况可能还会加重,因而目前紫外光辐射的生物学效应已成为新的生态学和生物学问题,但关于紫外光对于马铃薯试管薯生长发育影响的研究目前尚处于空白状态。

过去诸多研究都指出,组合光比单色光更有利于植物的正常生长发育<sup>[38]</sup>,在 Ma<sup>[34]</sup>与 Li<sup>[35]</sup>的研究中同样呈现出组合光优于单色光的趋势,这可能是由于在自然选择及进化过程中,植物进化出适应自然光的机制,所有能被植物感知的光谱都会对植物整体的生长发育产生协同促进效应,使植物能够维持正常生长发育,因此在室内模拟太阳光谱(阳光中所能辐射到地面并被植物所感知的光谱)是未来植物补光的方向之一,然而太阳光在一天中的光谱组分以及光照强度是不断变化的,且植物对不同波长的光谱响应可能存在相互耦合的效应<sup>[39]</sup>,造成该方向的研究也面临着重重困难。

## 2 不同光谱对马铃薯试管薯诱导的影响

马铃薯试管薯形成过程伴随着 GAs 水平的下调和 ABA、JA 水平的上调,同时还有 patatin 和 patatin mRNA 的含量急剧增加。关于光质对试管薯诱导过程中分子水平、激素水平以及生理生化机理性影响的研究目前较少,主要研究仍集中在“不同光质处理—诱导量”的浅显水平。

虽然蓝光有利于试管薯植株建成有利于光合作用的形态,但关于试管薯的诱导方面,定量RT-PCR显示,相对于黑暗条件(最有利于试管薯诱导的光照条件),日中型马铃薯品种在蓝光下的GA7ox和GA20ox RNA水平升高,当在培养基中施加嘧啶醇(嘧啶醇阻止贝壳杉烯氧化成贝壳杉烯酸,进而抑制GAs的生物合成)后,可以消除蓝光对日中型品种块茎形成的抑制作用<sup>[40]</sup>,这说明蓝光可能通过促进日中型品种中GAs的积累来抑制块茎形成。Shan等研究发现,以白光下培育的试管薯植株作为外植体母苗相比于单色红光和单色蓝光下培育的试管薯外植体母苗更有利于试管薯的诱导,而在诱导期补光中,则是白光更有助于试管薯的诱导<sup>[41]</sup>,Jiang等<sup>[12]</sup>也得出类似结论,参考Martirosyan等<sup>[42]</sup>研究结论似乎能够解释这一现象,即白光有利于马铃薯试管苗植株光合系统构建,白光下的光合速率、光合系统电子传递速率、三磷酸盐利用率、气孔导度等都高于蓝光、红光、绿光,同时试管苗的生物量呈现出白光显著高于其他光谱处理的现象,因此白光有利于试管薯诱导可能是由于白光有利于试管薯植株的光合系统构建和光合作用引起的。但奇怪的是Shan<sup>[41]</sup>和Jiang<sup>[12]</sup>等试验中的单株诱导率都小于1。马铃薯试管薯植株属于兼养型植物,除了光合作用的干物质来源外,培养基碳源也能够作为植株生长发育的干物质来源,拥有较高的光合效能,并不能确认马铃薯外植体培育后期的诱导与膨大效果也好。关于较适于试管薯诱导的光谱当前仍没有较统一的认知,其相关生理生化机理也有待继续探究。前人试验过程中可能并未考虑到试管薯生长的整体环境是否适合于试管薯的诱导,若培养环境并不适合试管薯诱导,则整个试验根本无法挖掘出试管薯本身的生产潜力,更难以筛选出准确的诱导光谱。在过去研究中常容易忽略品种特性因素,以单一的马铃薯品种进行试验,得出的结论存在一定的片面性;另一方面,外源糖在马铃薯微繁过程中也充当着类似光照的效能,同样以能量和信号两种形式影响试管薯的生长发育,在今后关于光谱对马铃薯微繁影响的研究中,应考虑到外源糖的影响效应。

### 3 不同光谱对马铃薯试管薯膨大的影响效应

马铃薯微繁形成的试管薯块茎与自然条件下的地下块茎在组织结构、生理特性以及基因表型

上基本相同,因此,离体条件下的马铃薯试管薯诱导为块茎发育研究提供了稳定性高、可控性强且周期短的试验体系。马铃薯块茎是马铃薯植株的地下匍匐茎亚顶端变态发育而成。马铃薯块茎的发育包括块茎形态的建成和淀粉、储藏蛋白等营养物质的积累,因此在诸多研究中,与淀粉形成有关的ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGP)成为研究热点。研究显示,块茎形成过程中AGP含量和活性均迅速上升,淀粉合成速率加快,离体条件下的试管块茎形成中也观察到相同的结果<sup>[43]</sup>,而不同波长的光谱在马铃薯试管薯淀粉合成过程可能存在不同的调控效应。转基因马铃薯植株的淀粉合成功能受阻情况下,并未导致马铃薯块茎诱导受阻,反而高于正常基因型植株,即单个匍匐茎上同时发生两个或两个以上的块茎<sup>[44]</sup>,该发现暗示马铃薯块茎的诱导和膨大是两个相对独立的生命过程。

马铃薯块茎膨大的相关生理生化机理研究相对成熟,但关于光质对马铃薯块茎膨大及试管薯块茎膨大的影响机理当前仍处于较滞后的状态<sup>[45]</sup>。可以确定的是,光质对马铃薯块茎膨大有着十分重要的影响—Martirosyan<sup>[42]</sup>以单色红光、蓝光和白光在16 h/d的光周期下培育母苗,进而以不同光谱下培育出的母苗茎段接种于诱导培养基中,以8 h/d的光周期诱导,结果发现红光与蓝光下培育出的试管薯母苗茎段更有利于诱导期试管薯的膨大;诱导期补光效果则是白光和蓝光下膨大促进效果较佳。Chang等<sup>[46]</sup>以单茎段外植体直接在8 h/d的光照下进行诱导培养,结果发现蓝光有利于试管薯块茎的诱导和膨大,Che等<sup>[47]</sup>和Li等<sup>[48]</sup>也得出类似结论。今后,关于光谱对马铃薯试管薯块茎膨大影响的生理机制研究可以参考当前已经相对成熟的马铃薯块茎膨大生理机制研究结论,即测定不同光谱处理下与马铃薯块茎膨大相关的生理指标,如淀粉积累量、淀粉合成相关酶活性、蔗糖合成与分解相关酶活性、蔗糖转运蛋白等,综合形态表征、物质转运与积累、基因差异表达、相关酶活性、相关激素水平分布等,逐渐完善不同光谱对试管薯膨大影响生理生化机制的研究。

### 4 展 望

植物在地球上出现的时间远远早于动物,其生长发育依赖于光照,在自然选择及进化过程中必然会进化出适应自然光的机制。因此,照射到

地球表面且能被植物感知或吸收的自然光必然会对植物生长发育产生独特的影响。此外,光谱间可能存在着某种平衡效应,使植物能够维持正常生长发育,单色光谱或者缺乏某种单色光,尤其是缺乏叶绿素主要吸收的红、蓝光谱,将会打破植物的光谱平衡,从而产生某种负面效应。

光谱调控马铃薯微繁实质是一个十分复杂的交互影响过程。光谱一方面以能量形式影响马铃薯试管薯的光合作用,另一方面以信号形式影响马铃薯试管薯的基因表达。光谱调控的两个方面的中间过程都会牵连到马铃薯试管薯的基因差异表达、激素水平和分布、酶的含量和活性、物质的转运与分配等,最终在不同光谱下表现出宏观形态结构、解剖形态结构和产量形成的差异,同时这个调控过程还会受到品种基因型、温度、光周期、光照强度、培养基类型、外源糖种类和浓度等多方面的影响。纵观过去几十年关于光谱对马铃薯微繁影响的研究,总体来说缺乏系统性,研究仍处于初步阶段。关于不同光谱调控马铃薯试管薯生长、发育、形态建成、产量形成的内在生理生化机制,今后需要基于前人研究结论与经验,综合考虑环境条件、品种特性以及培育方式,进一步深入研究相关生理生化机理,再基于准确的理论构建稳定的马铃薯试管薯诱导繁育体系。

#### 参考文献:

- [ 1 ] José A. Abelenda, Sara Bergonzi, Marian Oortwijn, 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): 1179-1186.
- [ 2 ] Halterman D, Guenther J, Collinge S, et al. Biotech potatoes in the 21st century: 20 years since the first biotech potato [J]. *American journal of potato research*, 2016, 93(1): 1-20.
- [ 3 ] 李文亚, 于锡宏, 蒋欣梅. 不同遮光强度对温室内蒴藁体内硝酸盐积累的影响[J]. *东北农业科学*, 2014, 39(3): 79-82.
- [ 4 ] 冯 博, 徐程扬. 光照对植物体内碳氮分配作用的机理研究进展[J]. *东北农业科学*, 2014, 39(5): 18-22.
- [ 5 ] 问 涛, 焦学磊, 刘晓英, 等. 光谱分布对大豆子叶节再生的影响[J]. *大豆科学*, 2015, 34(5): 826-832.
- [ 6 ] 周世文, 李瑞宁, 刘晓英, 等. 光谱能量分布对大豆胚尖再生体系的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2017, 40(1): 27-33.
- [ 7 ] Bian Z, Zhang X, Wang Y, et al. Improving drought tolerance by altering the photosynthetic rate and stomatal aperture via green light in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) seedlings under drought conditions[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 167: 103-844.
- [ 8 ] Wang W, Su M, Li H, et al. Effects of supplemental lighting with different light qualities on growth and secondary metabolite content of *Anoectochilus roxburghii*[J]. *Peer J*, 2018, 6(3): 52-74.
- [ 9 ] Gao L, Liu Y, Wang X, et al. Lower levels of UV-B light trigger the adaptive responses by inducing plant antioxidant metabolism and flavonoid biosynthesis in *Medicago sativa* seedlings[J]. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(10): 896-906.
- [ 10 ] Gopal J, Minocha J L, Dhaliwal H S. Microtuberization in potato (*Solanum tuberosum* L.)[J]. *Plant Cell Reports*, 1998, 17(10): 794-798.
- [ 11 ] Park Y G, Jeong B R. Night interruption light quality changes morphogenesis, flowering, and gene expression in *Dendranthema grandiflorum*[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2019, 60(2): 167-173.
- [ 12 ] Jiang L, Wang Z, Jin G, et al. Responses of Favorita Potato Plantlets Cultured in Vitro under Fluorescent and Light-Emitting Diode (LED) Light Sources[J]. *American Journal of Potato Research*, 2019, 96(4): 396-402.
- [ 13 ] Seabrook J E A. Light effects on the growth and morphogenesis of potato (*Solanum tuberosum*) in vitro: a review. [J]. *American Journal of Potato Research*, 2005, 82(5): 353-367.
- [ 14 ] Emerson R, Rabinowitch E. Red Drop and Role of Auxiliary Pigments in Photosynthesis[J]. *Plant physiology*, 1960, 35(4): 477-485.
- [ 15 ] Blanc A, Mery J C, Boisard J. Action des radiations de lumière rouge sur la survie et la tubérisation de germes de pomme de terre cultivés 'in vitro': influence de leur géophysiologie[J]. *Potato Research*, 1986, 29(3): 381-389.
- [ 16 ] Tingting Zhou, Botao Song, Tengfei Liu, et al. Phytochrome F plays critical roles in potato photoperiodic tuberization[J]. *The Plant Journal*, 2019, 98(1): 42-54.
- [ 17 ] Stephen D Jackson, Arnd Heyer, Jessyca Dietze, et al. Phytochrome B mediates the photoperiodic control of tuber formation in potato[J]. *The Plant Journal*, 1996, 9(2): 159-166.
- [ 18 ] Folta K M, Spalding E P. Unexpected roles for cryptochrome 2 and phototropin revealed by high-resolution analysis of blue light-mediated hypocotyl growth inhibition[J]. *The Plant Journal*, 2001, 26(5): 471-478.
- [ 19 ] Chen L L, Zhang K, Gong X C, et al. Effects of different LEDs light spectrum on the growth, leaf anatomy and chloroplast ultrastructure of potato plantlets in vitro and minituber production after transplanting in the greenhouse[J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19(1): 108-119.
- [ 20 ] Boccacando H E, Giordano C V, Ploschuk E L, et al. Phototropins But Not Cryptochromes Mediate the Blue Light-Specific Promotion of Stomatal Conductance, While Both Enhance Photosynthesis and Transpiration under Full Sunlight[J]. *Plant Physiology*, 2012, 158(3): 1475-1484.
- [ 21 ] Sakai T, Kagawa T, Kasahara M, et al. Arabidopsis nph1 and npl1: Blue light receptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98(12): 6969-6974.
- [ 22 ] Lili Chen, Yadong Yang, Ying Jiang, et al. RNA-Seq Analysis Reveals Differential Responses of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Plantlets Cultured in vitro to Red, Blue, Green, and White

- Light-emitting Diodes (LEDs)[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2019, 38(4): 1412–1427.
- [23] Taiz L, Zeiger E, Miller I M, et al. *Plant physiology and development* [M]. Sinauer Associates, 2015: 394–399.
- [24] Johkan M, Shoji K, Goto F, et al. Effect of green light wavelength and intensity on photomorphogenesis and photosynthesis in *Lactuca sativa*[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2012, 75: 128–133.
- [25] Klein R M. Effect of green light on biological systems [J]. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 1992, 67: 199–284.
- [26] Folta K M. Green light stimulates early stem elongation: antagonizing light-mediated growth inhibition [J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(3): 1407–1416.
- [27] Bouly Jean-Pierre, Schleicher Erik, Dionisio-Sese Maribel, et al. Cryptochrome Blue Light Photoreceptors Are Activated through Interconversion of Flavin Redox States[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2007, 282(13): 9383–9391.
- [28] Terashima Ichiro, Fujita Takashi, Inoue Takeshi, et al. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green.[J]. *Plant & cell physiology*, 2009, 50(4): 684–697.
- [29] Materová Z, Sobotka R, Zdvihalová B, et al. Monochromatic green light induces an aberrant accumulation of geranylgeranylated chlorophylls in plants[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2017, 116: 48.
- [30] Kim H H, Wheeler R M, Sager J C, et al. Evaluation of lettuce growth using supplemental green light with red and blue light-emitting diodes in a controlled environment—a review of research at Kennedy Space Center[J]. *Acta Horticulturae*, 2006, 711: 111–119.
- [31] Dougher T A O, Bugbee B. Evidence for yellow light suppression of lettuce growth.[J]. *Photochemistry & Photobiology*, 2010, 73(2): 208–212.
- [32] Wakeel, Hamed. Light-quality effect on growth and some biochemical aspects of mild-stressed *Cucurbita pepo* [J]. *Egyptian J Bot*, 1996, 36: 217–233.
- [33] 崔瑾, 马志虎, 徐志刚, 等. 不同光质补光对黄瓜辣椒和番茄幼苗生长及生理特性的影响[J]. *园艺学报*, 2009, 36(5): 663–670.
- [34] Ma X, Wang Y, Liu M, et al. Effects of green and red lights on the growth and morphogenesis of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlets in vitro[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 190: 104–109.
- [35] Li R, Huang W, Wang X, et al. Effects of Yellow, Green, and Different Blue Spectra on Growth of Potato Plantlets In Vitro[J]. *Hortence*, 2018, 53(4): 541–546.
- [36] Teramura A H. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 1983, 58(3): 415–427.
- [37] Ambasht N K, Agrawal M. Physiological responses of field grown *Zea mays* L. plants to enhanced UV-B radiation[J]. *Biotechnology*, 1995, 24: 15–23.
- [38] Lili Jiang, Ziquan Wang, Guanghui Jin, et al. Responses of Favorita Potato Plantlets Cultured in Vitro under Fluorescent and Light-Emitting Diode (LED) Light Sources[J]. *American Journal of Potato Research*, 2019, 96(4): 396–402.
- [39] Liu H, Fu Y, Hu D, et al. Effect of green, yellow and purple radiation on biomass, photosynthesis, morphology and soluble sugar content of leafy lettuce via spectral wavebands “knock out”[J]. *Scientia Horticulturae*, 2018, 236: 10–17.
- [40] Fixen K R, Thomas S C, Tong C B S. Blue Light Inhibition of Tuberization in a Day-Neutral Potato[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2012, 31(3): 342–350.
- [41] Shan J W. Transcriptome analysis of light induced microtubule formation related genes in potato[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2013.
- [42] Martirosyan Y T, Dilovarova T A, Martirosyan V V, et al. Photosynthetic apparatus of potato plants (*Solanum tuberosum* L.) grown in vitro as influenced by different spectral composition of LED radiation[J]. *S'kh. Biol.*, 2016, 51(5): 680–687.
- [43] Greene T W, Chantler S E, Kahn M L. Mutagenesis of the potato ADP glucose pyrophosphorylase and characterization of an allosteric mutant defective in 3-phosphoglycerate activation[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1996, 93(4): 1509–1513.
- [44] Muller Rober 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]. *Embo Journal*, 1992, 11(4): 1229–1238.
- [45] 郭振升, 崔保伟. 高海拔地区钾素营养对马铃薯品质及增产效应的研究[J]. *东北农业科学*, 2013, 38(1): 15–18.
- [46] Chang H, Wang Y P, Wang D, et al. Effects of light quality on microtubule induction of *Solanum tuberosum*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(8): 1891–1895.
- [47] Che H, Li S Q, Lin A. Adaptive resource management for IP/ATM hybrid switching systems[J]. *Broadband Networking Technologies*, 1997, 3233: 328–339.
- [48] Ruining Li, Jie You, Chen Miao, et al. Monochromatic lights regulate the formation, growth, and dormancy of in vitro-grown *Solanum tuberosum* L. microtubers[J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 261: 310–322.

(责任编辑:刘洪霞)