

## 淀粉含量不同木薯品种内源 IAA 与淀粉合成关键酶活性

樊吴静<sup>1</sup> 罗兴录<sup>1,2\*</sup> 朱艳梅<sup>1</sup>

(1. 广西大学 农学院, 南宁 530005;

2. 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004)

**摘要** 以低淀粉木薯品种华南 124 及高淀粉品种辐选 01 为材料, 研究木薯各生育时期叶片、茎秆和块根的内源 IAA 含量, 块根淀粉合成关键酶 ADPGpase、SSS 和 SBE 活性, 以及块根淀粉含量的变化。结果表明: 1) 木薯茎叶内源 IAA 含量与块根 ADPGpase、SSS 和 SBE 活性呈负相关, 木薯生育后期高淀粉品种茎叶内源 IAA 含量逐渐下降, 低淀粉品种则逐渐上升; 2) 块根内源 IAA 含量与块根 ADPGpase、SSS 和 SBE 活性呈显著正相关, 生育后期高淀粉品种块根内源 IAA 含量显著大于低淀粉品种; 3) 块根 ADPGpase、SSS 和 SBE 活性与块根淀粉含量呈极显著正相关, 生育后期高淀粉品种块根 ADPGpase、SSS 和 SBE 活性均显著高于低淀粉品种。可见, 提高块根内源 IAA 含量有利于增加木薯块根淀粉合成关键酶活性, 从而有效促进木薯块根淀粉的积累。

**关键词** 木薯; 内源 IAA; 淀粉合成关键酶; 淀粉含量; 相关性

中图分类号 S 533

文章编号 1007-4333(2016)10-0030-07

文献标志码 A

## Endogenous IAA and the activities of starch synthesis key enzymes in cassava varieties with different starch content

FAN Wu-jing<sup>1</sup>, LUO Xing-lu<sup>1,2\*</sup>, ZHU Yan-mei<sup>1</sup>

(1. College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530005, China;

2. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Nanning 530004, China)

**Abstract** Two cassava varieties, low-starch content variety SC124 and high-starch content variety RS01, were used as different genotype models according to their significant difference in root tuber starch content. The IAA contents in leaf, stem and root tuber, the activities of starch synthesis enzymes ADPGpase, SSS and SBE, and the starch content of root tuber at different growth stages were analyzed. The results showed that: 1) There were negative correlations between the contents of IAA in stem and leaf and the activities of ADPGpase, SSS and SBE in root tuber. The contents of IAA in stem and leaf of RS01 at late growth stage were declined while the contents of IAA in SC124 were increased; 2) There were significant positive correlations between the IAA content of root tuber and the activities of ADPGpase, SSS and SBE in root tuber. The IAA content within the root tuber of RS01 was higher than the content of root tuber in SC124 at the late growth stage; 3) There were highly significant positive correlations between the starch content and the activities of ADPGpase, SSS and SBE within the root tuber and their activities in RS01 were higher than SC124 at the late growth stage. In conclusion, the IAA content within root tuber could cause positive effect on the activities of starch synthesis key enzymes which can accelerate the starch accumulation rate of cassava root tuber.

**Keywords** cassava; endogenous IAA; starch synthesis enzyme; starch content; correlation

收稿日期: 2016-01-03

基金项目: 国家“973”计划课题(2010CB126601); 广西科学研究与技术开发计划项目(桂科重 14121005-2-1); 国家现代农业产业体系广西薯类产业创新团队(nycytgxgxtcd-03-11-2); 南宁市科学研究与技术开发计划项目(20132307); 广西研究生教育创新计划项目(YCBZ2015015)

第一作者: 樊吴静, 博士研究生, E-mail: fanwujing@163.com

通讯作者: 罗兴录, 教授, 主要从事木薯育种与栽培生理研究, E-mail: luoxinglu@sina.com

木薯 (*Manihot esculenta Crantz*), 又名树薯, 是大戟科木薯属唯一的栽培种, 与甘薯、马铃薯并称为世界三大薯类。全球有近 100 个国家栽培木薯, 有大约 7 亿人口以木薯作为主要粮食<sup>[1-3]</sup>。木薯是一种用途广, 经济价值高的作物, 其加工产品目前已达 2 000 多种, 涉及饲料、食品、医药和轻化工等多种行业<sup>[4-5]</sup>。木薯是淀粉作物, 其收获产品主要是块根。因此, 如何提高块根淀粉含量一直是木薯育种与栽培研究追求的主要目标之一。

在以淀粉作为主要收获产物的作物中, 淀粉的合成首先是通过源器官制造的光合产物以蔗糖形式输入库器官, 然后再经过一系列的酶催化作用将蔗糖转化成淀粉<sup>[6]</sup>。腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (ADP-glucose pyrophosphorylase, ADPGpase)、可溶性淀粉合成酶 (Soluble starch synthase, SSS)、淀粉分支酶 (Starch branching enzyme, SBE) 是影响块根淀粉合成的 3 个关键酶<sup>[7]</sup>, 其对木薯块根淀粉积累起着重要调节作用<sup>[8]</sup>, 增强木薯块根 ADPGpase、SSS、SBE 活性, 可提高块根淀粉积累速率<sup>[9]</sup>。

内源生长素 (IAA) 是植物生长发育的重要调节物质, 其对植物器官生长发育具有明显的促进作用。关于 IAA 含量与淀粉积累之间的关系已在许多作物上进行研究。有研究发现, 小麦籽粒 IAA 含量与淀粉积累速率、蔗糖合成酶及蔗糖转化酶活性呈极显著正相关<sup>[10]</sup>, 适当提高 IAA 含量有利于促进小麦籽粒淀粉的积累<sup>[11]</sup>。玉米籽粒中 IAA 含量增加有利于提高蔗糖酶活性, 促进淀粉的合成<sup>[12]</sup>。国外也有学者研究得出, IAA 含量与甘薯块根生长同步增加<sup>[13]</sup>。然而, 目前关于木薯内源 IAA 含量对块根淀粉积累的影响研究较少, IAA 含量与淀粉合成关键酶活性之间的关系尚未见报道。本研究以淀粉含量不同木薯品种为材料, 测定木薯各生育时期叶片、茎秆和块根的内源 IAA 含量以及块根的淀粉关键酶活性, 旨在揭示内源 IAA 对木薯块根淀粉积累的调控机理, 为高淀粉木薯品种选育提供科学依据。

## 1 材料与与方法

### 1.1 试验材料

供试材料采用 2 个遗传背景相近的木薯品种, 淀粉含量较低的品种华南 124 (SC124), 及其人工诱变获得的淀粉含量较高的品种辐选 01 (RS01)。

### 1.2 试验设计

本试验于 2014 年 4—12 月在广西大学农学院

农业科研基地进行, 试验地土壤有机质含量 1.46%, 全氮 0.26%, 全磷 0.19%, 全钾 0.32%, 碱解氮 53.87 mg/kg, 速效磷 24.26 mg/kg, 速效钾 63.20 mg/kg。

木薯于 2014 年 4 月 6 日种植, 供试 2 个木薯品种相间排列, 3 次重复, 小区面积为 33 m<sup>2</sup>, 木薯种植规格为 100 cm×80 cm。种植前先起垄、施肥、覆上地膜, 然后将木薯种茎斜插种植。其中肥料施用方法为有机肥 15 000 kg/hm<sup>2</sup>, 复合肥 (N、P 和 K 质量比为 15:15:15) 225 kg/hm<sup>2</sup> 作基肥; 6 月 6 日施苗肥, 尿素 150 kg/hm<sup>2</sup>, 复合肥 (N、P 和 K 质量比为 15:15:15) 225 kg/hm<sup>2</sup>, 氯化钾 112.5 kg/hm<sup>2</sup>; 8 月 7 日施薯肥, 尿素 225 kg/hm<sup>2</sup>, 复合肥 (N、P 和 K 质量比为 15:15:15) 300 kg/hm<sup>2</sup>, 氯化钾 150 kg/hm<sup>2</sup>。其他田间管理措施与常规一样。2014 年 12 月 30 日进行收获。

试验根据木薯生长的 4 个生育时期进行采样, 时间分别为种植后的 75 d (苗期)、135 d (块根形成期)、195 d (块根膨大期)、255 d (块根成熟期)。上午 9:00 左右, 每个小区分别取 3 株长势一致、生长健壮的木薯植株, 测定其叶片、茎秆和块根的各项指标, 其中叶片取第 3~5 片完全展开叶, 茎秆取生长点往下 1 m (苗期取生长点以下 0.5 m) 较嫩的部位。测定内源 IAA 和淀粉合成酶的材料立即用液氮速冻后放到 -80 °C 超低温冰箱保存备用, 测定淀粉含量的样品则先 105 °C、20 min 杀青, 再 75 °C 烘干至恒重后粉样、过筛。

### 1.3 测定指标及方法

内源 IAA 含量的测定采用 ELISA 酶联免疫吸附分析法<sup>[14]</sup>; ADPGpase、SSS 活性测定参照梁建生等<sup>[15]</sup>、李立人等<sup>[16]</sup>的方法; SBE 活性测定参照程方民等<sup>[17]</sup>、盛婧等<sup>[18]</sup>的方法; 淀粉含量测定参照上海植物生理学会的蒽酮比色法<sup>[19]</sup>。每个指标测定均设 3 个生物学重复。

### 1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 和 SPSS 18.0 软件进行数据处理和统计分析。

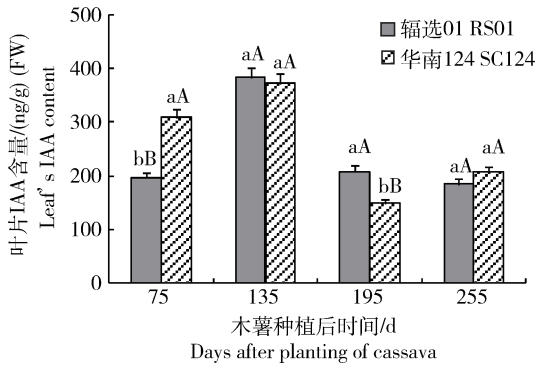
## 2 结果与分析

### 2.1 淀粉含量不同木薯品种内源 IAA 含量比较

#### 2.1.1 淀粉含量不同木薯品种叶片内源 IAA 含量比较

生长素在适宜浓度下可促进植物茎叶生长和光

合产物产生。由图1可见,随着生育期的延长,淀粉含量不同的木薯品种叶片内源 IAA 含量均在种植 75 d 后迅速上升,135 d 达到最大值,之后又迅速下降,195 d 后高淀粉品种 RS01 继续缓慢下降,低淀粉品种 SC124 则缓慢上升。在种植后 75 d,SC124 叶片 IAA 含量显著高于 RS01,说明,低淀粉木薯品种 SC124 叶片早发。后 3 个时期,RS01 叶片 IAA 含量均高于 SC124,但 135 和 255 d 相差不大。



不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示差异极显著 ( $P < 0.01$ ), 下同。

Different small letters mean significant differences ( $P < 0.05$ ), different capital letters mean highly significant differences ( $P < 0.01$ ). The same as follows.

图1 不同木薯品种不同时期叶片内源 IAA 含量变化

Fig. 1 IAA content in leaf of cassava at different periods

### 2.1.2 淀粉含量不同木薯品种茎秆内源 IAA 含量比较

由图2可知,高淀粉品种 RS01 和低淀粉品种 SC124 茎秆 IAA 含量的变化趋势与叶片 IAA 含量的变化相似,茎秆和叶片在 IAA 的运输中可能存在一定的关系。随着生育期的延长,RS01 茎秆 IAA 含量先上升后下降,而 SC124 则是先上升后下降,然后出现逐渐上升的趋势。2 个木薯品种茎秆 IAA 含量最高峰都出现在种植后 135 d,即块根的膨大期,说明,此时块根是生长中心,IAA 向块根部运输。在 135 和 195 d 时,RS01 的茎秆 IAA 含量较 SC124 高,75 和 255 d 则相反。SC124 在后期其茎叶 IAA 含量均有所增加,可见低淀粉木薯品种生育后期地上部分可能还继续生长,导致消耗一定的光合同化产物,因此,减少了同化物向块根的运输和积累。

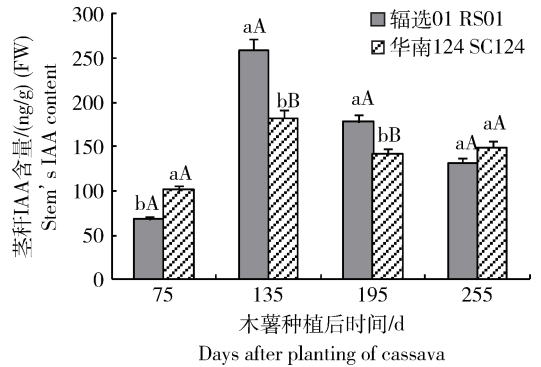


图2 不同木薯品种不同时期茎秆 IAA 含量变化

Fig. 2 IAA content in stem of cassava at different periods

### 2.1.3 淀粉含量不同木薯品种块根内源 IAA 含量比较

块根中 IAA 主要来源是地上部茎叶中的 IAA。由图3可知,随着生育期的延长,高低淀粉木薯品种块根 IAA 含量的变化基本一致,呈现先迅速上升,后逐渐下降的变化趋势,最大值出现在木薯种植后 135 d,即苗期最低,块根膨大期最高,块根成熟期又逐渐减少。除了 75 d 时 RS01 的块根 IAA 含量低于 SC124,其他时期 RS01 块根的 IAA 含量均较高。195 d 之后 SC124 下降幅度较大,RS01 下降幅度较小。经统计分析,各生育时期 2 个木薯品种的块根 IAA 含量差异均达到显著水平。

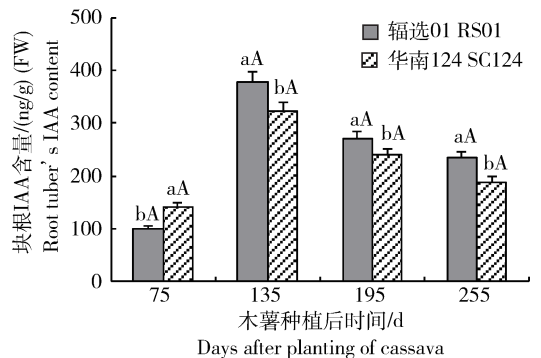


图3 不同木薯品种不同时期块根 IAA 含量变化

Fig. 3 IAA content in root of cassava at different periods

## 2.2 淀粉含量不同木薯品种块根淀粉合成关键酶活性比较

### 2.2.1 淀粉含量不同木薯品种块根 ADPGase 活性比较

ADPG 是淀粉合成的直接前体物质之一,ADPGase 可催化 GIP 与无机焦磷酸反应生成 ADPG。如图4可见,随着生育期的延长,高低淀粉

木薯品种块根 ADPGpase 活性先缓慢上升,在种植 135 d 后则迅速上升,195 d 后高淀粉品种 RS01 继续逐渐上升,低淀粉品种 SC124 则逐渐下降。RS01 整个生育期块根 ADPGpase 活性均大于 SC124,其中前期 75 d 时相差不大,随着生育期的延长差异逐渐增加,后期高淀粉木薯品种 ADPGpase 活性一直保持较高水平。说明高淀粉木薯品种合成 ADPG 的能力较强,因此,能够为块根淀粉积累提供更多的前体物质。

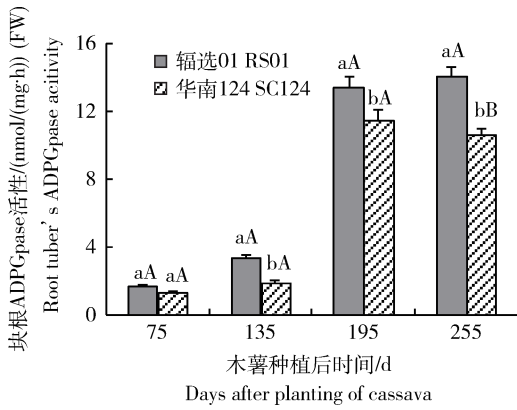


图 4 不同木薯品种不同时期块根 ADPGpase 活性变化  
Fig. 4 ADPGpase activity in root of cassava at different periods

2.2.2 淀粉含量不同木薯品种块根 SSS 活性比较

SSS 是催化淀粉合成的一个重要酶,其可催化 ADPG 与葡聚糖发生反应并延长淀粉链,主要负责支链淀粉的合成。如图 5,木薯种植后 75 d,低淀粉品种 SC124 的块根 SSS 活性比高淀粉品种 RS01 高,但相差不大,而其他时期 RS01 的块根 SSS 活性均高于 SC124。随着生育期的延长,SSS 活性变化趋势与 ADPGpase 相似,高低淀粉品种 SSS 活性均

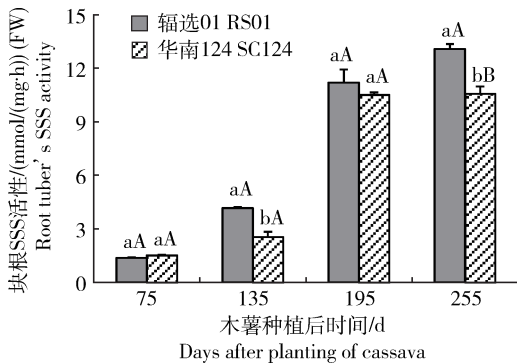


图 5 不同木薯品种不同时期块根 SSS 活性变化  
Fig. 5 SSS activity in root of cassava at different periods

表现为先缓慢上升,135 d 后迅速上升,195 d 时 SC124 达到最大值,之后缓慢下降,而 RS01 仍保持上升趋势。说明高淀粉木薯品种块根利用 ADPG 合成长链淀粉能力较强。

2.2.3 淀粉含量不同木薯品种块根 SBE 活性比较

SBE 是合成支链淀粉的关键酶,其主要作用是能够切开  $\alpha$ -1,4 糖苷键并催化形成  $\alpha$ -1,6 糖苷键,从而产生分支形成分支的糖链。如图 6 可见,生长前期高低淀粉木薯品种块根 SBE 活性相差不大,低淀粉品种 SC124 在种植后的 75 和 135 d,块根 SBE 活性较强,之后则为高淀粉品种 RS01 的块根 SBE 活性较强。随着生育期的延长,2 个木薯品种块根 SBE 活性均逐渐上升,195 d 后 RS01 保持上升趋势,SC124 则缓慢下降。可见高淀粉木薯品种生育后期具有较强的支链淀粉合成能力。

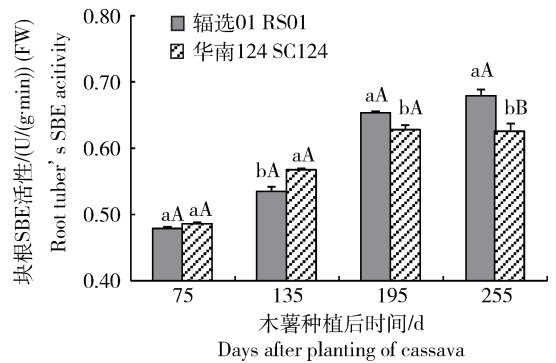


图 6 不同木薯品种不同时期块根 SBE 活性变化  
Fig. 6 SBE activity in root of cassava at different periods

2.3 淀粉含量不同木薯品种各生育期块根淀粉含量变化

由图 7 可见,整个生育时期,高淀粉木薯品种 RS01 的块根淀粉含量均比低淀粉品种 SC124 高。

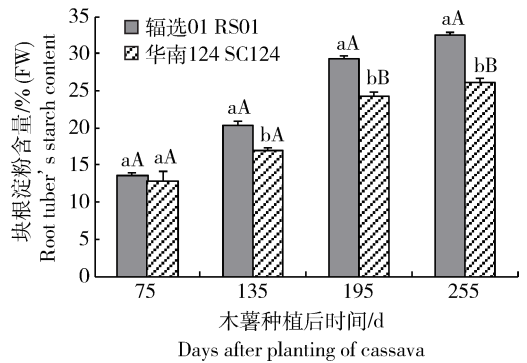


图 7 不同木薯品种不同时期块根淀粉含量变化  
Fig. 7 Starch content in root of cassava at different periods

随着生育期的延长,2个木薯品种的块根淀粉含量均逐渐增加,差异也逐渐增大,其中高淀粉品种增加幅度较大。RS01在种植后75、135、195和255 d时,块根的淀粉含量分别比SC124增加了6.80%、20.28%、20.85%和24.30%。经统计分析,75 d时,2个品种块根淀粉含量差异不显著;135 d时,差异达到显著水平;195和255 d时,2个品种差异达到极显著水平。

#### 2.4 木薯内源 IAA 含量与淀粉合成关键酶活性的相关分析

通过对木薯叶片、茎秆、块根 IAA 含量及块根淀粉合成关键酶活性、块根淀粉含量进行相关分析,

结果见表1。由表可知,叶片 IAA 含量与茎秆 IAA 含量、块根 IAA 含量均呈正相关关系,与块根淀粉合成关键酶 ADPGpase、SSS、SBE 活性及块根淀粉含量均呈负相关关系;茎秆 IAA 含量与块根 IAA 含量呈正相关关系,与块根 ADPGpase、SSS、SBE 活性及块根淀粉含量均呈负相关关系;块根 IAA 含量与块根 ADPGpase、SSS、SBE 活性均呈显著正相关关系,与块根淀粉含量呈极显著正相关关系;块根淀粉含量与块根 ADPGpase、SSS、SBE 活性均呈极显著正相关关系;块根 ADPGpase 活性与 SSS、SBE 活性均呈极显著正相关关系,SSS 活性与 SBE 活性也呈极显著正相关关系。

表1 内源 IAA 含量与淀粉合成关键酶活性的相关分析

Table 1 The correlations of IAA content and starch synthesis enzyme activity

项目 Index	叶片 IAA 含量 IAA content in leaf	茎秆 IAA 含量 IAA content in stem	块根 IAA 含量 IAA content in root tuber	块根 ADPGpase 活性 ADPGpase activity in root tuber	块根 SSS 活性 SSS activity in root tuber	块根 SBE 活性 SBE activity in root tuber	块根淀粉含量 Starch content in root tuber
叶片 IAA 含量 IAA content in leaf	1						
茎秆 IAA 含量 IAA content in stem	0.569	1					
块根 IAA 含量 IAA content in root tuber	0.560	0.952	1				
块根 ADPGpase 活性 ADPGpase activity in root tuber	-0.686	-0.069	0.781*	1			
块根 SSS 活性 SSS activity in root tuber	-0.640	-0.127	0.826*	0.992**	1		
块根 SBE 活性 SBE activity in root tuber	-0.488	-0.231	0.791*	0.943**	0.958**	1	
块根淀粉含量 Starch content in root tuber	-0.493	-0.262	0.958**	0.958**	0.970**	0.960**	1

注:表中\*表示相关性显著( $P < 0.05$ ),\*\*表示相关性极显著( $P < 0.01$ )。

Note: \* means significant correlation ( $P < 0.05$ ); \*\* means highly significant correlation ( $P < 0.01$ ).

### 3 讨论与结论

#### 3.1 木薯内源 IAA 对块根淀粉合成关键酶的效应

内源 IAA 对淀粉合成相关酶的作用在其他作物上已有相关报道。有研究表明,蔗糖转化酶、ADPG-焦磷酸化酶、淀粉合成酶在水稻籽粒中出现最大活性高峰的时间与 IAA 含量基本一致<sup>[20]</sup>。也有研究发现将正在灌浆的稻穗在含有 IAA 的培养基中培养,其淀粉合成相关酶的活性高于不含 IAA 的培养基培养的稻穗<sup>[21]</sup>。本研究得出,块根 IAA 含量与块根 ADPGase、SSS、SBE 活性呈显著正相关关系,说明高含量的 IAA 有利于提高块根淀粉合成关键酶活性。

#### 3.2 木薯淀粉合成关键酶对块根淀粉积累的效应

本研究结果表明,木薯生育前期高低淀粉木薯品种块根 ADPGase、SSS 及 SBE 活性变化趋势与块根淀粉含量变化趋势一致,均表现为上升趋势;后期高淀粉品种继续保持上升,而低淀粉品种酶活性则出现下降,且高淀粉木薯品种在后期酶活性均比低淀粉品种高。说明淀粉合成关键酶活性高有利于块根淀粉积累,这与韦茂贵<sup>[22]</sup>研究结果相似。经相关分析得出,块根淀粉含量与块根 ADPGase、SSS、SBE 活性均呈极显著正相关关系。可见,ADPGase、SSS、SBE 是块根淀粉合成关键酶,对木薯块根淀粉合成起重要调节作用,提高酶活性可促进块根淀粉积累。

#### 3.3 木薯内源 IAA 对块根淀粉积累的效应

IAA 具有两重性,且不同部位对 IAA 的敏感程度不同。本研究得出,叶片和茎秆的内源 IAA 含量与块根淀粉含量呈负相关关系。木薯生长前期,叶片 IAA 含量提高,有利于地上部茎叶生长,提高光合效率,产生更多的光合产物,从而为块根淀粉积累提供更多的原料。到了生长后期,块根淀粉积累能力减弱,IAA 含量过高,会造成茎叶徒长,消耗更多的光合产物,不利于块根淀粉积累。可见,在一定范围内,叶片 IAA 含量低有利于促进块根淀粉积累。

已有许多研究表明,植物内源 IAA 在淀粉积累过程中有重要调节作用。刘延忠等<sup>[23]</sup>研究得出,玉米籽粒中内源 IAA 含量与淀粉积累速率呈极显著正相关关系。刘梦芸等<sup>[24]</sup>研究也得出,IAA 对马铃薯块茎淀粉积累速率有明显促进作用。本研究得出相似结果,木薯块根 IAA 含量与淀粉含量呈极显著正相关关系( $r=0.958$ ),高淀粉木薯品种在生育后

期的块根 IAA 含量显著大于低淀粉品种。可见,提高块根 IAA 含量有利于促进木薯块根淀粉积累。

综上所述,木薯内源 IAA 可能通过调节淀粉合成关键酶的活性来影响块根淀粉的积累,增加块根 IAA 含量,有利于提高块根淀粉合成关键酶活性,从而促进块根淀粉积累。然而,本试验主要从生理生化方面研究木薯内源 IAA 与淀粉积累的关系,想要更深入了解 IAA 调控木薯块根淀粉积累的机理,在分子水平方面还有待于进一步进行研究。

### 参 考 文 献

- [1] 李开绵,林雄,黄洁. 国内外木薯科研发展概况[J]. 热带农业科学,2001,22(1):56-60  
Li K M, Lin X, Huang J. Development situation of the cassava research at home and abroad[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2001, 22(1): 56-60 (in Chinese)
- [2] Nassar N M A, Hashimoto D Y C, Fernandes S D C. Wild manihot species: Botanical aspects, geographic distribution and economic value[J]. *Genetics Molecular Research*, 2008, 7(1): 16-28
- [3] 韦本辉. 中国木薯蕴具巨大产业经济开发潜势[J]. 中国食物与营养, 2001, 7(5): 17-19  
Wei B H. Chinese cassava industry with huge economic development potential[J]. *Food and Nutrition*, 2001, 7(5): 17-19 (in Chinese)
- [4] 黄慧德,刘恩平,刘海清,李海亮,李光辉,黄媛媛. 木薯产业可持续发展的途径与存在问题[J]. 热带农业科学, 2012, 32(2): 84-87  
Huang H D, Liu E P, Liu H Q, Li H L, Li G H, Huang Y Y. Problems and ways of sustainable development of cassava industry[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2012, 32(2): 84-87 (in Chinese)
- [5] 罗兴录,樊吴静. 产学研结合培养广西木薯产业专业技术人才的思考[J]. 中国农学通报, 2013, 29(8): 119-122  
Luo X L, Fan W J. Thinking about the training cassava industry professional technology talents in Guangxi through the combination of industry, education and research [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* [J]. 2013, 29(8): 119-122 (in Chinese)
- [6] Preiss J, Levi C. *The Biochemistry of Plants* [M]. Academic Press, 1980, 3: 371-423
- [7] 池敏青. 木薯块根淀粉积累过程生理生化特性研究[D]. 南宁: 广西大学, 2007  
Chi M Q. Studies on physiological and biochemical characters of tuberous starch accumulation process of cassava [D]. Nanning: Guangxi University, 2007 (in Chinese)
- [8] 肖世云. 木薯淀粉合成酶分布及其对块根积累作用研究[D]. 南宁: 广西大学, 2008

- Xiao S Y. Studies on the distribution of starch synthase and accumulation in cassava tuberous [D]. Nanning: Guangxi University, 2008 (in Chinese)
- [9] 陈会鲜, 罗兴录, 袁圣勇, 刘兴淋, 黄以致, 杨鑫, 郭雅静, 樊吴静. 不同木薯品种茎叶可溶性糖与块根淀粉积累特性研究[J]. 南方农业学报, 2014, 45(6): 972-979  
Chen H X, Luo X L, Yuan S Y, Liu X L, Huang Y Z, Yang X, Guo Y J, Fan W J. Characteristics of starch accumulation in root tuber and soluble sugar in the stems and leaves of different cassava[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2014, 45(6): 972-979 (in Chinese)
- [10] 刘仲齐, 吴兆苏, 俞世蓉. 吡啶乙酸和脱落酸对小麦籽粒淀粉积累的影响[J]. 南京农业大学学报, 1992, 15(1): 7-12  
Liu Z Q, Wu Z S, Yu S R. Effects of IAA and ABA on starch accumulation in wheat grain [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 1992, 15(1): 7-12 (in Chinese)
- [11] 李春燕, 封超年, 张容, 张影, 郭文善, 朱新开, 彭永欣. 宁麦9号花后内源激素和蔗糖含量变化及其与籽粒淀粉合成的关系[J]. 麦类作物学报, 2007, 27(1): 138-142  
Li C Y, Feng C N, Zhang R, Zhang Y, Guo W S, Zhu X K, Peng Y X. Relationship of grain starch synthesis with changes of endogenous hormone and sucrose content after anthesis in wheat variety Ningmai 9 [J]. *Journal of Triticeae*, 2007, 27(1): 138-142 (in Chinese)
- [12] 王艳芳, 李红, 张立军. 春玉米籽粒灌浆期 IAA 对淀粉积累的作用及其机制的研究[J]. 化学与生物工程, 2006, 23(3): 35-38  
Wang Y F, Li H, Zhang L J. Effect and mechanism of IAA to starch accumulation in grain during grain-filling stage in spring maize[J]. *Chemistry & Bioengineering*, 2006, 23(3): 35-38 (in Chinese)
- [13] McDavid C R, Alamu S. The effect of growth regulators on tuber initiation and growth in rooted leaves of two sweet potato cultivars[J]. *Annals of Botany*, 1980, 45(3): 363-364.
- [14] 唐尚格, 夏玉先, 裴炎. 间接酶联免疫法测定植物内源激素[J]. 西南农业大学学报, 1991, 13(2): 183-186  
Tang S G, Xia Y X, Pei Y. Quantitative analysis of plant hormones with indirect enzyme-linked immunosorbent assay (Elisa) [J]. *Journal of Southwest Agricultural University*, 1991, 13(2): 183-186 (in Chinese)
- [15] 梁建生, 曹显祖, 徐生, 朱庆森, 宋平. 水稻籽粒库强与其淀粉积累间关系的研究[J]. 作物学报, 1994, 20(6): 685-691  
Liang J S, Chao X Z, Xu S, Zhu Q S, Song P. Studies on the relationship between the grain sink strength and its starch accumulation in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20(6): 685-691 (in Chinese)
- [16] 李立人. 植物和微生物中的 ATP 提取及测定方法评述[J]. 植物生理学通讯, 1986, 35(4): 5-11  
Li L R. Review on methods of ATP extraction and determination in higher plants and microorganisms[J]. *Plant Physiology Communication*, 1986, 35(4): 5-11 (in Chinese)
- [17] 程方民, 蒋德安, 吴平, 石春海. 早籼稻籽粒灌浆过程中淀粉合成酶的变化及温度效应特征[J]. 作物学报, 2002, 27(2): 201-206  
Cheng F M, Jiang D A, Wu P, Shi C H. The dynamic change of starch synthesis enzymes during the grain filling stage and effects of temperature upon it [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 27(2): 201-206 (in Chinese)
- [18] 盛婧, 郭文善, 胡宏, 朱新开, 封超年, 彭永欣. 小麦淀粉合成关键酶活性及其淀粉积累的关系[J]. 扬州大学学报, 2003, 24(4): 49-53  
Sheng J, Guo W S, Hu H, Zhu X K, Feng C N, Peng Y X. Relationship between activities of key enzymes involving in starch synthesis and starch accumulation in wheat [J]. *Journal of Yangzhou University*, 2003, 24(4): 49-53 (in Chinese)
- [19] 上海植物生理学会. 植物生理学实验手册[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 137-138  
Shanghai Institute of Plant Physiology. *Laboratory Manual of Plant Physiology* [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985: 137-138 (in Chinese)
- [20] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森. 脱落酸对亚种间杂交水稻籽粒充实的调节作用[J]. 江苏农学院学报, 1995, 16(4): 1-6  
Yang J C, Wang Z Q, Zhu Q S. Regulation of abscisic acid to the grain filling of indica-japonica hybrid rice [J]. *Journal of Jiangsu Agricultural College*, 1995, 16(4): 1-6 (in Chinese)
- [21] 潘晓华, 李木英, 熊伟, 曹黎明. 蔗糖和谷氨酰胺及植物激素对水稻离体穗培养淀粉积累的影响[J]. 江西农业大学学报, 2000, 22(1): 1-5  
Pan X H, Li M Y, Xiong W, Cao L M. Effects of sucrose, Glutamine and plant hormones in the culture medium on starch accumulation of detached rice panicles [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2000, 22(1): 1-5 (in Chinese)
- [22] 韦茂贵. 木薯块根淀粉积累生理机制及细胞学基础研究[D]. 南宁: 广西大学, 2011  
Wei M G. Study on cassava root's starch accumulation's physiological characteristic and cytological foundation [D]. Nanning: Guangxi University, 2011 (in Chinese)
- [23] 刘延忠, 李习民, 刘惠惠. 不同类型玉米灌浆过程中籽粒内源激素含量的变化动态[J]. 山东农业科学, 2010, 47(9): 35-38  
Liu Y Z, Li X M, Liu H H. Variation dynamics of grain endogenous hormone content in different types of maize at filling stage [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2010, 47(9): 35-38 (in Chinese)
- [24] 刘梦芸, 蒙美莲, 门福义, 毛雪飞. GA3, IAA, CTK, ABA 对马铃薯块茎淀粉积累调控作用的研究[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1997, 18(2): 16-20  
Liu M Y, Meng M L, Men F Y, Mao X F. Study on the GA3, IAA, CTK and ABA form a role in the regulation of potato tuber [J]. *Journal of Inner Mongolia Institute of Agriculture and Animal Husbandry*, 1997, 18(2): 16-20 (in Chinese)