

李成晨,索海翠,刘晓津,等. 马铃薯锌生物强化研究进展[J]. 江苏农业科学,2019,47(20):69-74.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.20.015

马铃薯锌生物强化研究进展

李成晨,索海翠,刘晓津,李小波

(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,广东广州 510640)

摘要: 锌(Zn)是人体必需的微量元素之一,缺锌不但影响人体正常的食欲和视觉,还影响儿童、孕妇及胎儿的健康发育。马铃薯是我国主要的粮食和蔬菜作物,提高马铃薯的锌含量,对于改善人体锌营养水平具有重要的作用。本文以马铃薯锌生物强化为切入点,综述了国内外通过农艺措施、育种手段和基因强化方法提高马铃薯锌含量的研究进展,提出了今后马铃薯锌营养研究的主要方向,为马铃薯锌生物强化的进一步研究奠定了理论基础。

关键词: 马铃薯;锌含量;生物强化;农艺措施;育种手段;基因强化;研究展望

中图分类号: S532.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)20-0069-06

锌(Zn)是植物生长和发育所必需的微量元素之一,锌元素对人体健康至关重要。据统计,全球大约有 1/3 的人口缺乏锌营养,特别是儿童和孕妇缺锌会严重影响身体健康^[1]。目前,用于补充人体锌营养的途径有直接的营养元素补充、作物生物强化和营养添加加工强化等,其中生物强化就是指通过农艺手段或育种方法提高农作物中可食用部分的人体所需微量元素的含量。马铃薯作为我国第四大主要粮食作物,富含锌、铁等 7 种人体必需的矿质元素,目前已被加工成为符合中国人饮食习惯的馒头、面条、米粉等产品,是我们日常生活中重要的粮食和蔬菜。利用生物强化手段提高马铃薯块茎中的锌含量,对于补充人体锌营养有重要的作用。本文以通过

生物强化手段提高马铃薯锌含量为重点,对国内外通过栽培方式和育种手段来提高马铃薯锌含量的研究进展进行了阐述,并对马铃薯锌元素的研究提出几点建议,为进一步开展马铃薯锌生物强化研究提供一定的基础理论依据。

1 马铃薯锌生物强化的重要性

1.1 锌对人体健康的重要性

锌是植物生长、分化和发育所必需的微量元素,在植物生长及发育过程中发挥着重要作用。锌不仅参与了植物的光合作用、糖类物质的代谢和锌转运蛋白的合成,还是生物合成叶绿体的主要组分之一,对酶活性的调节有着重要作用,进而影响了植物的干物质积累和作物的产量及品质^[2-3]。

随着人们生活水平的提高,对饮食品质的需求不断提高,饮食中营养是否均衡和微量元素含量也逐渐成为人们日常食谱的参考指标,其中锌元素就是人们重视的微量营养元素之一。锌在人体中的含量居第 2 位,仅次于铁,具有维持人体正常食欲、促进人体健康发育、增强人体自身免疫能力、促进创伤及伤口的有效愈合、维持人体视觉正常、调节维生素 A 代谢,以及保持男性生精功能等作用,特别是对儿童的生长和发育,以及对孕妇、胎儿的发育及健康尤为重要^[4]。除此之外,锌在人体内还涉及很多种与其相关基因的表达,可以促进人体细胞的分裂和生长,参与免疫和再生功能的酶反应体系,在人体的不同结构中,锌发挥着重要作用^[5]。

收稿日期:2018-08-20

基金项目:公益性行业(农业)科研专项(编号:201503123-03);广东省农业科学院院长基金(编号:201608);广东省省级财政技术与开发补助费用(编号:粤财工[2015]639号);广东省发展粮食生产项目(编号:粤农计[2017]27号);国家重点研发计划(编号:2018YFD0200809)。

作者简介:李成晨(1983—),男,甘肃庆阳人,博士,助理研究员,主要从事马铃薯节本增效栽培技术机制研究。Tel:(020)87511285;E-mail:lccazdb@163.com。

通信作者:李小波,博士,副研究员,主要从事马铃薯遗传育种与节本增效栽培技术的研究。Tel:(020)87511285;E-mail:lixiaobo1981@163.com。

[72]张福锁. 环境胁迫与植物根际营养[M]. 北京:中国农业出版社,1998.

[73]刘天鹏,董孔军,何继红,等. 糜子育成品种芽期抗旱性鉴定与评价研究[J]. 植物遗传资源学报,2014,15(4):746-752.

[74]冯方剑,宋敏,陈全家,等. 棉花苗期抗旱相关指标的主成分分析及综合评价[J]. 新疆农业大学学报,2011,34(3):211-217.

[75]王贺正,李艳,马均,等. 水稻苗期抗旱性指标的筛选[J]. 作物学报,2007,33(9):1523-1529.

[76]史加亮,李凤瑞,张东楼,等. 抗虫棉品种(系)主要农艺性状配合力与遗传力分析[J]. 山东农业科学,2014,46(1):23-25,28.

[77]罗俊杰,欧巧明,叶春雷,等. 重要胡麻栽培品种的抗旱性综合评价及指标筛选[J]. 作物学报,2014,40(7):1259-1273.

[78]孔德真,崔郑龙,柴秀娟,等. 转 CBF₁ 基因棉花的耐旱生理研究[J]. 西北植物学报,2015,35(12):2497-2504.

[79]朱超,杨云尧,游朝,等. 转 *MvP5CS* 基因棉花抗旱性及其育种价值评价[J]. 干旱区研究,2016,33(1):131-137.

[80]吴文超. 棉花抗旱性评价及抗旱基因 *GhAPX2* 的克隆和表达模式分析[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2016.

[81]吕素莲. 转 *beta* 和 *TsVP* 基因提高棉花耐盐、抗旱性的研究[D]. 济南:山东大学,2007.

[82]程林梅,唐连顺,张原根,等. 氯化钙对棉花幼苗抗旱性的效应[J]. 中国农学通报,1998,14(1):20-21,42.

参照我国卫生健康委员会对人体健康的锌摄入量标准,1~10 岁儿童每天需要摄入锌 10 mg,成人每天需要摄入锌的量为 15~19 mg,然而,由于膳食营养不均衡,大多数人对锌的摄入量不足。目前世界人口缺锌比例已高于 33.3%,造成了人类的“隐性饥饿”,锌缺乏已经是一个全球性的健康问题^[4]。在我国,老年人缺锌的比例达 45% 以上,儿童缺锌的比例则高达 60% 以上。汪云等在 2015 年通过对我国 15 个省份老年居民膳食锌摄入量的调查发现,大多数人存在膳食锌摄入量不足的问题,其中男性的摄入量为 (9.5 ± 3.8) mg/d,女性的摄入量为 (8.2 ± 3.4) mg/d,随着年龄的增加,膳食锌元素的摄入量在不断下降。与人体对膳食锌元素的平均需要量(EAR)相比,未达到标准的比例有 46.1%,其中男性为 65.5%,女性为 28.5%^[6]。由此可见,人体缺锌已成为非常普遍的公共健康问题。

1.2 马铃薯锌生物强化的重要性

人体中的锌大部分来源于植物,约占人体锌的 76%,来源于动物的锌约占人体锌的 18.5%。所以,人体生长和发育所需要的锌主要来自日常饮食中食用的植物锌元素^[7]。如果可以通过生物强化手段提高植物对锌素的吸收效果,增加可食用部位的锌含量,就可以增加或补充人体对锌元素的摄入量。为此,1993 年,国际农业研究磋商组织(CGIAR)提出了培育富含微量元素作物新品种的想法^[8],国际玉米小麦改良中心参与了作物锌生物强化的研究,其中的“Harvest - Plus - China”项目也是中国农业部科学院参与的锌营养缺乏的项目之一。目前,该项目涉及的生物强化作物种类比较多,包括小麦、大豆、玉米、水稻、木薯、甘薯、扁豆和高粱等,主要集中在非洲和南亚,强化的目标营养元素是维生素 A、铁和锌等。由于马铃薯是主食作物,目前也已被列入锌生物强化的工作中^[9]。

马铃薯块茎中富含大量淀粉、有益的蛋白质、多种还原糖类、少量的脂肪和多种维生素等营养物质,其含量均显著高于小麦、水稻、玉米等作物,是营养极其丰富的粮食与蔬菜,被称为“地下苹果”“第二面包”^[10-12]。我国作为世界马铃薯生产和消费第一大国^[13],在农业农村部的推动下,我国的马铃薯目前已经实现了从副食消费向主食消费的转变,且已被加工成为符合中国人饮食习惯的馒头、面条、米粉等产品,在人们的饮食中越来越受喜爱^[13-15]。因此,重视马铃薯微量元素含量,研究和开发富锌马铃薯,利用生物强化技术提高马铃薯块茎中的锌含量,对于提高人们日常饮食的锌含量、及时补充人体锌营养具有重要的现实意义^[7]。

2 马铃薯锌生物强化的研究进展

2.1 农艺措施提高马铃薯块茎的锌含量

目前常见的农艺措施主要有合理的施肥方式、肥料种类的选择、适合的种植模式和其他栽培方式等,不同措施对马铃薯块茎锌含量的影响不同。采用合理的农艺措施能有效提高马铃薯块茎中的锌含量。

2.1.1 施肥方式对马铃薯块茎锌含量的影响 常见的施肥方式有拌种、基施、追施和喷施,不同的施肥方式对马铃薯块茎锌含量的影响不同。播种之前给种薯拌种锌肥,可以有效提高马铃薯的锌含量。研究发现,锌肥拌种处理对不同生育

期马铃薯块茎中锌含量的影响不同,在马铃薯块茎形成期,拌种锌肥处理的马铃薯块茎锌含量显著高于不作锌处理的对照马铃薯^[7]。王延明也研究发现,马铃薯浸种用锌肥处理的块茎锌含量比对照增加了 12%^[5]。

基施锌肥可以增加马铃薯块茎的锌含量。研究发现,施锌肥可以促进水稻产量和籽粒锌含量的增加,与不施锌肥处理相比,施用锌肥可以使水稻增产 8.8%,使籽粒锌含量增加 36.2%^[16]。对小扁豆基施锌肥,不但增加了根瘤数,而且籽粒锌含量与对照相比显著提高了 20%^[17]。对大蒜施用锌肥同样可以显著增加大蒜产量,使大蒜锌含量增加 42.3%^[18]。关于基施锌肥对马铃薯生长的影响,研究表明,施锌处理的马铃薯叶片中叶绿素含量明显增加,块茎淀粉含量增多,块茎锌含量比对照增加了 244.58%^[19]。刘新稳等研究表明,对马铃薯基施硫酸锌能显著提高马铃薯块茎的锌含量,当施用 30 kg/hm² 硫酸锌时,马铃薯块茎的锌含量可以达到最高值 3.04 mg/kg^[20]。

追施锌肥可以提高马铃薯块茎的锌含量。在大豆花期追施锌肥,能够提高大豆生物量、叶绿素含量,同时促进籽粒锌的积累。在分蘖期、灌浆期对扬育梗 2 号水稻追施锌肥,均显著增加了水稻植株的锌含量,其中在分蘖期追施锌肥,糙米中的锌含量比对照增加了 20.9%,在灌浆期追施锌肥,糙米中的锌含量提高了 29.7%^[21]。对马铃薯追施肥料的研究也有报道,但大都集中在追施氮(N)、磷(P)、钾(K)等元素上,关于锌肥的追施目前还未有相关报道。

叶面喷施锌肥可以提高马铃薯块茎的锌含量。董明等以不喷施锌肥为对照,研究喷施锌肥对小麦籽粒品质的影响,结果显示,与对照相比,花后 5 d 喷施锌肥可以明显提高小麦的产量,同时提高小麦蛋白含量,增加干/湿面筋含量,且籽粒锌含量提高了 51.6%^[22]。关于锌肥对水稻籽粒锌含量影响的研究发现,与不施锌对照相比,叶面喷锌处理的水稻籽粒用双硫脲染色后,其颜色显著加深,且化学分析显示,籽粒锌浓度较对照增加了 115.6%^[23],而且在水稻开花期喷施磷酸锌、氨基酸锌复合肥发现,氨基酸锌复合肥是更为有效的锌肥,能显著增加灌浆数和千粒质量,且锌的表观利用率提高到了 20.88%^[24]。而对马铃薯叶片喷施锌肥,与对照不喷施锌肥相比,喷施锌肥可以显著提高马铃薯块茎的锌含量达 2 倍以上^[25]。随着喷锌浓度的提高,马铃薯块茎的锌含量也随之增加。研究发现,马铃薯块茎中约有 17% 的锌含量出现在块茎表皮中,叶面喷施锌肥可增加马铃薯块茎和种皮的锌含量^[26-27]。但是王延明研究 2 种不同施锌方式发现,浸种锌肥处理的马铃薯块茎锌含量要显著高于只喷施锌肥的处理,与浸种锌肥或喷施锌肥单一处理的马铃薯块茎锌含量相比,马铃薯同时浸种和喷锌时对于提高马铃薯块茎的锌含量效果最佳^[5]。尽管喷施锌肥能够有效提高马铃薯块茎的锌含量,但是提高的量远不及马铃薯茎中增加的多,这可能是由于锌在马铃薯韧皮部的运输受到了限制^[25]。

单独施用锌肥不但可以增加马铃薯块茎的锌含量,而且锌肥与其他营养元素的肥料配施也能提高锌含量。研究不同浓度锌处理(低锌 0.15 μmol/L,高锌 2.25 μmol/L)和不同浓度氮处理(低氮 0.4 mmol/L,高氮 4.0 mmol/L)对小麦籽粒锌含量的影响发现,在高氮处理下,不管是低锌还是高锌处理均

能显著增加小麦产量,并增加籽粒中的锌含量,当氮、锌浓度从低到高同时增加时,能够提高小麦籽粒锌含量达 2 倍多^[28]。最佳施肥配比(OPT)氮磷钾配方施肥研究结果显示,当施肥量配比为 $180 \text{ kg/hm}^2 \text{ N} + 135 \text{ kg/hm}^2 \text{ P}_2\text{O}_5 + 135 \text{ kg/hm}^2 \text{ K}_2\text{O}$ 时,马铃薯块茎中的营养元素氮、磷、钾、钙、铁、锌含量最高^[29],且马铃薯出苗后追施氮肥明显提高了马铃薯中的锌含量^[30]。在肥料配施中添加有机肥的研究发现,除了有机肥(M) + NPK 处理与对照相比没有增加锌含量外,其他各处理(M、NPK、NP、NK、PK)均显著增加了马铃薯块茎中的锌含量^[31]。可以看出,锌肥和氮肥或钾肥配合施用具有相互协作性,通过增加营养器官对锌的吸收及向籽粒的转移量,进一步提高了籽粒锌含量,但是磷和锌配合施用则相反,因为降低了营养器官对锌的吸收及向籽粒的转移,进而降低了籽粒锌含量^[32-33]。所以,在生产实践中,建议合理进行氮磷钾配施,才能保证作物的高产优质。

另外,锌肥与硒肥配合施用也能提高不同时期马铃薯各器官的锌含量^[34]。但是,并不是施入土壤的锌肥越多,对于提高植物锌含量的效果就越好,因为锌是重金属元素之一,如果掌握不好而施用过量,就会破坏马铃薯细胞膜的结构,打破细胞渗透平衡,进而影响马铃薯的生长和发育,最终导致减产^[17]。所以,合理掌握提高马铃薯锌含量的生物强化方法显得极为关键。

2.1.2 锌肥种类对马铃薯块茎锌含量的影响 锌肥的种类很多,大致上可以分为 2 类:有机锌肥和无机锌肥。有机态锌不能被植物直接吸收利用,需要由根际环境和微生物置换为无机态锌才可以直接被植物吸收利用,而无机态锌是植物根系可以直接吸收利用的锌元素。

不同类型的锌肥对作物锌含量的影响不同。对水稻锌含量的研究发现,不同锌肥品种和施肥方法对水稻籽粒锌含量的影响存在显著差异,喷施钾锌复合肥较土施锌肥能够使籽粒锌含量显著增加 12.1%;同时,采用高强度、高浓度锌肥喷施叶面生产的富锌水稻种,通过育苗种植可以协同提高水稻产量达 4.6%,提高籽粒锌含量达 3.9%^[23]。随着科技的发展,纳米材料可以改变细胞壁的通透性,控制有效养分的释放,进而促进作物对养分的转运和吸收,对番茄叶片喷施纳米有机锌肥,能够增加番茄对锌肥的吸收和番茄果实的锌含量,其中处理 Zn + Nano Green500 的效果最佳,与对照相比,产量增加了 32.3%,铁含量增加了 42.95%,果实锌含量增加了 34.8%^[8]。在潜在锌缺乏的石灰性土壤上,对小麦单独喷施水溶态无机锌肥 ZnSO_4 ,能显著提高小麦籽粒的锌含量达 11.13 mg/kg ,但是,喷施有机螯合态锌肥 Zn-EDTA(Zn-乙二胺四乙酸)的却无显著差异^[35]。同样地,在潜在缺锌石灰性土壤上研究喷施 EDTA 螯合锌、柠檬酸螯合锌、糖醇锌和硫酸锌对朝天椒产量和品质的影响发现,喷施锌肥能够显著提高朝天椒的产量和品质,糖醇锌能够使果实锌含量提高 68.28%^[36]。然而,有关对马铃薯施用不同类型锌肥的研究较少,给马铃薯施用无机锌肥硫酸锌和有机锌肥糖醇锌后,结果发现,在马铃薯块茎形成期,硫酸锌、糖醇锌处理的马铃薯块茎锌含量分别比对照马铃薯块茎的锌含量提高了 2.90、 1.29 mg/kg ,然而在成熟期的马铃薯块茎中,不同类型的锌肥对马铃薯块茎锌含量的影响却无显著差异^[7],表明马铃薯对

不同类型锌肥的吸收规律不同。

2.1.3 其他栽培方式对马铃薯块茎锌含量的影响 种植模式也可以提高马铃薯块茎的锌含量。在不同种植模式下,与常规和地膜覆盖栽培的模式相比,冬季给小麦补灌的模式提高了小麦籽粒和茎秆中的锌含量^[37]。不同种植模式和轮作方式对农作物的生长有重要影响,其中马铃薯连续种植会出现土壤物理性质恶化、病虫害易发、土壤养分偏耗等现象。因此,南方常会在水稻收获后种植马铃薯,提高土壤复种指数。研究发现,在冬闲稻田种植马铃薯,与农民种植模式相比,高产种植模式、超高产种植模式的锌含量最高,为 26.07 mg/kg (干质量),与农民种植模式相比提高了 25%^[38],表明适合的种植模式也能提高马铃薯块茎的锌含量。

液态地膜覆盖也可以有效提高马铃薯的锌含量。地膜覆盖具有防止水分蒸发、促进作物生长的作用。以腐殖酸钾、成膜剂和交联剂加工合成的新型腐殖酸钾液态地膜,不但可以抑制土壤水分蒸发,而且降解速率快,能为植物提供有效的微量元素,设不同的膜用量(L: 75 kg/hm^2 , M: 150 kg/hm^2 , H: 225 kg/hm^2)、铺塑料膜和不铺膜处理,研究其对马铃薯品质的影响,结果发现,与铺塑料膜相比,处理 L、M、H 的马铃薯锌含量分别提高了 10.42%、14.46%、40.31%,并且随着腐殖酸钾液态地膜用量的增加,马铃薯块茎的锌含量显著增加^[39]。

另外,研究发现溶锌菌(zinc solubilizing bacteria)能够增加作物根际锌的生物有效性,提高作物对锌的吸收效果。根际中的溶锌菌能够改变作物的根系构型,同时分泌有机酸,降低根际 pH 值,进而通过直接途径、间接途径增加作物根际土壤中的有效锌含量,促进作物对锌的吸收,改善光合作用,提高作物锌含量^[40]。但是,目前关于马铃薯的研究还未见报道。

2.2 通过育种手段提高马铃薯的锌含量

2.2.1 传统育种手段对马铃薯锌含量的影响 目前,锌生物强化研究主要集中在水稻、玉米,育种的目标设定将普通对照品种籽粒的锌含量(水稻 16 mg/kg ,小麦 25 mg/kg)增加到新品种水稻籽粒的锌含量 28 mg/kg ,小麦籽粒的锌含量达到 37 mg/kg 。通过对水稻、小麦和甘薯种质资源的筛选,结合当地气候条件与适应性广的品种进行杂交,已经培育出具有高产、抗逆、优质、富锌特点的新品种水稻、小麦、甘薯。雷国方等通过杂交育种选育的特种稻紫米功米 2 号,其锌含量是普通水稻品种的 1.5 ~ 3.0 倍^[41]。张琳琳等借助诱变育种方法,利用 $^{60}\text{Co}-\gamma$ 射线辐射诱变获得了高锌突变体水稻,随机取样检测结果显示,精米中的锌含量高达 $32.8 \sim 34.1 \text{ mg/kg}$,是市售东北香米、泰国香米的 3 倍^[42]。同样对春小麦进行诱变育种,结果显示,突变株系的铁、钙和锌含量较亲本高出 2 ~ 3 倍^[43]。Anuradha 等通过分子标记辅助育种手段,从控制水稻铁、锌含量的数量性状座位(QTLs)中筛选出 6 个锌、铁含量高的优良系^[44]。Kumar 等通过杂交得到 F_2 群体,从中筛选的优良系的锌含量高达 157.4 mg/kg ^[45]。

对于马铃薯的生物强化工作也在进行中,分别由国际干旱地区农业研究中心(ICARDA)、国际马铃薯中心(CIP)和国际半干旱地区热带作物研究中心(ICRISAT)负责,一同与中国农业科学院及 40 个单位进行新品种培育^[9,46]。研究发现,马铃薯锌含量受马铃薯品种和年际变化影响显著^[47],比较 23 个商业马铃薯品种块茎的锌含量发现,品种之间的锌含量差

异达到了 1.76 倍^[25],其中东农 308 具有较高的锌素积累能力^[6,48]。研究马铃薯块茎锌含量的 QTLs 定位发现,在不施用锌肥的条件下,来自马铃薯品种 Stirling 连锁群 12601ab1 × Stirling 的杂交得到的主要 QTL 位点在成熟阶段对马铃薯块茎锌含量的影响很大,限制了对马铃薯商业品种的培育和块茎锌含量的增加^[49]。王潇等研究发现,在 32 个杂种无性系和四倍体马铃薯品种中,有 28 个二倍体无性系马铃薯的锌含量显著高于四倍体,且其广义遗传力估计值为 0.806 8,二倍体马铃薯比四倍体马铃薯有更丰富的遗传变异,是马铃薯品种改良的宝贵资源材料^[50]。如果能够将二倍体马铃薯与现有的优势品种杂交,很有希望培育出富锌的高产马铃薯品种。

2.2.2 分子育种手段对马铃薯锌含量的影响——基因强化

植物长期的低锌胁迫使植物形成了新的机制,通过增强编码锌转运基因的表达和提高土壤中影响锌吸收的生物金属酶的活性来适应胁迫环境^[51],因此,利用转基因技术加强作物对锌的转运、吸收,使作物籽粒或果实部分增强锌的积累也是提高作物锌营养元素含量的生物强化方法之一。

目前,已报道的与锌转运和吸收相关的基因有很多,例如 YSL 蛋白家族(yellow stripe-like protein family)、重金属 ATPase 酶(HMA)、自然抵抗相关巨噬细胞蛋白(NRAPM)、阳离子扩散协助蛋白(CDF)、镁离子/H⁺ 反向转运蛋白(MHX)和锌铁控制运转相关蛋白(ZIP)等^[52-55],都对锌的转运和吸收有调控作用。研究发现,过量表达水稻基因 *OsIRT1* 和 *OsHMA2* 能够提高水稻籽粒中锌的含量^[56-57]。除此之外,锌转运蛋白(ZIP)基因同样对拟南芥、水稻等植物的锌转运吸收有重要作用。而 ZIP 分为锌转运调控体和铁转运调控体,前者是植物体内发现的最早的锌转运体,通过将金属离子从细胞器中转运到细胞质中来维持体内的离子平衡。

有关锌转运体的研究,目前在拟南芥中发现了 15 个 ZIP 蛋白家族成员,大部分 ZIP 成员受缺锌诱导增强表达,其中, *AtZIP1* 主要对土壤中根系吸收锌离子起作用,过表达该基因后能明显增加植物对锌的吸收和增加植物的锌含量。在缺锌条件下,与植物体内锌运输相关的基因 *AtZIP3* 和 *AtZIP4* 也会被诱导增强表达, *AtZIP2* 则只被诱导表达在根部^[58-59];同样的,在大豆缺锌的条件下,检测到 1 个 ZIP 家族成员 *GmZIP1*,只在大豆根瘤中特异性表达,而不在根、茎和叶中表达^[60]。分析水稻 ZIP 家族蛋白发现,有多个水稻锌转运蛋白受锌缺乏诱导并表现出不同的组织特异性。*OsZIP1* 受缺锌诱导表达于根部、花穗,该蛋白与水稻锌的吸收和转运相关; *OsZIP3* 受缺锌诱导表达于各组织和茎节,主要功能是负责锌分配; *OsZIP5* 受缺锌诱导特异性地表达于根部,主要与水稻锌的吸收有关;而 *OsZIP4* 在缺锌条件下主要在生长点和韧皮部被诱导表达,很可能参与水稻植物体内锌离子的平衡与分配。过表达 *OsZIP4* 基因发现,转基因水稻植株根部的锌含量是对照植株的 10 倍,但是茎中和水稻籽粒中的锌含量却是对照组的 1/4^[61-63];超表达 *OsZIP8* 基因也促进了根细胞对锌的吸收和积累,但却抑制了锌向地上部的运输,导致植株出现茎秆变矮、籽粒变小等性状^[64]。过表达 *OsZIP7*、*OsZIP10* 发现,它们分别与拟南芥种子和水稻籽粒锌含量相关^[65]。研究大麦的 ZIP 锌转运蛋白发现,基因 *HvZIP13* 在接种丛枝菌根真菌的情况下,其表达量显著上调,且在低锌土壤中接种丛枝

菌根真菌能够显著增加籽粒、稻草锌含量,但对生物量没有显著影响^[66]。除此之外,过量表达一些水稻铁蛋白基因 *OsFer2* 能够使水稻锌含量提高 1.4 倍;过量表达水稻烟酰胺合成酶基因 *OsNAS1*、*OsNAS2*、*OsNAS3* 能够使糙米中的锌含量提高 2.2 倍;水稻液泡膜转运蛋白突变体基因 *osvit1-1* 和 *osvit2-1* 能够显著增加糙米中的铁、锌含量^[67-69]。然而,关于马铃薯在锌转运方面是否也有类似 ZIP 家族成员的重要功能,目前还未见报道。

3 展望

锌是植物生长和人体健康所必需的重要元素之一,研究马铃薯块茎中锌的含量、提高人体饮食锌含量,对于维持人体健康具有重要的指导意义,但是由于研究技术的限制,目前对马铃薯锌营养的研究大部分集中在锌的增产效果和品质改善上,对于马铃薯富锌品种的选育和基因强化的报道却较少。在今后的研究中,笔者将结合分子生物学技术,从以下几个方面提高对马铃薯锌营养功能的认识。

3.1 马铃薯栽培研究

(1)开展马铃薯锌高效吸收根构型的研究。根系是植物从土壤中吸收锌营养的基础,高效锌吸收的根构型能够为马铃薯在锌缺乏条件下提供更多的锌元素,从而提高马铃薯块茎的锌含量,同时减少锌肥的施用,降低种植成本,减少环境污染。

(2)开展马铃薯锌元素协同增效研究。植物在吸收锌元素的同时,其他微量元素如铁、硼等对锌吸收具有协同作用,研究马铃薯锌营养与其他离子之间的吸收协同关系,可以促进马铃薯对锌和协同离子的吸收利用,提高马铃薯块茎锌的积累量。

(3)开展马铃薯根际和微生物共生研究。通过微生物共生途径改善马铃薯根际微环境,例如马铃薯与丛枝菌根真菌共生、增加溶锌菌、与有益微生物共生等,进而促进马铃薯生长发育,充分利用土壤有机态锌营养增加马铃薯块茎中的锌含量。

(4)开展马铃薯精准施肥研究。研究锌参与马铃薯生长发育的生理及分子调节机制,找到影响马铃薯锌吸收和影响马铃薯产量的关键途径和时期,从而更合理地精准施肥,提高马铃薯块茎的锌含量。

3.2 马铃薯育种研究

(1)常规育种研究。选择富锌马铃薯资源,尤其是富锌的二倍体马铃薯资源,利用常规手段进行杂交育种,选育优质富锌马铃薯品种。

(2)分子育种研究。应用分子生物学、转录组学方法,克隆马铃薯锌吸收、转运的关键基因及调控元件,解析锌吸收、转运调控网络,阐明马铃薯锌吸收、转运的分子机制,发掘马铃薯锌吸收、转运的高效优异等位基因,创制富锌马铃薯新材料。

参考文献:

- [1] Muthayya S, Rah J H, Sugimoto J D, et al. The global hidden hunger indices and maps: an advocacy tool for action[J]. PLoS One, 2013, 8 (6): 1-12.
- [2] 徐绍成,熊贤志. 不同锌肥施用量对马铃薯产量及品质的影响[J]. 农技服务, 2017(3): 16-17.
- [3] 李晓龙. 不同锌肥施用量对马铃薯产量及效益的影响[J]. 现代

- 农业,2015(7):29-30.
- [4] 罗伟君,唐琳,周佳丽,等. 纳米锌肥对番茄果实锌含量与品质的强化[J]. 江苏农业学报,2016,32(1):184-188.
 - [5] 王延明. 锌肥用量及施用方法对马铃薯产量形成及营养品质的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学,2014:1-46.
 - [6] 汪云,王志宏,张继国,等. 2015 年中国 15 省老年居民膳食锌元素摄入状况[J]. 中国健康教育,2018,34(4):291-294.
 - [7] 马振勇,杜虎林,刘荣国,等. 施锌肥对旱作马铃薯植株锌含量及块茎品质的影响[J]. 华北农学报,2017,32(1):201-207.
 - [8] Bouis H. Enrichment of food staples through plant breeding: a new strategy for fighting micronutrient malnutrition [J]. Nutrition Reviews,1996,54(5):131-137.
 - [9] 郝元峰,张勇,何中虎. 作物锌生物强化研究进展[J]. 生命科学,2015,27(8):1047-1054.
 - [10] 赵辉,乔光华,祁晓慧,等. 内蒙古马铃薯生产的比较优势研究[J]. 干旱区资源与环境,2016,30(2):128-132.
 - [11] 赵雪君. 不同氮钾用量对马铃薯块茎钾、铁、锌素积累影响的研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2015:1-51.
 - [12] 孙小龙. 不同锌肥及锌、铁配施对旱作马铃薯产量和营养品质及其形成规律的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学,2014:1-41.
 - [13] 陈万明,蔡瑞林,林琳. 推进马铃薯主粮化的战略构想[J]. 贵州农业科学,2016,44(1):182-185.
 - [14] 李凯,张国辉,郭志乾,等. 叶面喷施铁锌锰微肥对马铃薯生长、品质与产量的影响[J]. 作物研究,2018,32(1):28-30,34.
 - [15] 安康,李小波,索海琴,等. 我国马铃薯晚疫病菌群体结构研究进展[J]. 广东农业科学,2018,45(3):99-106.
 - [16] 徐维明,李小坤,杨运清,等. 施锌对鄂中地区水稻产量和籽粒锌含量的影响[J]. 中国稻米,2016(4):84-85,87.
 - [17] Islam M, Karim M, Oliver M D, et al. Impacts of trace element addition on lentil (*Lens culinaris* L.) agronomy [J]. Agronomy, 2018,8(7):1-13.
 - [18] 孙艳军,史珑燕,徐刚,等. 锌肥施用量对大蒜产量、品质及矿物质元素含量的影响[J]. 江苏农业学报,2016,32(4):891-897.
 - [19] 马振勇,杜虎林,刘荣国,等. 施锌肥对马铃薯干物质积累、生理特性及块茎营养品质的影响[J]. 干旱区资源与环境,2017,31(1):148-153.
 - [20] 刘新稳,孙亮庆,张丽娟,等. 不同施锌量对马铃薯植株锌的吸收、积累及薯块产量的影响[J]. 江西农业学报,2018,30(6):35-38.
 - [21] 赵丽,王张民,黄阳,等. 土壤追施锌肥对水稻植株锌累积特征影响研究[J]. 中国科学技术大学学报,2013,43(8):631-638.
 - [22] 董明,王琪,周琴,等. 花后 5 天喷施锌肥有效提高小麦籽粒营养和加工品质[J]. 植物营养与肥料学报,2018,24(1):63-70.
 - [23] 冯绪猛,郭九信,王玉雯,等. 锌肥品种与施用方法对水稻产量和锌含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2016,22(5):1329-1338.
 - [24] 王晨,刘朝,马婧,等. 叶面喷施氨基酸锌复合物对水稻产量性状和锌吸收的影响[J]. 中国土壤与肥料,2017(4):118-123.
 - [25] White P J, Broadley M R, Hammond J P, et al. Bio-fortification of potato tubers using foliar zinc-fertiliser [J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology,2012,87(2):123-129.
 - [26] White P J, Broadley M R. Physiological limits to zinc biofortification of edible crops [J]. Frontiers in Plant Science,2011,2:1-11.
 - [27] White P J, Thompson J A, Wright G A. Biofortifying Scottish potatoes with zinc [J]. Plant and Soil,2017,411(1/2):151-165.
 - [28] Lopes Pascoalino J A, Thompson J A, Wright G, et al. Grain zinc concentrations differ among Brazilian wheat genotypes and respond to zinc and nitrogen supply [J]. PLoS One,2018,13(7):1-13.
 - [29] 李守强,田世龙,程建新. 氮磷钾肥配比对马铃薯费乌瑞它品质及耐贮性的影响初探[J]. 甘肃农业科技,2017(10):21-26.
 - [30] 陈哲明. 施肥和种植模式对马铃薯生长、产量与品质和土壤肥力的影响[D]. 长沙:湖南农业大学,2016:1-61.
 - [31] 杨丽辉. 肥料配施对马铃薯产质量、养分吸收及土壤养分的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2013:1-53.
 - [32] 王少霞,李萌,田霄鸿,等. 锌与氮磷钾配合喷施对小麦锌累积、分配及转移的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2018,24(2):296-305.
 - [33] 惠晓丽,王朝辉,罗来超,等. 长期施用氮磷肥对旱地冬小麦籽粒产量和锌含量的影响[J]. 中国农业科学,2017,50(16):3175-3185.
 - [34] 白艳妹. 马铃薯养分吸收分配规律及施肥对营养品质的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2007:1-48.
 - [35] 贾舟,陈艳龙,赵爱青,等. 硫酸锌和 EDTA-Zn 不同施用方法对第二季小麦籽粒锌和土壤锌有效性的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2016,22(6):1595-1602.
 - [36] 李美玲,皇飞,郭振升,等. 不同锌肥对朝天椒产量和品质的影响[J]. 陕西农业科学,2018,64(5):30-33.
 - [37] 李宏云,王少霞,李萌,等. 锌与氮磷钾配合喷施对冬小麦锌累积及锌肥利用率的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2015,43(9):139-149.
 - [38] 胡新喜,罗宇,周华兰,等. 基于稻薯轮作的冬种马铃薯种植模式比较试验 [M]. 张家口:中国马铃薯大会,2016:311-319.
 - [39] 王旭钰. 腐殖酸钾液态地膜对生菜和马铃薯生长及产量的影响[D]. 晋中:山西农业大学,2015:1-69.
 - [40] Azhar H H. Zinc solubilizing bacteria for zinc biofortification in cereals: a step toward sustainable nutritional security [M]//Role of rhizospheric microbes in soil. Singapore: Springer Nature, 2018: 203-227.
 - [41] 雷国方,杨树明,曾亚文,等. 粳型水稻高钙富锌新品系功米 2 号选育及栽培技术[J]. 农业科技通讯,2010(1):138-139.
 - [42] 张琳琳,韩娟英,刘振,等. 迷你型高锌含量水稻的选育及其特征特性[J]. 中国稻米,2011,17(6):66-68.
 - [43] Kenzhebayeva S S, Doktyrbay G, Abekova A, et al. Increasing iron, zinc, calcium, magnesium and potassium concentration and their bioavailability in spring wheat mutant lines for improving health [J]. Preprints,2018,9:1-18.
 - [44] Anuradha K, Agarwal S, Rao Y V, et al. Mapping QTLs and candidate genes for iron and zinc concentrations in unpolished rice of Madhukar x Swarna RILs [J]. Gene,2012,508(2):233-240.
 - [45] Kumar J, Jain S, Jain R K. Linkage mapping for grain iron and zinc content in F₂ population derived from the cross between Pau201 and Palman 579 in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Cereal Research Communications,2014,42(3):389-400.
 - [46] Zou C Q, Zhang Y Q, Rashid A, et al. Biofortification of wheat with zinc through zinc fertilization in seven countries [J]. Plant and Soil, 2012,361(1/2):119-130.
 - [47] 王颖,李燕山,桑月秋,等. 云南省马铃薯品种(系)矿物质元素含量研究[J]. 中国食物与营养,2014,20(9):68-72.

- [48] 马丽美. 不同马铃薯品种钾钙铁锌的吸收积累规律[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2014:1-46.
- [49] Subramanian N. Genetics of mineral accumulation in potato tubers [D]. England:University of Nottingham,2012:1-125.
- [50] 王 潇,张 伟,白雅梅,等. 二倍体马铃薯富利亚和窄刀薯杂种块茎中铁和锌的含量及广义遗传力[J]. 作物杂志,2014(4):59-64.
- [51] Henriques A R, Chalfun - Junior A, Aarts M. Strategies to increase zinc deficiency tolerance and homeostasis in plants [J]. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2012, 24(1):3-8.
- [52] Broadley M R, White P J, Hammond J P, et al. Zinc in plants [J]. New Phytologist, 2007, 173(4):677-702.
- [53] Gaither L A, Eide D J. Eukaryotic zinc transporters and their regulation [J]. BioMetals, 2001, 14(3/4):251-270.
- [54] Guerinot M L. Molecular aspects of Cu, Fe and Zn homeostasis in plants [J]. Biochimica et Biophysica acta, 2006, 1763(7):595-608.
- [55] Hall J L, Williams L E. Transition metal transporters in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(393):2601-2613.
- [56] Lee S, An G. Over-expression of *OsIRT1* leads to increased iron and zinc accumulations in rice [J]. Plant Cell and Environment, 2009, 32(4):408-416.
- [57] Takahashi R, Ishimaru Y, Shimo H, et al. The OsHMA2 transporter is involved in root-to-shoot translocation of Zn and Cd in rice [J]. Plant Cell and Environment, 2012, 35(11):1948-1957.
- [58] Mä Ser P, Thomine S, Schroeder J I, et al. Phylogenetic relationships within cation transporter families of *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2001, 126(4):1646-1667.
- [59] Wintz H, Fox T, Wu Y Y, et al. Expression profiles of *Arabidopsis thaliana* in mineral deficiencies reveal novel transporters involved in metal homeostasis [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(48):47644-47653.
- [60] Moreau S, Thomson R M, Kaiser B N, et al. GmZIP1 encodes a symbiosis-specific zinc transporter in soybean [J]. Journal of Biological Chemistry, 2002, 277(7):4738-4746.
- [61] Ishimaru Y, Suzuki M, Kobayashi T, et al. OsZIP4, a novel zinc-regulated zinc transporter in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(422):3207-3214.
- [62] Ishimaru Y, Masuda H, Suzuki M, et al. Overexpression of the OsZIP4 zinc transporter confers disarrangement of zinc distribution in rice plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(11):2909-2915.
- [63] Lee S, Jeong H J, Kim S A, et al. OsZIP5 is a plasma membrane zinc transporter in rice [J]. Plant Molecular Biology, 2010, 73(5):507-517.
- [64] Lee S, Kim S A, Lee J, et al. Zinc deficiency-inducible OsZIP8 encodes a plasma membrane-localized zinc transporter in rice [J]. Molecules and Cells, 2010, 29(6):551-558.
- [65] Maurya S, Vishwakarma A K, Dubey M A, et al. Developing gene-tagged molecular marker for functional analysis of OsZIP10 metal transporter gene in rice [J]. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding, 2018, 78(2):180-186.
- [66] Watts-Williams S J, Cavagnaro T R. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain zinc concentration and modify the expression of root ZIP transporter genes in a modern barley (*Hordeum vulgare*) cultivar [J]. Plant Science, 2018, 274:163-170.
- [67] Paul S, Ali N, Gayen D, et al. Molecular breeding of *Osfer2* gene to increase iron nutrition in rice grain [J]. GM Crops and Food: Biotechnology in Agriculture and the Food Chain, 2012, 3(4):310-316.
- [68] Johnson A T, Kyriacou B, Callahan D L, et al. Constitutive overexpression of the *OsNAS* gene family reveals single-gene strategies for effective iron- and zinc-biofortification of rice endosperm [J]. PLoS One, 2011, 6(9):1-11.
- [69] Zhang Y, Xu Y H, Yi H Y, et al. Vacuolar membrane transporters OsVIT1 and OsVIT2 modulate iron translocation between flag leaves and seeds in rice [J]. Plant Journal, 2012, 72(3):400-410.

(上接第 63 页)

- [73] Carvalho M, Ferreria P J, Mendes S, et al. Human cancer cell antiproliferative and antioxidant activities of *Juglans regia* L. [J]. Food and Chem Toxicol, 2010, 48(1):441-447.
- [74] 刘 艳,方 晨,曹 凯,等. 新疆核桃青皮提取物抗氧化作用研究[J]. 食品工业,2012,33(9):114-116.
- [75] Alkhawajah A M. Studies on the antimicrobial activity of *Juglans regia* L. [J]. American Journal of Chinese Medicine, 1997, 25(2):175-180.
- [76] Zhao L Z, Chen S, Fang Q, et al. Effect of juglone on migration of human ovarian cancer SKOV3 cells [J]. Advanced Materials Research, 2014, 912-914:1911-1914.
- [77] Gao X L, Lin H, Zhao W, et al. JA, a new type of polyunsaturated fatty acid isolated from *Juglans mandshurica* Maxim, limits the survival and induces apoptosis of hepatocarcinoma cells [J]. Apoptosis, 2016, 21(3):340-350.
- [78] 丁 芸. 核桃青皮的活性成分提取及染色性能研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学,2016:1-44.
- [79] 王刚霞. 核桃青皮提取物果蔬保鲜剂的研究与应用[D]. 乌鲁木齐:新疆大学,2014:1-61.
- [80] 翟梅枝,张凤云,刘朝斌,等. 核桃叶提取物对粘虫和小菜蛾的拒食活性研究[J]. 西北林学院学报,2005,20(2):138-140.
- [81] 孙墨琰. 核桃楸的杀虫活性及活性成分研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2007.
- [82] 翟梅枝,李晓明,林奇英,等. 核桃叶抑菌成分的提取及其抑菌活性[J]. 西北林学院学报,2003,18(4):89-91.
- [83] 黄云峰,万众,吴夏雷,等. 薄壳山核桃外果皮提取液的抑菌活性研究[J]. 分子植物育种,2017,15(6):2389-2393.
- [84] 吴文军. 生物杀虫剂——原理·方法·实践[M]. 西安:陕西科学技术出版社,1998:1-81.
- [85] Ikekawa T, Nakanishi M, Uehara N, et al. Antitumor action of some basidiomycetes, especially *Phellinus linteus* [J]. Gan, 1968, 59(2):155.
- [86] Qa'Dan F, Thewaini A, Ali D A, et al. The antimicrobial activities of *Psidium guajava* and *Juglans regia* leaf extraction [J]. American Journal of Chinese Medicine, 2005, 33(2):197-204.
- [87] 别智鑫,翟梅枝,王 伟,等. 核桃青皮的化感作用Ⅱ层析分离物对几种植物幼苗生长的影响[J]. 西北农业学报,2006,15(6):90-94.
- [88] 翟梅枝,黄湘海,刘 枫,等. 黑核桃内生真菌 HJ₁ 发酵产物的除草活性[J]. 西北农业学报,2010,19(7):133-137.