

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2024)02-0168-08

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2024.02.011

马铃薯块茎低温糖化研究进展及展望

吴超¹, 方小婷¹, 石鑫鑫¹, 周鑫¹, 罗超¹, 达娃卓嘎¹, 郑顺林^{1,2*}

(1. 四川农业大学西南作物基因资源发掘与利用国家重点实验室/作物生理生态及栽培四川省重点实验室, 四川 成都 611130;

2. 农业农村部薯类作物遗传育种重点实验室, 成都久森农业科技有限公司, 四川 新都 610500)

摘要: 为减少马铃薯采收后病虫害、块茎萌发等造成的损失, 通常将马铃薯置于2~5℃低温环境贮存, 但随马铃薯块茎贮存时间推移, 葡萄糖、果糖等还原糖积累过多, 发生“低温糖化”(Cold-induced sweetening, CIS)。过高含量的还原糖与游离氨基酸在高温油炸过程中发生化学反应, 产生褐色、味苦的物质, 严重影响马铃薯加工质量。因此, 控制马铃薯低温糖化是马铃薯加工产业链高效运转的关键。综述总结前人研究进展, 从低温条件下淀粉-糖代谢响应和马铃薯块茎微观结构变化两个方面, 解释低温糖化现象成因, 概括马铃薯品种、贮藏条件、植物激素因素对低温糖化的影响, 并从分子育种和外源施加植物激素两个方面对调控马铃薯低温糖化提出建议及展望。

关键词: 马铃薯; 低温糖化; 淀粉-糖代谢; 品种; 贮藏条件; 植物激素

Research Progress and Prospects on Cold-induced Sweetening in Potato Tubers

WU Chao¹, FANG Xiaoting¹, SHI Xinxin¹, ZHOU Xin¹, LUO Chao¹, DAWA Zhuoga¹, ZHENG Shunlin^{1,2*}

(1. State Key Laboratory of Crop Gene Exploration and Utilization in Southwest China, Sichuan Agricultural University/Crop Ecophysiology and Cultivation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu, Sichuan 611130, China;

2. Key Laboratory of Tuber Crop Genetics and Breeding, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Chengdu Joyson Agricultural Technology Co., Ltd., Xindu, Sichuan 610500, China)

Abstract: Potato tubers are typically stored at a low temperature of 2-5 °C to minimize losses from diseases, insect pests, and sprouting after harvest. However, during the storage period of potato tubers, reducing sugars such as glucose and fructose accumulate too much, resulting in "cold-induced sweetening" (CIS). Excessive levels of reducing sugars and free amino acids react chemically during high-temperature frying to produce brown, bitter substances, which have a significant impact on the processing quality of potatoes. Therefore, the application of effective measures to control cold-induced sweetening in potatoes is the key to the efficient operation of the potato processing industry chain. The previous research progress is outlined, detailing the causes of cold-induced sweetening in relation to starch-sugar metabolism response at low temperatures and alterations in the micro-structure of potato tubers. It also examines the

收稿日期: 2024-03-21

基金项目: 四川省科技计划育种攻关项目(2021YFYZ0005; 2021YFYZ0019); 国家现代农业产业技术体系四川薯类创新团队项目(sccxt-2023-09); 四川省自然科学基金(2022NSFSC0014)。

作者简介: 吴超(2000-), 男, 硕士研究生, 从事马铃薯高产栽培生理研究。

*通信作者(Corresponding author): 郑顺林, 博士, 教授, 主要从事薯类高产栽培生理及栽培技术研究, E-mail: 248977311@qq.com。

impacts of potato varieties, storage conditions, phytohormones, and other factors on cold-induced sweetening. Furthermore, it provides insights and future directions for mitigating cold-induced sweetening in potatoes through molecular breeding and the utilization of phytohormones from external sources.

Key Words: potato; cold-induced sweetening; starch-sugar metabolism; variety; storage condition; phytohormone

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)作为仅次于玉米、水稻、小麦的全球第四大粮食作物,已有逾160个国家种植^[1]。其因维生素含量丰富、低脂肪、高碳水化合物而广受人们推崇。全球马铃薯有近一半被直接食用,余者则用于生产淀粉、食品加工和饲料制作。中国虽已成为马铃薯生产大国,然而贸易份额相对较小。据历年贸易数据分析,中国对马铃薯加工产品需求持续上升,加工业已展现出强大市场推动力^[2]。马铃薯油炸加工品如薯条和薯片深受大众青睐,在马铃薯加工食品中占比超一半,然而适宜油炸加工的品种却极为稀缺^[3,4]。为降低贮存期间马铃薯发芽与腐烂发生率,常将其贮存于4℃环境中。但会刺激马铃薯块茎淀粉-糖代谢紊乱,导致淀粉分解加剧,葡萄糖、果糖等还原糖积累,即“低温糖化”(Cold-induced sweetening, CIS)^[5],此现象是块茎细胞对低温的自我保护机制。在高温烹饪时,马铃薯中还原糖易与游离氨基酸产生美拉德(Maillard)反应,形成黑褐色物质,影响产品色泽、香气和口感,并可能生成潜在致癌物质—丙烯酰胺,对消费者健康构成威胁^[6]。在欧美国家,每年低温糖化马铃薯市场退回率达20%^[7]。因此,低温糖化对马铃薯加工业构成较大挑战,公众高度关注^[8]。为确保粮食和营养稳定供应,提高贮存马铃薯品质,研究马铃薯保鲜贮存技术至关重要。在众多影响因素中,还原糖积聚量具有决定性影响,因此,如何有效控制此类物质积累成为马铃薯保鲜贮存的研究重点。

1 马铃薯块茎低温糖化的发生机理

1.1 低温下马铃薯块茎淀粉-糖代谢响应

植物体内碳水化合物主要以淀粉形式贮存,淀粉按其构型主要分为支链淀粉和直链淀粉,植物通过光合或非光合途径在质体(即叶绿体与造粉

体)内制造淀粉^[9],将其贮存在叶片、根部、种子、块茎等部位。马铃薯块茎置于低温条件下,淀粉会被重新固定并转化为糖(图1)^[10]。从淀粉体输出的产物可通过葡萄糖磷酸盐转位器转化为己糖磷酸盐,也可通过葡萄糖-麦芽糖转运蛋白转化为游离糖。一旦进入细胞中,这些多糖代谢物在蔗糖磷酸合酶(Sucrose phosphate synthase, SPS)催化下转化为蔗糖^[11],随后,在液泡酸性转化酶(Vacuolar acid invertase)作用下,一部分蔗糖被转化为果糖和葡萄糖^[12]。马铃薯块茎低温贮存过程中淀粉降解的主要方式有两种,即通过磷酸化过程或淀粉酶水解方式降解。

1.1.1 淀粉磷酸化途径

马铃薯在低温贮存时,块茎受环境刺激促使淀粉发生代谢,其中淀粉磷酸化酶(Starch phosphorylase, SP)促使其分解为磷酸己糖,以直链淀粉降解程度最显著^[13]。催化反应中,代谢产物经造粉体输入胞质,在尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(Uridine diphosphate glucose pyrophosphorylase, UGPase)和SPS催化下,形成蔗糖^[14],催化反应涉及的酶类都可能是调控淀粉-糖代谢的关键物质。有研究发现,低温和糖酵解过程存在拮抗关系,淀粉分解产生磷酸己糖积累,磷酸己糖作为糖酵解关键物质,其在低温下无法顺利参与糖酵解,从而部分转入蔗糖合成途径,生成蔗糖引起糖分积累^[15]。在此过程,磷酸果糖激酶(Phosphate fructose kinase, PFK)和丙酮酸激酶(Pyruvate kinase, PK)是关键催化剂。低温条件下,PFK构象会剧烈变化且自身活性降低,从而呈现波动性状态^[16]。Ali等^[17]也得到类似结果,其选择‘LAAL-E-Faisal’和‘TPS-9801’两个不同低温糖化特性的马铃薯品种,探究PFK应对温度变化时表现的特性,发现抗低温和易感低温糖化的块茎中该酶稳定性更高。同时,处于较低温度下,PFK

粉的分支结构多样, 由多条葡萄糖短链交织而成, 各链间以 α -1, 4糖苷键联结构建分支, 分支间通过 α -1, 6糖苷键衔接。支链淀粉易溶于水并生成稳定胶体, 其复杂分支便于消化酶对其进行有效分解^[27]。马铃薯块茎中支链淀粉占据主体, 占总淀粉比例的75%以上, 因而马铃薯块茎低温贮存时易产生淀粉分解现象^[25]。低温贮存下, 大量支链淀粉被分解为还原糖, 支链淀粉比例越高, 产生还原糖也越多。研究显示, 支链淀粉浓度较高的马铃薯品种更易受低温糖化影响^[28]。张会灵^[29]证实, 易低温糖化和抵抗低温糖化品种其糖化特性差异源于淀粉粒结构的不同, 前者存在较高含量支链淀粉以及较多无定形区, 导致其结构稳定性稍弱。

2 马铃薯块茎低温糖化的影响因素

2.1 马铃薯品种

马铃薯受温度影响, 干物质和还原糖含量变化显著, 基因型是决定糖分含量的主要因子。试验表明, 将多种马铃薯分别贮存于2、4、8℃环境中, 可使还原糖、蔗糖含量增加; 无论贮存期间抑或回暖后, 各品种间还原糖和淀粉含量均有明显差异^[30]。陈霞^[31]运用基因芯片技术, 识别出近200个与低温糖化有关基因, 比较其在栽培种和野生种块茎中的表达规律, 结果显示大部分基因表达模式在栽培种与野生种中无差异, 而少数基因表达模式或表达量差异明显。然而, 关于低温糖化的内部运作机制, 即不同品种对低温的敏感度有所区别, 即使同一品种, 生长环境改变, 其应对此状况的能力也会受影响。可见, 马铃薯抵抗低温糖化潜力在依赖基因型的同时, 也与生长环境息息相关。

2.2 贮藏条件

2.2.1 贮藏温度

调节马铃薯低温糖化现象可通过改变贮藏环境实现, 已应用于实际生产。有研究认为, 马铃薯于4℃环境中还原糖含量稍高, 且低温会对淀粉颗粒双层膜造成影响, 因此10℃环境更适合贮存^[32]。此外, 18℃的回暖环境也能缓解马铃薯的低温糖化现象, 但随时间推移, 其干物质和淀粉含

量可能下降^[33]。为保证薯类原料质量稳定性, 入库后需立即降温至10~13℃保持15~20 d, 后逐渐把温度降至8~10℃, 湿度保持在85%~93%。此外, 鲜薯贮藏温度建议不超过7℃, 湿度保持在85%~90%, 同时需要严格调控二氧化碳浓度及光照, 从而延长加工薯贮存时间^[34]。也有人提出在10~12℃环境下贮存薯类更佳, 尤其是加工前一周进行回暖处理, 甚至借助S-香芹酮降低块茎萌发率的特性来进一步控糖管理^[14]。

2.2.2 O₂/CO₂比例

研究表明, 适当调节贮藏环境中的气体构成, 不仅能减缓糖含量升高, 且当贮藏环境中氧气浓度为2%时, 可抑制低温下马铃薯块茎糖化现象^[35]。然而, 氧气浓度并非越低越好, 在适宜的气体比例下才能达到最佳效果。在梨的保鲜试验中, 适宜的气体比例可阻止葡萄糖、果糖及山梨糖降解, 但低浓度氧气会加速这些糖类分解^[36]。贮藏环境中氧气和二氧化碳相互制约、相辅相成, 超出平衡范围会对果蔬产生负面影响。研究揭示, 氧气浓度5%、二氧化碳浓度2%~8%的贮藏环境能有效遏制块茎中还原糖增长。高浓度二氧化碳对这种抑制作用的影响并不明显。相比之下, 兼具5%氧气与2%二氧化碳的环境糖化延迟效果较好, 抑制马铃薯低温糖化作用显著^[37]。

2.3 植物激素

调控马铃薯低温糖化的关键措施包括选育耐受性品种和改善贮藏环境, 然而实际生产过程中难以实施, 如品种选育难度大, 升高贮藏温度会导致马铃薯块茎发芽, 贮藏的气体比例调控困难。马铃薯低温糖化除受关键代谢酶影响, 还受植物激素间接调控。施用外源植物激素操作简单, 可控性强, 广泛应用于低温糖化的调控, 如赤霉素、乙烯、油菜素内酯均通过响应相关信号元件参与调节淀粉-糖代谢途径(图2)^[38]。

2.3.1 赤霉素与低温糖化

赤霉素(Gibberellin, GA)为植物体内重要激素之一, 调控植物体碳水化合物代谢及生长发育过程。多项研究表明, GA可提高淀粉代谢相关酶的活动水平。

研究发现, 对葡萄叶片进行GA处理, 在其成

熟后果实内部糖分以及酸性转化酶活性均显著提高^[38]；豌豆苗叶面喷施 GA 处理，可溶性糖与葡萄糖含量同步增长^[39]；对梨的试验发现，采前进行 GA 处理，果实内液泡转化酶合成的基因表达量显著增加，其内蔗糖和总糖浓度随之明显增加^[40]；马铃薯块茎在低温贮存过程中，内源 GA 含量呈明显

上升趋势,淀粉代谢相关酶活性增强,两因素共同作用下还原糖积累量增加^[41]。巩慧玲等^[42]使用GA处理马铃薯块茎并将其置于低温环境,发现淀粉磷酸化酶、蔗糖磷酸化酶、转化酶等活性均提高,产生大量糖类物质,导致马铃薯炸片时色泽黑暗,严重影响口感。

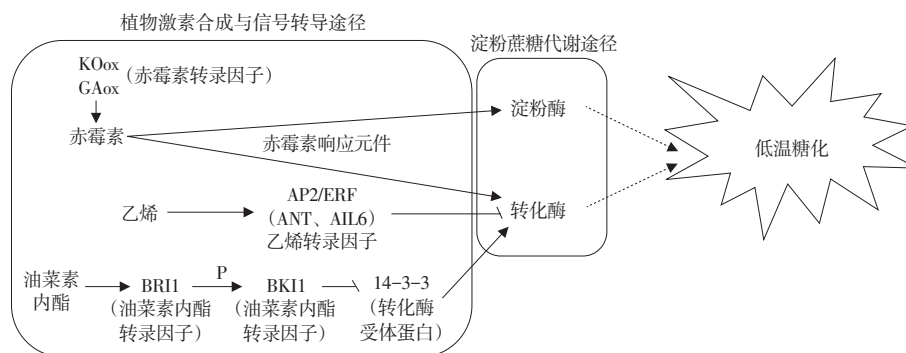


图2 植物激素对马铃薯块茎低温糖化的影响^[38]

Figure 2 Effect of plant hormones on low-temperature sweetening of potato tubers^[38]

2.3.2 脱落酸与低温糖化

脱落酸(Abscissic Acid, ABA)不仅增强植物在干旱、低温等环境压力下的耐性,同时在植物碳水化合物代谢过程中发挥重要作用。研究发现,在甘蔗、橘子、苹果等水果中,ABA处理可促进其果糖和葡萄糖积累^[43]。ABA也可诱导玉米叶片在水分胁迫条件下液泡酸性转化酶活性提高,进一步调控植物体内淀粉、蔗糖及还原糖的组成比例^[44]。低温保存的马铃薯块茎,其还原糖和可溶性糖含量随内源脱落酸含量变化^[15],这表明ABA在马铃薯块茎低温糖化过程中起重要作用。

2.3.3 乙烯与低温糖化

研究发现乙烯(Ethylene, ETH)处理能促进马铃薯炸片颜色褐化,且二氧化碳能与ETH协同作用刺激马铃薯低温糖化^[45]。此外,ETH能显著下调转化酶抑制剂表达,该抑制剂可显著缓解冷诱导的增甜效果,因而ETH可促进低温糖化的发生。但ETH这些作用均可以被1-甲基环丙烯(1-Methylcyclopropene, 1-MCP)抵消^[46]。有研究证实,在马铃薯块茎达到萌芽临界点时,1-MCP与ETH结合可有效阻止低温糖化现象^[47]。进一步研究发现,ETH处理效果在不同马铃薯品种中有不同反应,如马铃薯品种

‘Monona’在ETH处理后进行低温贮存30 d,发现其炸片色泽因乙烯处理而加深,而品种‘Kennebec’则变浅^[48]。

2.3.4 油菜素内酯与低温糖化

油菜素内酯(Brassinolide, BR)作为一种新型激素,可通过调整植物生理代谢及信号传导来增强其抗逆性。然而,关于BR是否对低温糖化具有拮抗作用,尚无明确报道。仅有少数研究借助转录组学技术,分析低温糖化敏感型与不敏感型马铃薯的基因调控机制,揭示 *BR11* 和 *BK11* 基因是BR信号通路的关键转录因子,两者通过相互作用抑制14-3-3蛋白合成,而该蛋白作为转化酶的正调控因子,抑制其合成从而抑制块茎中转化酶的基因表达,进而缓解低温条件下马铃薯块茎还原糖积累^[41]。因此,生产上可以尝试应用BR处理马铃薯块茎,但其对低温糖化的影响效果亟待更深入观察验证。

3 拮抗马铃薯块茎低温糖化的展望

3.1 分子生物学水平上选育马铃薯品种

选育具备抗冻性强的品种，可有效应对马铃薯在低温贮存下的糖化问题。然而，常规育种策

略虽能有效降低还原糖含量,却常导致淀粉含量降低,得不到耐寒又适于加工的优良品种。还原糖主要由淀粉分解产生,这将是后续研究和改进的重点。近年来,分子育种技术的发展为学者们提供了改善淀粉代谢的新途径,从而抗衡低温环境诱发淀粉分解的可能性^[49,50]。在此基础上,可深入探讨马铃薯低温糖化的原理,精确分析影响其程度的关键要素,以此控制糖化过程。在淀粉-糖代谢中,腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)对于淀粉合成至关重要^[51],能催化还原糖转变为淀粉。因此,利用分子技术手段提高AGPase基因表达量,可达到有效促进淀粉合成,抑制还原糖积累的效果。现已发现受低温影响的 β -淀粉酶*StBAM9*基因^[52],能直接作用于淀粉粒,从而破坏淀粉结构的稳定,促进其分解^[53]。通过生物学技术抑制*StBAM9*基因表达,尤其在低温环境下,可显著减缓块茎淀粉分解和还原糖积聚。另外,淀粉发生降解产生蔗糖后,蔗糖进一步水解也是还原糖积累的重要途径,SPS与蔗糖转化酶(INV)在调控蔗糖代谢过程中具有重要作用。因此,通过操控这两步反应相应的基因表达水平,能有效限制蔗糖生成,降低其水解成还原糖的速度,实现对低温糖化的精准掌控。综上,未来应从内因出发,找到低温糖化关键的调控基因,通过转基因方式,分离并克隆与马铃薯块茎中淀粉合成相关酶(如可溶性淀粉合成酶SSS、AGPase)基因,或利用基因敲除手段抑制*StBAM9*、*SPS*、*Inv*等基因表达,从而获得相应植株材料并进行分子鉴定。

3.2 外源施加植物激素处理马铃薯块茎

植物激素是植物体自身合成,具备生理调节功能的微量有机化合物。研究证实,人工提取的植物激素仅对植物生长发育产生影响,而无害于人体。因此外源施加植物激素处理马铃薯块茎,是调节马铃薯低温糖化的新方式。既往研究显示,植物激素与其有明显关联。有研究从与植物激素相关的差异表达基因中解析获得6个与糖类分解代谢密切相关的差异表达基因^[38]: (1)*KOox*和*GA3ox*基因是GA合成途径的正调控因子,可使马铃薯块茎中淀粉酶及酸性转化酶活性增强、糖化

程度加深。因此生产上研发抑制GA合成的试剂,对控制糖分积累有积极效果。(2)*ANT*和*AIL6*基因参与ETH应答响应,对马铃薯碳水化合物代谢具有调控作用,能抑制种薯发芽。然而ETH调控马铃薯萌芽独立于低温诱导,通过补充其抑制剂1-MCP可以缓解低温糖化。基于此,建议在贮藏马铃薯的环境中添加ETH,同时补充1-MCP,既可达到抑制萌芽的效果,还可抑制低温贮存时糖分积累。但ETH及其抑制剂均为气体类激素,其浓度和用量不易掌控,可以将其溶解制成液态试剂,从而探索出马铃薯块茎CIS的低温贮存设施。(3)*BR11*和*BK11*基因是BR信号通路中的重要调控因子,两者通过相互作用削弱蔗糖转化酶基因表达。BR是从油菜花粉中筛选和分离获得,是一种重要的植物甾醇类激素,具有高生理活性,目前生产上广泛应用于马铃薯休眠和萌芽过程,但在调控低温贮存的糖化特性上鲜有研究,因此可尝试应用适宜浓度的BR来调控马铃薯的低温糖化。此外,蔗糖代谢途径是马铃薯低温糖分积累的重要途径,BR能抑制蔗糖转化酶基因表达,弱化该途径中蔗糖向还原糖转化,能达到抑制马铃薯低温糖化的效果。外源施加植物激素能对植物体生理功能产生显著影响,为深化对马铃薯块茎低温糖化的了解,并理解其调控机制及其在实践中的应用,未来还可借助分子生物学方法,深入探讨植物激素调控马铃薯块茎低温糖化的分子机制,并期望以此为基础,探寻改进马铃薯块茎低温糖化的新途径。

[参 考 文 献]

- [1] Nascimento R F, Canteri M H G, Rodrigues S Á, et al. Optimization of processing parameters to control Maillard browning in ready-to-eat processed potatoes [J]. Food Science and Technology International, 2021, 27(8): 764-775.
- [2] 罗文彬, 许国春, 李华伟, 等. 马铃薯营养品质变异特征及优异品系发掘 [J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(2): 505-513.
- [3] Saini R, Kaur S, Aggarwal P, et al. Conventional and emerging innovative processing technologies for quality processing of potato and potato-based products: a review [J]. Food Control, 2023, 153:

- 109933.
- [4] Procaccini L M G, Mu T, Sun H. Effect of innovative food processing technologies on microbiological quality, colour and texture of fresh-cut potato during storage [J]. International Journal of Food Science and Technology, 2022, 57(2): 898–907.
- [5] Tai H H, Lagüe M, Thomson S, *et al.* Tuber transcriptome profiling of eight potato cultivars with different cold-induced sweetening responses to cold storage [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 146: 163–176.
- [6] Shepherd L V T, Bradshaw J E, Dale M F B, *et al.* Variation in acrylamide producing potential in potato: segregation of the trait in a breeding population [J]. Food Chemistry, 2010, 123(3): 568–573.
- [7] Schouten M A, Genovese J, Tappi S, *et al.* Effect of innovative pre-treatments on the mitigation of acrylamide formation in potato chips [J]. Innovative Food Science and Emerging Technologies, 2020, 64: 102397.
- [8] Datir S S. Invertase inhibitors in potato: towards a biochemical and molecular understanding of cold-induced sweetening [J]. Critical Reviews in Food Science and Nutrition, 2021, 61(22): 3804–3818.
- [9] Cheng L, Wang X, Gu Z, *et al.* Effects of different gelatinization degrees of starch in potato flour on the quality of steamed bread [J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2022, 209: 144–152.
- [10] Malone J G, Mittova V, Ratcliffe R G, *et al.* The response of carbohydrate metabolism in potato tubers to low temperature [J]. Plant and Cell Physiology, 2006, 47(9): 1309–1322.
- [11] Zhang H, Hou J, Liu J, *et al.* The roles of starch metabolic pathways in the cold-induced sweetening process in potatoes [J]. Starch-Stärke, 2017, 69(1–2): 1600194.
- [12] 侯娟. 马铃薯低温糖化相关淀粉酶基因的功能鉴定及机制解析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [13] Malinova I, Alseekh S, Feil R, *et al.* Starch synthase 4 and plastidal phosphorylase differentially affect starch granule number and morphology [J]. Plant Physiology, 2017, 174: 73–85.
- [14] 解雅晶. 马铃薯低温糖化及其机理研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [15] Wang Z, Li S, Jian S, *et al.* Low temperature tolerance is impaired by polystyrene nanoplastics accumulated in cells of barley (*Hordeum vulgare* L.) plants [J]. Journal of Hazardous Materials, 2022, 426: 127826.
- [16] Wulfert S, Schilasky S, Krueger S. Transcriptional and biochemical characterization of cytosolic pyruvate kinases in *arabidopsis thaliana* [J]. Plants, 2020, 9(3): 353.
- [17] Ali A, Ahmad Nasir I, Muzaffar A, *et al.* Screening of potato germ-plasm resistant against low temperature sweetening [J]. Journal of Food Quality, 2016, 39(4): 301–310.
- [18] Datir S S, Regan S. Role of alkaline/neutral invertases in postharvest storage of potato [J]. Postharvest Biology and Technology, 2022, 184: 111779.
- [19] Zhang H, Yao Y, Chen S, *et al.* SbRFP1 regulates cold-induced sweetening of potato tubers by inactivation of StBAM1 [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 136: 215–221.
- [20] Bhaskar P B, Wu L, Busse J S, *et al.* Suppression of the vacuolar invertase gene prevents cold-induced sweetening in potato [J]. Plant Physiology, 2010, 154(2): 939–948.
- [21] Liu X, Zhang C, Ou Y, *et al.* Systematic analysis of potato acid-invertase genes reveals that a cold-responsive member, *StvacINV1*, regulates cold-induced sweetening of tubers [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2011, 286: 109–118.
- [22] Padgett-Pagliai K A, Pagliai F A, da Silva D R, *et al.* Osmotic stress induces long-term biofilm survival in *Liberibacter crescens* [J]. BMC Microbiology, 2022, 22(1): 52.
- [23] Liu H, Xin W, Wang Y, *et al.* An integrated analysis of the rice transcriptome and lipidome reveals lipid metabolism plays a central role in rice cold tolerance [J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 91.
- [24] 康朵兰. 马铃薯大西洋块茎在休眠萌发和低温贮藏期的生理生化变化 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2007.
- [25] Manasa S L, Panigrahy M, Panigrahi K C S, *et al.* Overview of cold stress regulation in plants [J]. The Botanical Review, 2022, 88(3): 359–387.
- [26] Liu T, Kawochar M A, Begum S, *et al.* Potato tonoplast sugar transporter 1 controls tuber sugar accumulation during postharvest cold storage [J]. Horticulture Research, 2023, 10(4): uhad035.
- [27] Zeeman S C, Kossmann J, Smith A M. Starch: its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 6: 209–234.
- [28] Fünfgeld M M F F, Wang W, Ishihara H, *et al.* Sucrose synthases are not involved in starch synthesis in *Arabidopsis* leaves [J]. Na-

- ture Plants, 2022, 8(5): 574–582.
- [29] 张会灵. 马铃薯低温糖化相关基因表达分析及两个淀粉降解基因的功能研究 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [30] 尹旺, 邓仁菊, 陈明俊, 等. 耐低温糖化马铃薯资源筛选与评价 [J]. 江苏农业科学, 2023, 51(1): 104–110.
- [31] 陈霞. 马铃薯野生种 *Solanum berthaultii* 抗低温糖化基因的分离及表达特征分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- [32] 舒锐, 谭峰军, 刘少军, 等. 马铃薯低温糖化机制及影响因素研究 [J]. 中国果菜, 2017, 37(3): 6–9.
- [33] 杨明, 包媛媛, 张新永, 等. 不同贮藏温度对云薯 105 马铃薯生理品质的影响 [J]. 江苏农业科学, 2020, 48(5): 189–193.
- [34] 田甲春, 田世龙, 葛霞, 等. 马铃薯贮藏技术研究进展 [J]. 保鲜与加工, 2017, 17(4): 108–112.
- [35] Ellis G D, Knowles L O, Knowles N R. Respiratory and low-temperature sweetening responses of fresh-cut potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers to low oxygen [J]. Postharvest Biology and Technology, 2019, 156: 110937.
- [36] 周慧娟, 叶正文, 骆军, 等. 气调处理对‘早生新水’梨贮藏品质的影响 [J]. 中国农学通报, 2018, 34(28): 143–152.
- [37] 田甲春, 田世龙, 李守强, 等. 低 O₂ 高 CO₂ 贮藏环境对马铃薯块茎淀粉-糖代谢的影响 [J]. 核农学报, 2021, 35(8): 1832–1840.
- [38] 阳芳. 赤霉素对马铃薯块茎低温糖化影响的研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.
- [39] Kutschera U, Khanna R. Mendel–200: pea as a model system to analyze hormone-mediated stem elongation [J]. Plant Signaling and Behavior, 2023, 18(1): 2207845.
- [40] 李节法, 杨琪, 虞秀明, 等. 赤霉素对梨糖代谢及其关键酶基因表达的影响 [J]. 上海交通大学学报: 农业科学版, 2015, 33(3): 21–28, 35.
- [41] Lu L, Liang J, Chang X, et al. Enhanced vacuolar invertase activity and capability for carbohydrate import in GA-treated inflorescence correlate with increased fruit set in grapevine [J]. Tree Genetics and Genomes, 2017, 13(1): 21.
- [42] 巩慧玲, 徐进, 孙梦遥, 等. 赤霉素处理对马铃薯块茎低温糖化的效果 [J]. 中国马铃薯, 2017, 31(3): 138–143.
- [43] 张园. 外源脱落酸处理对冷藏南果梨果皮褐变抑制作用机理研究 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023.
- [44] Jiang Z, Piao L, Guo D, et al. Regulation of maize kernel carbohydrate metabolism by abscisic acid applied at the grain-filling stage at low soil water potential [J]. Sustainability, 2021, 13(6): 3125.
- [45] Bethke P C. Ethylene in the atmosphere of commercial potato (*Solanum tuberosum*) storage bins and potential effects on tuber respiration rate and fried chip color [J]. American Journal of Potato Research, 2014, 91: 688–695.
- [46] Tosetti R, Waters A, Chope G A, et al. New insights into the effects of ethylene on ABA catabolism, sweetening and dormancy in stored potato tubers [J]. Postharvest Biology and Technology, 2021, 173: 111420.
- [47] Foukaraki S G, Cools K, Chope G A, et al. Impact of ethylene and 1-MCP on sprouting and sugar accumulation in stored potatoes [J]. Postharvest Biology and Technology, 2016, 114: 95–103.
- [48] Pinhero R G, Copp L J, Amaya C-L, et al. Roles of alcohol dehydrogenase, lactate dehydrogenase and pyruvate decarboxylase in low-temperature sweetening in tolerant and susceptible varieties of potato (*Solanum tuberosum*) [J]. Physiologia Plantarum, 2007, 130(2): 230–239.
- [49] Yan C, Zhang N, Wang Q, et al. The effect of low temperature stress on the leaves and microRNA expression of potato seedlings [J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2021, 9: 727081.
- [50] Sun H, Li J, Song H, et al. Comprehensive analysis of *AGPase* genes uncovers their potential roles in starch biosynthesis in lotus seed [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20: 1–15.
- [51] Kulakova A V, Efremov G I, Shchennikova A V, et al. Dependence of the content of starch and reducing sugars on the level of expression of the genes of β -amylases *StBAM1* and *StBAM9* and the amylase inhibitor *StAI* during long-term low-temperature storage of potato tubers [J]. Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2022, 26(6): 507.
- [52] Zhang H, Liu J, Hou J, et al. The potato amylase inhibitor gene *SbAI* regulates cold-induced sweetening in potato tubers by modulating amylase activity [J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12(7): 984–993.
- [53] Shahid M A, Balal R M, Khan N, et al. Selenium impedes cadmium and arsenic toxicity in potato by modulating carbohydrate and nitrogen metabolism [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2019, 180: 588–599.