

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2015)05-0301-06

综 述

马铃薯块茎低温糖化分子遗传学研究进展

肖桂林, 谢从华, 黄 维, 曹红菊, 彭晓君, 宋波涛*

(园艺植物生物学教育部重点实验室/国家蔬菜改良中心华中分中心/湖北省马铃薯工程技术研究中心/
华中农业大学园艺林学学院, 湖北 武汉 430070)

摘 要: 薯片和薯条是风靡全球的马铃薯加工食品, 但低温糖化长期困扰着马铃薯加工产业的发展。块茎的低温糖化是一个复杂的数量性状, 分子遗传学的发展使得马铃薯数量性状的遗传定位得以实施。近年来, 马铃薯低温糖化的遗传研究也取得了不错的进展, 包括马铃薯遗传图谱构建和低温糖化相关性状的 QTL 定位, 不同代谢途径上的候选基因的标记与低温糖化 QTL 共定位, 这些研究成果将为进一步明确马铃薯低温糖化机制以及利用遗传定位候选基因标记构建马铃薯低温糖化分子标记辅助选择体系奠定基础。

关键词: 马铃薯; QTL; 低温糖化

Progress in Molecular Genetics of Cold-induced Sweetening of Potato Tuber

XIAO Guilin, XIE Conghua, HUANG Wei, CAO Hongju, PENG Xiaojun, SONG Botao*

(Key Laboratory of Horticultural Plant Biology (HAU), Ministry of Education/National Centre for Vegetable Improvement (Central China)/
Potato Engineering and Technology Research Center of Hubei Province/College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong
Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China)

Abstract: Fried products such as chips and French fries of potato are extremely popular food in the world, but cold-induced sweetening (CIS), a complex quantitative trait, is a main restraining factor for processing. Advances in molecular genetics make it possible to identify CIS-associated genes and develop genetic markers for trait selection through constructing linkage maps and detecting the chromosome regions where the quantitative trait locus (QTLs) located. The main progress in linkage map construction, QTL mapping and the candidate gene identification were reviewed, which lays foundation for understanding molecular mechanism of CIS and approaching the potentials of candidate gene markers in marker-assisted selection.

Key Words: potato; quantitative trait locus; cold-induced sweetening

遗传图谱是指通过分子标记间的连锁关系, 用遗传距离表示分子标记在染色体上的相对位置的基因组图, 是数量性状位点 (Quantitative trait locus, QTL) 定位的基础, 也是实现分离和克隆重要基因和分子标记辅助选择的重要途径^[1]。

1 马铃薯遗传图谱研究进展

早在 1988 年, Bonierbale 等^[2]就利用第一代分子标记 RFLP (Restriction fragment length polymorphism) 构建出了马铃薯的第一张遗传连锁图谱, 该

收稿日期: 2015-08-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(31171602); 国家马铃薯现代农业产业技术体系项目(CARS-10-P06)。

作者简介: 肖桂林(1987-), 女, 博士研究生, 从事马铃薯遗传育种研究。

*通信作者(Corresponding author): 宋波涛, 教授, 博士, 主要从事马铃薯遗传育种研究, E-mail: songbotao@mail.hzau.edu.cn。

图谱由134个标记组成, 每条染色体上的标记数为7~18个, 标记间距是0~30的图谱单位; 共12个连锁群, 分别与番茄的12个连锁群相对应, 其中9个连锁上的标记顺序与番茄相一致, 充分证明了马铃薯与番茄之间的高度的共线性。Tanksley等^[3]利用二倍体BC1群体构建了包含1400个RFLP标记总长度为684 cM的连锁图, 该图谱是迄今为止包含最多数量的RFLP标记的连锁图。但RFLP操作过程复杂, 需要使用放射性同位素, 也存在成本高和设备要求高的缺点。为了能在遗传图谱中利用这些信息, 后续的研究常将RFLP转换成基于PCR的标记, 如序列标签位点标记(Sequence tagged site, STS), Yamanaka等^[4]首次使用该方法, 成功利用RFLP标记开发了87个STS。

扩增片段长度多态性(Amplified fragment length polymorphism, AFLP)作为一种高效的分子标记, 在马铃薯遗传图谱构建和基因定位中发挥了重要作用。首次在马铃薯上利用AFLP分子标记的是Herman等^[5], 他们在回交群体中检测到264个AFLP片段, 并结合已经发表的马铃薯遗传图谱, 成功将这些片段定位到染色体上。AFLP是一种结合了酶切和PCR扩增的分子标记技术, 因此操作较为繁琐。而简单重复序列标记(Simple sequence repeat, SSR)则是一种仅依赖于PCR技术的分子标记, 且广泛分布于基因组中, 多态性比例高, 因而广泛用于构建马铃薯遗传图谱。Provan等^[6]首先开展了马铃薯SSR标记的开发工作, 19对引物可以扩增出片段, 其中7对引物的扩增产物在18个四倍体马铃薯品种中未能检测到多态性, 16对引物的扩增产物能够检测到多态性, 每一个位点有2~19个等位基因。两年之后, Milbourne等^[7]从EMBL数据库、cDNA文库和选择性富集的插入DNA文库中开发得到了112对SSR引物, 其中98对引物在4个二倍体和2个四倍体中能检测到多态性, 这些SSR引物序列被后来的研究者广泛使用。此后, Feingold等^[8]从The Institute for Genomic Research Potato Gene Index数据库中(<http://www.tigr.org>)搜索并开发了94个SSR标记, 将其中61个定位到了马铃薯遗传图谱上, 并通过这些SSR构建了30个来自南美、北美和欧洲的马铃薯品种的指纹图谱。单核苷酸多态性标记(Single nucleotide polymorphism, SNP)是近年来发展起来的新一代分子标

记, 因其多态性高而得到了广泛应用。马铃薯中SNP的首次报道是Rickert等^[9]在含晚疫病抗性基因区域的不同材料中, 通过测序分析发现了127个InDels和1498个SNP。Felcher等^[10]通过芯片共鉴定出4400个SNP。

值得一提的是, 荷兰瓦赫宁根大学的van Os等^[11]在2006年构建了到目前为止密度最高的马铃薯遗传图谱, 作者利用包含了136个株系的二倍体F₁群体构建了双亲的遗传图谱, 其中母本图谱总长度为751 cM, 父本图谱总长度为773 cM, 共包含了10365个标记, 除RFLP、SSR、酶切扩增多态性序列标记(Cleaved amplified polymorphic sequence, CAPS)、序列特征性扩增区域标记(Sequence characterized amplified region, SCAR)等60个标记之外, 其余10305个都是AFLP标记。

虽然目前用于作图和定位的马铃薯群体大都为二倍体, 也有利用四倍体马铃薯作为构建作图群体的报道^[12]。高密度的马铃薯遗传图谱在基因定位、分子标记辅助选择以及比较基因组学的研究中发挥着越来越重要的作用。

2 马铃薯低温糖化QTL定位

薯片和薯条是备受人们喜爱的马铃薯加工食品, 但出于减少常温贮藏产生的块茎失水皱缩、病虫害传播、发芽等现象及延长加工周期的目的, 常将收获后的马铃薯块茎贮藏在低温条件下(7℃左右), 而这种低温贮藏却常使块茎中的淀粉转化为还原糖, 并且扩散到整个块茎。高温油炸加工时, 块茎中的还原糖与游离的氨基酸发生非酶促的迈拉尔德反应(Maillard reaction)^[13], 致使炸片颜色变为黑色或者褐色, 并带苦味, 同时生成具有潜在神经毒性、致癌性以及可诱发突变的丙烯酰胺, 严重威胁到人的身体健康^[14,15]。生理生化研究表明, 低温糖化涉及到一系列碳水化合物的代谢, 这种复杂的代谢和调控网络给低温糖化抗性的遗传学研究也带来了极大的困扰。20世纪以来, 随着分子遗传学的发展, 马铃薯块茎低温糖化的分子遗传学研究取得了重要进展。连锁分析(Linkage mapping)和关联分析(Association mapping)是当今遗传学研究中的两大主要研究方法, 连锁分析是经典遗传研究方法, 关联分析则是近年来发展起来的新型遗传研究方法, 这两种方法均已成功运用到了马铃薯低温

糖化的遗传机制解析中。

2.1 连锁分析

Douches 和 Freyre^[16]开创了低温糖化遗传定位研究的先河, 通过 (*Solanum tuberosum* × *S. chacoense*) × *S. phureja* 构建了包含 110 个单株的二倍体群体, 采用 117 个分子标记, 包括 10 个同工酶标记、44 个 RFLP 标记和 63 个随机扩增多态 DNA 标记 (Random amplified polymorphic DNA, RAPD) 构建了连锁图谱, 并用单因素方差分析定位到了 6 个与 10 °C 贮藏 45 d 时薯片色泽相关的 QTL。这些 QTL 分布在第 2, 4, 5 和 10 号染色体上, 可解释 43.5% 的表型变异, 同时发现上位性互作可解释表型变异的 7%。另外, 研究还检测到加性效应对炸片色泽的影响。继该研究之后, 块茎低温糖化性状也大多以薯片色泽为目标性状。

Chen^[17]利用 RFLP 以及 SCAR、CAPS 标记建立了世界上第一张马铃薯的功能遗传图谱, 定位了碳水化合物代谢途径上的 69 个基因的 85 个多态性位点。这 69 个基因来源于淀粉合成与降解、蔗糖代谢、转运、卡尔文循环(呼吸作用)、糖酵解、氧化磷酸化和三羧酸循环(Tricarboxylic acid cycle, TCA)等代谢途径。这张图谱中关于碳水化合物代谢途径中的候选基因标记, 也用于马铃薯块茎品质相关性状的遗传定位研究, 开启了马铃薯候选基因标记定位的新篇章。随后, Menéndez 等^[18]和 Werij 等^[19]在进行块茎低温糖化研究时也利用了这些候选基因标记。Menéndez 等^[18]在不同的群体中, 进行了不同种类糖含量的 QTL 定位。其构建了 2 个二倍体群体, 鉴定了这 2 个群体在 6 个环境条件下 4 °C 贮藏 3 个月后的葡萄糖、果糖以及蔗糖含量。2 个群体的双亲遗传图谱除包含候选基因标记外, 还包含了 RFLP 和 AFLP 标记。QTL 定位结果显示, 葡萄糖、果糖和蔗糖含量的 QTL 分布于马铃薯的 12 条染色体上, 且葡萄糖含量 QTL 和果糖含量 QTL 大部分是共定位的, 其中效应值大于 10% 的 QTL 位于 1, 3, 7, 8, 9 和 11 号染色体上。与糖含量 QTL 共定位的候选基因有 *AGPase* (腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶)、*Sps* (蔗糖磷酸合酶)、*Sus3* (蔗糖合酶)、*Inv-ap* (胞壁转化酶)、*Sut1* 和 *Sut2* (蔗糖转运子)。Werij 等^[19]同样利用淀粉-糖代谢相关的候选基因标记构建了马铃薯二倍体群体的遗传图谱, 同时在连续两年里鉴定了包

括收获后 2 周、4 °C 贮藏 3 个月以及室温回暖 3 周后块茎的炸片色泽以及多个淀粉相关性状, 将炸片色泽 QTL 定位在了 3, 5, 8, 9 和 10 号染色体上, 3 和 9 号染色体上的 QTL 分别与淀粉磷酸化酶基因 *StPho1a* 和 *StPho2* 共定位, 5 号染色体上的 QTL 与 α -葡聚糖水双激酶 *GWD* 共定位, 10 号染色体上的 QTL 与转化酶 *StLin8* 共定位。

国内对低温糖化的研究起步较晚, 金黎平^[20]通过杂交构建了 02018 二倍体群体, 鉴定了从 2003 年开始连续 3 年的群体炸片色泽指数, 并利用 AFLP 和 SSR 标记构建了国内第一张马铃薯分子连锁图谱, 共包含 158 个分子标记, 17 个连锁群。QTL 定位结果显示, 19 个 QTL 分别分布在 3, 6, 8, 12, 13, 14, 15 和 16 号连锁群上, 解释的表型变异幅度为 5.50%~70.00%, 其中效应值大于 40% 以上的有 3 个 QTL, 分别位于 6, 12 和 13 号连锁群上。刘杰^[21]进一步对该群体材料进行了炸片色泽的筛选, 同时构建了该群体母本 AFLP 遗传图谱, 为后续更精细的定位和育种工作打下了基础。吴艳倩^[22]也构建了二倍体马铃薯杂交群体, 利用 44 对 SSR 标记构建了包含 12 个连锁群的遗传图谱, 总长度为 704.9 cM, 平均标记间距 16.0 cM, 染色体上所含标记最多有 9 个, 最少 2 个。通过对块茎收获后、低温贮藏后以及回暖后的葡萄糖含量和蔗糖含量以及炸片色泽进行鉴定, 最终将炸片颜色位点定位到了 8 号染色体上, 解释了 80.4% 的表型变异; 将葡萄糖含量位点定位到了 1 号染色体上, 解释了 64.1% 的表型变异; 将蔗糖含量 QTL 定位到了 12 号染色体上, 对不同地点蔗糖含量解释的表型变异百分数不同, 分别是 46.1% 和 71.2%。从上述研究中可以看出, 低温糖化在国内的遗传研究已经逐步受到了重视, 但在表型鉴定、定位分析, 尤其是图谱质量方面仍需要进一步完善。

2.2 关联分析

与连锁分析不同, 关联分析是利用自然群体中不同基因组等位基因间的连锁不平衡 (Linkage disequilibrium) 关系, 进行标记与性状的相关性分析。与连锁分析相类似的是, 马铃薯块茎低温糖化关联分析也大多采用了候选基因标记法。首先开展马铃薯低温糖化关联分析和对马铃薯低温糖化关联分析最为详细的研究是 Li 等^[23-25], 首先在 Menéndez 等^[18]的研究结果之上, 分析了定位于

Sug9a(QTL)区间内的 *invGE* 和 *invGF* 两个细胞壁转化酶基因与低温糖化之间的关系^[23]。然后, 通过在高世代育种系和品种材料中对马铃薯块茎品质性状和候选基因相关分析发现, *SSSI*(淀粉合成酶)、*Stp23*(淀粉磷酸化酶)、*Dbe*(淀粉脱支酶)、*G6pdh*(葡萄糖-6-磷酸脱氢酶)、*Sps*(蔗糖磷酸合酶)、*Sus3*(蔗糖合酶)、*Pain1*(液泡转化酶)和 *AGPaseB*(腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶)等21个候选基因标记与块茎品质性状连锁, 平均每个标记解释表型变异的12%, 但不同性状标记解释的表型变异百分数不同, 其中6个标记解释了产量性状变异的26%, 10个标记解释了块茎淀粉含量变异的55%^[24]。2013年, 进一步利用育种高代系材料证明了其中5个标记GP171-a、StpL-3e、Stp23-8b、Pain1-9a和AGPsS-10a共同调控着还原糖含量^[25]。此外, Draffehn等^[26]在219个四倍体马铃薯基因型中细致分析了5个酸性转化酶基因的等位基因多态性, 利用SNP标记检测到液泡酸性转化酶基因 *Pain1* 的2个等位基因与薯片色泽相关。Baldwin等^[27]利用关联分析发现 *UGPase*(尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶)和细胞壁转化酶与马铃薯低温糖化相关。

D'hoop等^[28]和D'hoop等^[29]则在没有使用候选基因标记的情况下对薯片色泽和分子标记进行了一系列的相关性分析, 首先发现了一些AFLP标记与薯片或薯条的色泽相关, 更进一步的分析结果显示, 经过4℃贮藏后块茎炸片色泽相关标记位于马铃薯的1, 6, 7, 8, 9和12号染色体上, 经过8℃贮藏后块茎炸片色泽相关标记位于马铃薯的1, 2, 4, 5, 6, 9和10号染色体上, 其中8℃和4℃贮藏后炸片色泽只有一个位点相重叠, 该位点位于9号染色体上。大量的连锁分析和关联分析结果为低温糖化抗性机制的解析奠定了基础, 同时也为候选基因的鉴定提供了依据。

3 低温糖化QTL与候选基因标记共定位

低温糖化过程是一个复杂的生理生化过程, 不仅涉及到块茎发育期间蔗糖的合成、运输以及向淀粉的转化, 而且与块茎贮藏期间淀粉降解与合成、蔗糖降解与合成、块茎呼吸代谢等密切相关^[30], 对这种复杂的调控网络的研究已经成为块茎品质改良研究的一个重要领域。多年来, 低温糖化QTL和候选基因标记间的共定位分析, 为解析

低温糖化的遗传机制作出了重要贡献。

淀粉降解途径上共定位的基因主要是 *GWD*(α -Glucan, water dikinase)。*GWD*是一种结合在淀粉粒表面的双激酶, 起着磷酸化淀粉的作用, 催化ATP β -磷酸转移到支链淀粉中葡萄糖残基的第3位或者第6位。同时, 转基因试验证明, 干涉 *GWD*后不仅块茎中的磷酸化淀粉含量降低, 还原糖含量也下降, 因而提高了低温糖化抗性^[31]。Werij等^[19]通过对二倍体马铃薯群体进行淀粉相关性状的QTL定位发现, *GWD*与淀粉含量、炸片色泽、直链淀粉含量以及淀粉糊化温度的QTL共定位。淀粉合成途径上共定位的基因有 *SSSI*和 *AGPaseS*。淀粉合酶(SS)是淀粉合成中的关键酶, 将ADP-Glc中的Glc通过 α -1,4键添加到糖原的非还原性末端, 合成支链淀粉^[32]。马铃薯的 *SS I*基因最早在1999年克隆, 但该基因在块茎中表达量很低, 主要在叶片中表达, 对淀粉结构无影响。Li等^[24]通过关联分析研究也表明 *SSSI*和炸片色泽以及淀粉含量呈正相关。*AGPase*是淀粉生物合成过程中第一个起关键性调节作用的酶, 由 *AGPase*催化G-1-P和ATP生成淀粉合成的前体物质ADP-葡萄糖, 是淀粉合成过程中第一个限速步骤^[33]。*AGPase*由两个亚基组成, 分别由 *AGPaseS*和 *AGPaseB*两个基因编码。马铃薯中的 *AGPaseS*位于1号染色体上, 与糖含量或者淀粉含量相关的QTL共定位^[21]。Li等^[25]通过关联分析证明了 *AGPaseS*在76个BNC clones中与低温贮藏后块茎的炸片色泽呈正相关, 与转化酶以及淀粉磷酸化酶标记组合后, 这种相关性仍然存在。

蔗糖在转化酶的作用下转化为葡萄糖和果糖, 转化酶抑制子会抑制转化酶的活性, 而转化酶抑制子又与其他蛋白复合体相互作用, 影响着转化酶抑制子发挥功能, 转化酶通过这一复杂的调控网络调控着低温糖化^[25]。大量的遗传学研究也证明了这一点, 在连锁分析中, 3号染色体上的液泡转化酶、9和10号染色体上的细胞壁转化酶分别与 *Sug3a*、*Sug9a*、*Sug10a* 共定位^[21]。关联分析中Li等^[24]发现9号染色体上的 *invGE*和 *invGF*在3个群体中均和低温贮藏后块茎炸片色泽指数相关。Draffehn等^[26]全面分析了马铃薯中转化酶等位基因的变异, 通过关联分析也发现位于3号染色体上的液泡转化酶与炸片色泽相关性最强, 而细胞壁转化酶相关性则较低。通过对不同的关联分析证

明, 位于3号染色体上的液泡转化酶、9和10号染色体上的细胞壁转化酶均和炸片色泽显著相关^[23-25]。

与低温糖化共定位的转运相关蛋白基因主要是 *G6pt* 和 *Sut1*。 *G6pt* 是 GPT 中最主要的一种转运蛋白, 在异养组织中将葡萄糖-6-磷酸转运到质体中, 参与淀粉合成或者磷酸戊糖途径^[34]。拟南芥叶片中的 *GPT2* 能够感受和响应环境中光的变化, 敲除掉 *GPT2* 后, 淀粉合成减少, 磷酸化糖含量增多。同时在拟南芥和蚕豆的种子中也检测到 *GPT2* 的表达, 通过改变种子对外源糖含量的响应调控种子的发育^[35], 是种子中淀粉合成的限速因子, 调控着同化产物向贮藏物的转化^[36]。 *Sut1* 是蔗糖转运蛋白, 广泛存在于植物和真菌中, 利用跨膜质子浓度梯度将蔗糖转运到细胞质中^[37]。 Type I SUTs 是双子叶植物所特有的, 马铃薯的 StSUT1 就是其中之一。 StSUT1 通过氧化还原反应与 DRM (Detergent-resistant membrane) 片段形成二聚体, 同时还和 PDI (Protein disulfide isomerase) 互作^[38]。 *Sut1* 对马铃薯块茎品质性状的影响也已经从遗传学的角度得到了证实^[21]。 Ant 是腺苷转运蛋白, 但早期的试验证明 Ant 可以将 ADP-Glc 转运到淀粉体, 而 ADP-Glc 是淀粉合成所需的糖原^[39], Cao 和 Shannon^[40] 在玉米中发现腺苷转运基因 *BT1* 的表达量和玉米胚乳中淀粉的积累相关。

Fk 对应着糖酵解途径中的丙酮酸激酶, *Ppe* 对应着卡尔文循环中的戊糖-5-磷酸3-差向异构酶, *Aco* 则是三羧酸循环中的顺乌头酸酶。这3个基因在各自的代谢途径中起着重要作用, 且也有研究证明糖酵解和呼吸作用中的基因在低温糖化中发挥一定功能或差异表达^[41,42]。

虽然马铃薯块茎低温糖化遗传机制的研究目前已经取得长足的进展, 但这些多基因的数量性状位点是如何调控低温贮藏期间块茎还原糖含量的变化仍不是很清楚。基于此, 本实验室通过构建二倍体马铃薯 F₁ 分离群体, 并在不同年份不同地点种植后, 将块茎经过不同处理 (收获后、低温贮藏 30 d 和回暖) 后测定其还原糖含量, 通过 QTL 定位找到了不同温度处理下的还原糖含量 QTL 以及不同温度处理间的条件 QTL, 明确了低温糖化和回暖过程的遗传调控位点。同时, 将候选基因标记和还原糖含量 QTL 进行共定位分析, 明确了部分 QTL 区间的可能的候选基因。此外, 通过分析

QTL 的加性效应以及 QTL 位点间的上位性效应, 更好地阐述了马铃薯块茎从收获经低温贮藏再到回暖过程中还原糖含量变化的遗传机制, 为分子标记辅助育种奠定了理论基础。

[参 考 文 献]

- [1] Morrell P L, Buckler E S, Ross-Ibarra J. Crop genomics: advances and applications [J]. Nat Rev Genet, 2012, 13: 85-96.
- [2] Bonierbale M W, Plaisted R L, Tanksley S D. RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato [J]. Genetics, 1988, 120(4): 1095-1103.
- [3] Tanksley S D, Ganal M W, Prince J P. High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes [J]. Genetics, 1992, 132(4): 1141-1160.
- [4] Yamanaka S, Seishi I, Atsushi I. Construction of integrated genetic map between various existing DNA markers and newly developed P450-related PBA markers in diploid potato (*Solanum tuberosum*) [J]. Breeding Sci, 2005, 55(2): 223-230.
- [5] Herman J E, Jeroen R V, Jan D, et al. The inheritance and chromosomal localization of AFLP markers in a non-inbred potato offspring [J]. Mol Breeding, 1995, 1(4): 397-410.
- [6] Provan J, Powell W, Wangh R. Microsatellite analysis of relationships within cultivated potato (*Solanum tuberosum*) [J]. Theor Appl Genet, 1996, 92: 1078-1084.
- [7] Milbourne D, Meyer R C, Collins A J. Isolation characterization and mapping of single sequence repeat loci in potato [J]. Mol Gen Genet, 1998, 259(3): 233-245.
- [8] Feingold S, Lloyd J, Norero N, et al. Mapping and characterization of new EST-derived microsatellites for potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Theor Appl Genet, 2005, 111(3): 456-466.
- [9] Rickert A M, Jeong H K, Svenja M, et al. First-generation SNP/In-Del markers tagging loci for pathogen resistance in the potato genome [J]. Plant Biotechnol J, 2003, 1(6): 399-410.
- [10] Felcher K J, Coombs J J, Massa A N, et al. Integration of two diploid potato linkage maps with the potato genome sequence [J]. PLoS ONE, 2012, 7(4): e36347.
- [11] van Os H, Andrzejewski S, Bakker E, et al. Construction of a 10000-marker ultra-dense genetic recombination map of potato: providing a framework for accelerated gene isolation and a genome-wide physical map [J]. Genetics, 2006, 173(2): 1075-1087.
- [12] Watanabe K. Potato genetics, genomics, and applications [J]. Breeding Science, 2015, 65(1): 53-68.

- [13] Shallenberger R S, Acree T E, Lee C Y. Sweet taste of D and L-sugars and amino-acids and the steric nature of their chemo-receptor site [J]. *Nature*, 1969, 221(5180): 555-556.
- [14] Mottram D S, Wedzicha B L, Dodson A T. Food chemistry: acrylamide is formed in the Maillard reaction [J]. *Nature*, 2002, 419(6906): 448-449.
- [15] Taeymans D, Wood J, Ashby P, *et al.* A review of acrylamide: an industry perspective on research, analysis, formation, and control [J]. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 2004, 44: 323-347.
- [16] Douches D, Freyre R. Identification of genetic factors influencing chip color in diploid potato (*Solanum* spp.) [J]. *Am Potato J*, 1994, 71(9): 581-590.
- [17] Chen X. A potato molecular-function map for carbohydrate metabolism and transport [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 102(2-3): 284-295.
- [18] Menéndez C M, Ritter E, Schäfer-Pregl R, *et al.* Cold sweetening in diploid potato: mapping quantitative trait loci and candidate genes [J]. *Genetics*, 2002, 162(3): 1423-1434.
- [19] Weirij J S, Furrer H, van Eck H J, *et al.* A limited set of starch related genes explain several interrelated traits in potato [J]. *Euphytica*, 2012, 186(2): 501-516.
- [20] 金黎平. 二倍体马铃薯加工品质及重要农艺性状的遗传分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2006.
- [21] 刘杰. 二倍体马铃薯炸片性状遗传改良 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2006.
- [22] 吴艳倩. 二倍体马铃薯低温糖化相关 QTL 定位分析 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [23] Li L, Strahwald J, Hofferbert H R, *et al.* DNA variation at the invertase locus *invGE/GF* is associated with tuber quality traits in populations of potato breeding clones [J]. *Genetics*, 2005, 170(2): 813-821.
- [24] Li L, Paulo M J, Strahwald J, *et al.* Natural DNA variation at candidate loci is associated with potato chip color, tuber starch content, yield and starch yield [J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 116(8): 1167-1181.
- [25] Li L, Tacke E, Hofferbert H R, *et al.* Validation of candidate gene markers for marker-assisted selection of potato cultivars with improved tuber quality [J]. *Theor Appl Genet*, 2013, 126(4): 1039-1052.
- [26] Draffehn A M, Meller S, Li L, *et al.* Natural diversity of potato (*Solanum tuberosum*) invertases [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 271-285.
- [27] Baldwin S, Dodds K, Auvray B, *et al.* Association mapping of cold-induced sweetening in potato using historical phenotypic data [J]. *Ann Appl Biol*, 2011, 158(3): 248-256.
- [28] D'hoop B B, Paulo M, Mank R, *et al.* Association mapping of quality traits in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Euphytica*, 2008, 161(1-2): 47-60.
- [29] D'hoop B B, Keizer Paul L C, Paulo M J, *et al.* Identification of agronomically important QTL in tetraploid potato cultivars using a marker-trait association analysis [J]. *Theor Appl Genet*, 2014, 127(3): 731-748.
- [30] Malone J G, Mittova V, Ratchliffe R G, *et al.* The response of carbohydrate metabolism in potato tubers to low temperature [J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(9): 1309-1322.
- [31] Lorberth R, Ritte G, Willmitzer L, *et al.* Inhibition of a starch-granule-bound protein leads to modified starch and repression of cold sweetening [J]. *Nat Biotechnol*, 1998, 16(5): 473-477.
- [32] Nakamura Y. Towards a better understanding of the metabolic system for amylopectin biosynthesis in plants: rice endosperm as a model tissue [J]. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43(7): 718-725.
- [33] Tetlow I J, Wait R, Lu Z, *et al.* Protein phosphorylation in amyloplasts regulates starch branching enzyme activity and protein-protein interactions [J]. *The Plant Cell*, 2004, 16(3): 694-708.
- [34] Flügge U-I, Häusler R E, Ludewig F, *et al.* The role of transporters in supplying energy to plant plastids [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(7): 2381-2392.
- [35] Dyson B C, Webster R E, Johnson G N. GPT2: a glucose 6-phosphate/phosphate translocator with a novel role in the regulation of sugar signalling during seedling development [J]. *Ann Bot*, 2014, 113(4): 643-652.
- [36] Rolletschek H, Nguyen T H, Häusler R E, *et al.* Antisense inhibition of the plastidial glucose-6-phosphate/phosphate translocator in *Vicia* seeds shifts cellular differentiation and promotes protein storage [J]. *Plant J*, 2007, 51(3): 468-484.
- [37] Reinders A, Ward J M. Functional characterization of the alpha-glucoside transporter *Sut1p* from *Schizosaccharomyces pombe*, the first fungal homologue of plant sucrose transporters [J]. *Mol Microbiol*, 2001, 39(2): 445-454.
- [38] Krügel U, He H X, Gier K, *et al.* The potato sucrose transporter StSUT1 interacts with a DRM-associated protein disulfide isomerase [J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(1): 43-62.
- [39] Pozueta-Romero J, Frehner M, Viale A M, *et al.* Direct transport of AD-Pglucose by an adenylate translocator is linked to starch biosynthesis in amyloplasts [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1991, 88(13): 5769-5773.
- [40] Cao H, Shannon J C. BT1, a possible adenylate translocator, is developmentally expressed in maize endosperm but not detected in starchy tissues from several other species [J]. *Physiol Plant*, 1997, 100(2): 400-406.
- [41] Sowokinos J R. Biochemical and molecular control of cold-induced sweetening in potatoes [J]. *Amer J of Potato Research*, 2001, 78(3): 221-236.
- [42] Chen X, Song B, Liu J, *et al.* Modulation of gene expression in cold-induced sweetening resistant potato species *Solanum berthaultii* exposed to low temperature [J]. *Mol Genet Genomics*, 2012, 287(5): 411-421.