

综 述

马铃薯块茎“低温糖化”机理的研究及进展

陈 芳 胡小松

(中国农业大学食品学院 北京 100094)

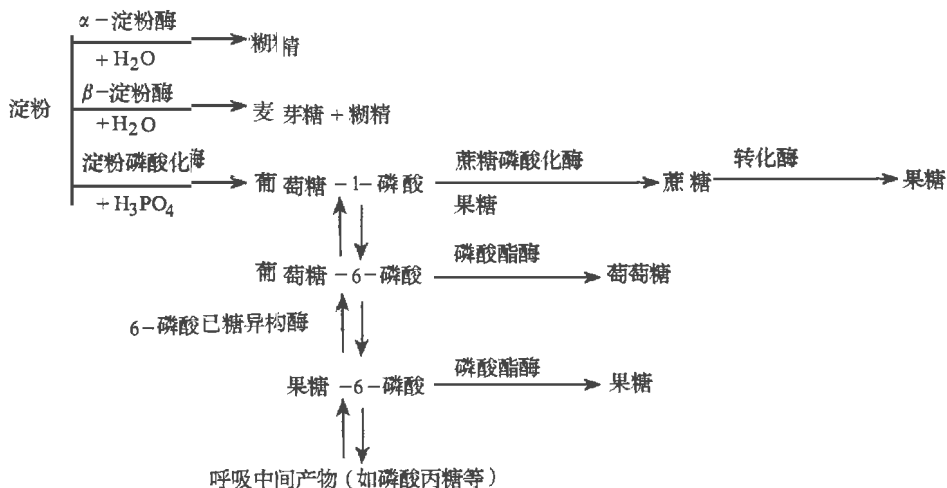
马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 为茄科茄属多年生草本块茎植物, 是一种分布广泛、适应性强、产量高、营养丰富的宜粮、宜菜、宜饲、宜做工业原料等具有多种用途的经济作物。

马铃薯块茎贮藏过程中, 引起还原糖含量上升的原因有两种: ①贮藏期超过7个月引起的“衰老糖化”^[1~3]; ②贮藏温度低于10℃引起的“低温糖化”^[4~6]。尽管低温有利于降低贮藏损失, 但是还原糖含量的增加严

重降低了马铃薯的加工品质, 因此后者成为植物生理学以及采后生理学研究的热点。目前主要从以下三个方面进行研究。

1 低温改变了碳水化合物代谢途径中酶的活性

贮藏过程中马铃薯块茎内与还原糖含量变化有关的碳水化合物代谢途径如下图^[7]:



低温贮藏期间, 参与淀粉降解的磷酸化酶及淀粉酶活性发生变化^[6,8,9]。Cottrell等^[10]将5个马铃薯品种的新鲜块茎在4℃和10℃下贮藏几个月后, 测定发现4℃下贮藏5

周, 还原糖含量及三种淀粉酶(α淀粉酶、β淀粉酶、脱支酶)活性急剧上升; 10℃下则表现恒定或略有增加。虽然4℃贮藏块茎淀粉酶活性高于10℃贮藏, 但未能说明淀粉酶活性高还原糖含量就高, 因为水解和磷酸化机制可能同时参与淀粉的降解。

此外, Moll (1968)^[11]发现, 很多德国品种在低温贮藏下, 转化酶活性和还原糖含量均有增加, Uppal 和 Verma 等^[12]将一些印度品种在低温 (3~5℃) 贮藏 90d 后, 发现还原糖含量与转化酶活性呈明显正相关, 说明蔗糖可能作为贮藏期间己糖积累潜力的指示物, 并且 Sowokinos^[13]建议利用采收时蔗糖的含量 (低于 2.8mg/g) 作为指标, 保证采后还原糖含量保持较低水平。在某些品种上, 低温贮藏期间蔗糖的降低与还原糖的增加之间也有明显的相关性^[14]。

Dixon 和 apRees (1980)^[5]认为, 低温贮藏期间还原糖和蔗糖的积累也可能由于糖酵解作用的减弱, 且研究结果显示了磷酸己糖积累和蔗糖浓度的增加。糖酵解的阻塞被认为是由于几种对低温敏感的酶被低温抑制而引起的^[16,17]。磷酸甘油醛脱氢酶^[16]和磷酸果糖激酶^[18]为两种冷敏感的酶。磷酸果糖激酶催化糖酵解过程中的关键调控步骤^[19], 并且对温度的敏感性比己糖磷酸代谢中的其它酶更甚。Bredemijer 等^[20]测定了 2℃ 及 8℃ 贮藏的马铃薯块茎内还原糖、蔗糖含量及磷酸果糖激酶的活性变化, 发现磷酸果糖激酶有两种分子量形式 PFK 1 和 PFK 2, 其中, PFK 2 的活性受低温控制, 在低温下活性下降, 使磷酸己糖由呼吸作用进入蔗糖的合成途径。

2 淀粉粒结构与“低温糖化”的关系

淀粉粒中存在支链淀粉和直链淀粉两种类型。直链淀粉是由 α D-葡萄糖通过 α 1, 4 糖苷键连接起来的高分子化合物, 聚合度为 250~300, 分子呈线形螺旋状, 分子量约为 0.4~40 万; 支链淀粉分子更大, 分子量一般在 50~100 万之间, 分子中除有 α 1, 4 糖苷键外, 还有 α 1, 6 糖苷键或 α 1, 3 糖苷键。因此支链淀粉的分子中存在着许多小支链,

分子呈不规则的树枝状。

马铃薯淀粉中 72%~82% 是支链淀粉, 淀粉粒中存在由支链淀粉构成的无定形区和由直链淀粉构成的结晶区两部分。结晶区是热力学稳定结构; 无定形区对酶的降解是敏感的, 结晶区则是抗酶解的^[8,20]。而支链淀粉的高分支度阻碍了结晶区的形成, 降低了分子内及分子间氢键的形成, 所以支链淀粉含量越高, 结晶区数目越少, 淀粉粒结构越不稳定。

Dunn (1974)^[8]阐述了植物中淀粉降解模式, 认为只有在淀粉被淀粉酶分解产生可溶性糊精, 且被磷酸化酶进一步分解之后 1-磷酸葡萄糖才能形成。淀粉酶解转化为糖与淀粉粒结构的稳定性有关^[21,22]。Leszkowiat et al 等^[23]证明了易“低温糖化”的品种与抗“低温糖化”的品种相比, 其淀粉粒结构更不稳定, 有更多的无定形区, 直链淀粉/支链淀粉比值小, 较大的淀粉粒比例高, 抗糊化能力弱, 膨胀系数大。光镜和电镜下观察发现前者淀粉粒被酶大量分解^[24]。

3 低温对造粉体膜的影响

大量的研究表明, 植物在逆境胁迫或衰老过程中, 细胞内自由基代谢的平衡被破坏而有利于自由基的产生, 过剩自由基毒害之一是引发或加剧膜脂过氧化, 造成细胞膜系统的损伤, 严重时会导致植物细胞的死亡。Simon^[25]指出, 膜脂过氧化引起膜透性增加的直接原因可能是膜磷脂性质的改变, 间接原因可能是膜蛋白在过氧化过程中受到伤害。质膜是与环境之间的界面, 各种逆境对细胞的影响首先作用于质膜。逆境胁迫对质膜结构和功能的影响通常表现为选择性透性的丧失, 电解质和某些小分子有机物的大量泄漏。有关膜脂过氧化对植物细胞质膜透性的影响已有大量报道。

造粉体是一种具有双层质膜的无色质体。Ohad et al 首先证明造粉体的物理特性能够解释其低温敏感, 并发现低温贮藏引起的糖和淀粉含量变化是与造粉体膜的损伤相关的。由于膜对降解酶的渗透性增加, 使淀粉水解加快^[26~28]。James^[29]等人发现, 造粉体膜脂肪酸的不饱和度影响膜透性, 且低温下二者均有所增加, 还原糖含量也增加。

4 结 语

到目前为止, 马铃薯块茎“低温糖化”机理的研究已进行了80余年, 积累了大量的资料, 也提出了各种假说。但我们仍然不能确切地阐明“低温糖化”的详细过程, 这是与该过程的复杂性和贮藏环境的多样性有关。然而通过对“低温糖化”机理研究状况的回顾和了解, 可明确以下两点:

(1) “低温糖化”现象在马铃薯块茎的贮藏过程中普遍存在。引起“低温糖化”的因素是复杂的。就内因来说, 不同品种其敏感程度不同^[30,31]; 同一品种也因栽培条件、营养状况、成熟度等不同而异^[30,32]。就贮藏温度而言, 不同贮藏温度会引起不同的生理反应, 因此控制贮藏温度是控制“低温糖化”的有效措施。

(2) 尽管如此, 我们仍然可以看到, 上述每个假设往往都强调了问题的一方面而忽视了另一个方面。在研究低温贮藏引起马铃薯块茎还原糖积累的生理生化机制过程中仍有许多问题, 如参与淀粉的降解与合成、参与蔗糖合成的磷酸化酶活性随温度而变化, 被认为与马铃薯贮藏期间还原糖积累有部分相关性^[3], 但没有直接依据来支持这一假说, 且还有一个依据否定这一观点; 此外, 低温贮藏下植物组织中淀粉降解为糖的转化机制还说不清楚。基因型和贮藏条件等均影响还原糖含量和转化酶活性, Pressey(1969)^[33]在

鲜采的 Knenebec 和 Norchip 品种没有找到任何转化酶活性和还原糖含量, 是否说明存在大量的转化酶抑制物。另外, 贮藏过程中, 低温是否造成对马铃薯的胁迫, 使块茎造粉体膜透性发生变化, 从而影响还原糖含量的变化。虽然很多科学家从多种角度对“低温糖化”的生理机制进行过探讨, 但至今仍未有明确的结论, 亟待今后进一步的深入研究。

主要参考文献

- 1 ap Rees T, Dixjon W L, Pollock C J, Franks F. Low temperature sweetening of higher plants. In: Recent advances in the biochemistry of fruit and vegetables, 41~61, Friend J, Rhodes M J C. eds. Academic Press, New York, 1981
- 2 Burton W G. The sugar balance in some british potato varieties during storage. II. The effect of tuber age, previous storage temperature, and intermittent refrigeration upon low-temperature sweetening. European Potato Journal, 1969, 12: 81
- 3 Isherwood F A. Starch-sugar interconversion in *Solanum tuberosum* L. Phytochemistry, 12: 2579
- 4 Chism G W and Haard NF. Influence of temperature on kinetic properties of phosphorylase from two varieties of potato tuber. J Food Sci, 1975, 40: 94
- 5 Eileen P O, Donoghue Rickey Y Yada, Alejandro G, Marangoni. Low temperature sweetening in potato tubers; the role of the amyloplast membrane. Plant Physiol, 1991, 335~341
- 6 Morrell S, Tap Rees. Sugar metabolism in developing tubers of *Solanum tuberosum* L. Phytochemistry, 1986, 25: 1579~1585
- 7 黑龙江省农业科学院马铃薯研究所主编. 中国马铃薯栽培学. 北京: 中国农业出版社, 1994, 374
- 8 Dunn G. A model for starch breakdown in higher plants. Phytochemistry, 1994, 13: 1341~1346
- 9 Sowokinos et al. Translucent tissue defect in *Solanum tuberosum* L¹. Alteration in amyloplast membrane integrity enzyme activities, sugar and starch content. Plant Physiol, 1985, 78: 489~494
- 10 Cottrell J E, CM Duffus, L Paterson, G RMackay, M J Allison and H Bain. The effect of storage temperature on reducing sugar concentration and the activities

- of three amyolytic enzyme in tuber of the cultivated potato, *Solanum Tuberosum* L. Potato Research, 1993, 36: 107~117
- 11 Moll A. Invertase in metabolism of the potato tuber. 1. Role of invertase in the formation of typical sugar content of tubers. Flora Jena (A), 1968, 159: 277~292
 - 12 Uppal D S, S C Verma. Changes in sugar content and invertase activity in tubers of some Indian potato varieties stored at low temperature. Potato Research, 1990, 33: 119~123
 - 13 Sowokinos J R. Relationship of harvest sucrose content to processing maturity and storage life of potatoes. American Potato, 1978, 55: 333~345
 - 14 Richardson D L, H V Davies, H A Ross. Potato tuber sugar content during development and storage (10°C): possible predictors of storage potential and the role of sucrose in storage hexose accumulation. Potato Research, 1990, 33: 241~245
 - 15 Dixon W L and T ap Rees. Carbohydrates metabolism during cold-induced sweetening of potato tubers. Phytochemistry, 1980, 19: 1653~1656
 - 16 Pollock C J, T ap Rees. Activities of enzyme of sugar metabolism in cold-stored tubers of *Solanum Tuberosum* L. Phytochemistry, 1975, 14: 613~617
 - 17 Dixon W L, F Franks, T ap Rees. Cold-lability of phosphofructokinase from potato tubers. Phytochemistry, 1981, 20: 969~972
 - 18 Hammond J B W, M M Burrell and N J Kruger. Effect of low temperature on the activity of phosphofructokinase from potato tubers. Planta, 1990, 180: 613~616
 - 19 Bredemeijer G M M, H C J Burg, P A M Claassen, W J. Relation to sugar accumulation in cold-stored potato tubers. Plant Physiol, 1991, 138: 129~135
 - 20 Hood L F. Current concepts of starch structure. Food Carbohydrates, 1982, 13: 109~121
 - 21 Hoover R, Sosulski F. Studies on the functional characteristics and digestibility of starches from *Phaseolus vulgstris* biotypes. Staerke, 1985, 37: 182
 - 22 Praviani C I, Califano AN, Calvalo A. Kinetics starch geletinization in potato. J Food Sci, 1985, 50: 675
 - 23 Michaele Leszkowiat J, Rickey Yada Y, Robert H Coffin, David W Stanley. Starch geletinization in cold temperature-sweetening resistant potatoes. J Food Sci, 1990, 55 (5): 1338~1340
 - 24 Velerie Barichello, Ricky Y Yada, Robert H Coffin. Starch properties of various potato (*Solanum Tuberosum* L.) cultivar susceptible and resistant to low-temperature sweetening. J Sci Food Agric, 1991, 56: 388~391
 - 25 陈少裕. 膜脂过氧化与植物细胞的伤害. 植物生理学通讯, 1991, 27 (2): 84~90
 - 26 Ohad I, Friedberg I, Neleman Zand Schamra M. Biogenesis and degradation of starch. The rate of the amyloplast membranes during maturation and storage. 47: 465~477
 - 27 Workman M, E Kerschner, M Harrison. The effect of storage factors on membrane permeability and sugar content of potatoes and decay by *Erwinia carotovora* var. *Atroseptica* and *Fusarium roseum* Var. *Sambucinum*. Am Potato J, 1979, 53: 191~204
 - 28 Isherwood F A. Starch-sugar interconversion in *Solanum Tuberosum* L. Phytochemistry, 1973, 4, 12: 2579
 - 29 James P Spychalla, Sharon L Desborough. Fatty acids, membrane permeability, and sugar of stored potato tubers. Plant Physiology, 1990, 94: 1207~1213
 - 30 Lauer F, Shaw R. A possible genetic source for chipping potatoes from 40. F storage. Am Potato J 1970, 47: 275
 - 31 Coffin R H, Yada R Y, Parkin K L, Grodzinski B, Stanley D W. Effect of low temperature storage on sugar concentrations and chip color of certain processing potato cultivars and selection. J Food Sci, 1987, 52: 639
 - 32 Cottrell J E, Duffus C M, Paterson L Mackay, G R Allison, Bain H. The effect of storage temperature on reducing sugar concentration and the activities of the amyolytic enzyme in tubers of the cultivated potato, *Solanum Tuberosum* L. Potato Research, 1993, 36: 107~117
 - 33 Pressey R. Role of invertase on the accumulation of sugars in cold-stored potatoes. Am potato J, 1969, 46: 291~297