

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2024)03-0260-08

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2024.03.009

影响马铃薯块茎淀粉含量的因素

江应红, 杨茹薇*, 古丽米拉·热合木土拉, 孙 慧, 刘 易*

(新疆农业科学院综合试验场, 新疆 乌鲁木齐 830011)

摘 要: 为探究影响马铃薯块茎淀粉含量的因素, 采用文献综述法, 对马铃薯淀粉结构与组成, 不同品种、气候环境、施肥、水分等外界因素和影响马铃薯淀粉代谢的关键酶及基因表达的研究进行全面总结, 并提出展望。马铃薯块茎中总淀粉、直链淀粉、支链淀粉含量均与品种自身遗传特性、温度、环境、土壤肥力、水分、种植密度、地膜覆盖、空气湿度、贮藏环境等因素有关, 是多种因素共同作用的结果, 并且与酶活性及基因表达密切相关。综述可为中国高淀粉马铃薯品种选育提供理论参考。

关键词: 马铃薯; 淀粉含量; 影响因素; 代谢; 酶

Factors Affecting Starch Content in Potato Tubers

JIANG Yinghong, YANG Ruwei*, Gulimila Rehemutula, SUN Hui, LIU Yi*

(Comprehensive Experimental Farm, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi, Xinjiang 830011, China)

Abstract: This study reviews the previous research progress in the structure and composition of potato starch, different varieties, climates, fertilizers, water and other external factors, and also the key enzymes affecting potato starch metabolism and gene expression, in order to explore the factors influencing potato tuber starch content. The contents of total starch, amylose and amylopectin in potato tuber are related to variety, temperature, environments, soil fertility, water, planting density, film mulching, air humidity and storage environments. They are the result of many factors, and is closely related to enzyme activity and gene expression. This review would provide theoretical references for breeding high starch potato varieties in China.

Key Words: potato; starch content; impact factor; metabolism; enzyme

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是一年生茄科茄属、粮菜兼用型作物, 营养丰富。因其耐旱、耐贫瘠、适应性强的特性, 在中国广泛种植, 尤其

是贫困地区。中国马铃薯年产量约占世界总产量的23%^[1]。中国马铃薯以鲜食为主, 加工业起步较晚, 目前其加工制品主要为淀粉、全粉, 其次为

收稿日期: 2024-04-30

基金项目: 新疆维吾尔自治区重点研发任务专项(2022B02044-1); 国家现代农业产业技术体系(CARS-09-ES36)。

作者简介: 江应红(1988-), 女, 助理研究员, 主要从事马铃薯栽培及品种选育研究。

*通信作者(Corresponding author): 杨茹薇, 硕士, 正高级农艺师, 主要从事植物保护与高产栽培研究, E-mail: 617950493@qq.com; 刘易, 硕士, 研究员, 主要从事作物栽培及育种研究, E-mail: liuyun_5511@163.com。

薯条、薯片、粉条等。淀粉是马铃薯中主要的营养成分之一, 含量一般为9%~25%^[2]。马铃薯淀粉在医药、纺织、食品加工、饲料、印染等领域均有广泛应用。目前, 中国马铃薯主栽品种的淀粉含量普遍较低, 高淀粉品种较少, 加工原料薯淀粉含量不足15%, 导致加工转化率低, 产业效益低^[3]。2022年中国马铃薯淀粉产量为48.82万t, 同比下降25.28%。

淀粉的合成与降解过程决定马铃薯块茎的淀粉含量, 为选育高淀粉马铃薯品种, 国内外研究人员从品种、栽培模式、栽培环境、生理生化、基因调控等方面利用不同方法开展系列研究, 以探究影响马铃薯块茎淀粉合成的关键因素以及调控机制。本文对影响马铃薯块茎淀粉含量的相关研究进行全面综述与总结, 以期高淀粉马铃薯品种的选育提供新思路。

1 马铃薯淀粉的结构与分类

淀粉以颗粒形式存在于植物种子、根、块茎中, 结构紧密, 不溶于冷水^[4]。不同作物中淀粉颗粒形状与大小不同, 马铃薯淀粉一般呈椭圆形, 粒径相对较大, 在5~100 μm , 黏性高, 表面光滑平整, 有光泽, 形状似马铃薯块茎^[5]。马铃薯淀粉中支链淀粉的分子量较大, 直链淀粉与支链淀粉之比较高, 因此柔韧性较高、糊化温度低、成膜性好。其天然磷酸基团, 能起到延长产品保质期的作用, 具有玉米、小麦等其他淀粉不可替代的独特品质和功能。淀粉由直链淀粉和支链淀粉组成^[6], 一般天然淀粉中直链淀粉占15%~35%, 支链淀粉占65%~85%^[7], 直链淀粉与支链淀粉含量的比值决定淀粉的理化性质、加工性质和营养性质^[8]。直链淀粉一般为线性, 由 α -D-葡萄糖通过 α -D-1, 4-糖苷键连接而成, 有一个还原性末端和一个非还原性末端, 分子量在 $1 \times 10^5 \sim 2 \times 10^5$ Da, 遇碘液后呈蓝色; 支链淀粉是一种葡萄糖聚合物, 从主链上再分出各级支链, 支链通过 α -D-1, 6-糖苷键与主链相连, 有复杂的枝杈状分支分子结构, 分子质量大于 2×10^7 Da, 支链淀粉在碘的作用下呈紫色或紫红色^[7,8]。

2 影响马铃薯块茎淀粉含量的相关研究

2.1 不同品种马铃薯块茎的淀粉含量

王丽等^[9,10]对11个马铃薯品种的直链淀粉含量、淀粉颗粒大小、热特性、微观结构等特征特性进行差异性分析, 结果显示直链淀粉含量变化为10.96%~16.64%, ‘褐色布尔班克’的直链淀粉含量最高为16.64%, 不同品种淀粉 D_{50} 值的变化为59.40~323.90 μm , 淀粉颗粒多为圆形或椭圆形, 不同品种马铃薯淀粉的微观结构和物化性质间存在显著相关关系。周童童等^[11]研究15个中薯系列马铃薯品种的淀粉含量差异、理化性质, 结果表明不同品种马铃薯的直链淀粉含量及蛋白质、灰分、脂质、磷含量差异显著, 直链淀粉含量为22.1%~26.8%。李建武等^[12]测定15个马铃薯品种的块茎产量、营养品质和矿物质元素含量, 结果表明参试材料的块茎产量和营养品质含量均存在显著的基因型、环境及基因型与环境的互作效应, 其中块茎产量、淀粉产量、干物质含量及淀粉含量性状的基因型效应大于环境效应, 参试材料淀粉含量在14.63%~21.83%。李鑫等^[13]测定21份马铃薯品系和黑龙江垦区2个主栽品种‘垦薯1号’‘大西洋’的直链淀粉含量和总淀粉含量, 结果表明不同品种淀粉含量存在差异, 总淀粉含量变化为13.17%~19.66%, 直链淀粉含量变化为13.21%~21.30%。Singh等^[14]研究了42个印度马铃薯品种块茎中的淀粉含量、颗粒形态及糊化性质等, 结果表明不同品种马铃薯的淀粉含量、内部空间结构和功能均有差异。上述研究表明, 不同基因型马铃薯品种淀粉含量、直链淀粉与支链淀粉比例、淀粉颗粒结构与特性均有差异^[15-18], 晚熟品种淀粉含量高于早熟品种^[19]。

2.2 不同气候环境下马铃薯块茎的淀粉含量

李增杰^[19]分析不同马铃薯品种种植在不同地域的淀粉含量, 结果表明马铃薯的淀粉含量随纬度降低而逐渐减少。王星强等^[20]通过搭建拱棚模拟人工气候室, 在块茎形成期对马铃薯进行高温胁迫, 结果发现高温胁迫使马铃薯块茎中直链淀粉、支链淀粉及总淀粉的质量分数均显著降低,

马铃薯提前进入淀粉积累期, 淀粉积累活跃期缩短, 淀粉积累速率显著降低, 马铃薯产量下降。Busse 等^[21]研究发现高温胁迫会使马铃薯还原糖含量增加, 干物质积累量减少。赵小龙^[22]连续8年对定西市种植的16个马铃薯品种淀粉含量进行测定和综合分析, 发现马铃薯淀粉含量易受产区生态气候条件因素影响, 总体趋势为干旱区>半干旱区>半干旱山区>水地>半湿润区>湿润区。通过相关研究分析认为, 马铃薯块茎中淀粉累积受气候环境影响较大。Simkova 等^[23]研究发现马铃薯块茎中淀粉颗粒大小、磷含量、总淀粉含量均与马铃薯品种和生长环境有关。

2.3 不同施肥条件下马铃薯块茎的淀粉含量

李文霞等^[24]研究发现适量施用钙肥可提高马铃薯商品薯率、干物质含量及淀粉含量。田娜等^[25]以‘青薯9号’为试验材料, 设置8个钾肥处理, 在各关键生育时期分别测定马铃薯块茎的总淀粉含量、直链淀粉含量、支链淀粉含量和淀粉合成关键酶的活性, 结果表明马铃薯块茎中的直链淀粉、支链淀粉、总淀粉含量随施钾量的增加均呈先升后降趋势, 在施钾量为90 kg/hm²时达最大值, 较对照(不施N、P、K肥)分别提高28.6%、41.48%、23.06%。杨云霞^[26]研究不同氮肥量和施肥处理对‘陇薯3号’产量和品质的影响, 结果表明减施氮肥后马铃薯块茎淀粉含量有所提高, 增幅为0.41%~0.59%。李勇等^[27]研究施氮水平对‘克新22号’‘克新19号’产量、淀粉含量和品质的影响, 结果表明2个品种总淀粉、直链淀粉、支链淀粉含量均随施氮量的增加而降低。班文慧等^[28]研究不同施氮处理和温度对马铃薯‘青薯9号’块茎淀粉含量影响, 结果表明各施氮水平下总淀粉、直链淀粉与支链淀粉含量下降率分别在12.77%~23.90%、8.84%~17.71%、13.44%~25.67%。

2.4 不同水分条件下马铃薯块茎的淀粉含量

水是作物生长的必备条件, 干旱胁迫会使作物生长发育受阻, 产量显著降低^[29-32]。马铃薯在块茎膨大期需水量达全生育期最高, 此时期保持合理的土壤含水量可提高马铃薯产量和商品薯率^[33]。吴玺等^[34]以云南省主栽马铃薯品种‘合作88’‘青薯9

号’‘丽薯6号’为试验材料, 研究不同程度干旱条件下(土壤含水量为55%、45%、35%和25%)马铃薯块茎中淀粉积累量、产量构成因素以及淀粉合成关键酶活性的变化规律。结果表明, 干旱胁迫下马铃薯块茎总淀粉、直链和支链淀粉含量大体上呈降低趋势。

3 影响马铃薯淀粉代谢的关键酶

马铃薯淀粉代谢主要为合成与降解2个过程, 是多种基因共同作用结果。研究表明, 参与编码马铃薯淀粉代谢相关的酶有77个基因座^[35]。参与马铃薯淀粉合成的关键酶主要有腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶、可溶性淀粉合成酶、颗粒结合性淀粉合成酶、淀粉去分支酶和淀粉分支酶^[36]。马铃薯淀粉降解有淀粉磷酸化和水解两种途径, 参与淀粉磷酸化降解途径的关键酶是淀粉磷酸化酶, 主要有葡聚糖水双激酶、磷酸葡聚糖水双激酶; 水解途径的关键酶是淀粉酶, 有 α -淀粉酶和 β -淀粉酶。

3.1 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶

腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)是马铃薯淀粉合成过程中最先起作用的酶, 是由2个小亚基和2个大亚基组成、相对分子质量为206 kD左右的异源四聚体^[37], AGPase的大亚基主要通过变构调节从而削弱小亚基对抑制因子的作用, 增加小亚基与激活因子的亲和性, 小亚基主要起催化作用。AGPase是淀粉合成的限速酶^[38], 其主要作用是催化葡萄糖-1-磷酸(Glucose-1-phosphate, G1P)与三磷酸腺苷(Adenosine-triphosphate, ATP)反应形成淀粉合成的前体物质腺苷二磷酸葡萄糖(Adenosine diphosphate glucose, ADPG)。

3.2 颗粒结合性淀粉合成酶

颗粒结合性淀粉合成酶(Granule-bound starch synthase, GBSS)是淀粉合成酶中的一种。在马铃薯中GBSS有两种形态, 分别为GBSS I (约60 kD)和GBSS II (约85 kD), 其氨基酸序列同源性较高, 目前对GBSS I 的研究较多。GBSS与淀粉颗粒紧密结合, 主要用于合成直链淀粉, 其可以通

过 α -1, 4-D-糖苷键将ADPG中的葡萄糖残基添加到葡聚糖的非还原端, 从而延长葡聚糖直链^[39]。

3.3 可溶性淀粉合成酶

可溶性淀粉合成酶(Soluble starch synthase, SSS)主要参与合成支链淀粉, 能够特异性延长支链淀粉。SSS有3种不同的异构体, SS I、SS II和SS III^[40]。SS I主要存在于马铃薯叶片中, 参与合成葡萄糖基聚合度较低(DP < 10)的转运淀粉; SS II和SS III主要存在于马铃薯块茎中, 参与贮藏淀粉的合成, SS II合成中等长度的支链(6 < DP < 10), SS III则合成较长的支链(DP > 13)^[41]。

3.4 淀粉分支酶

淀粉分支酶(Starch branching enzyme, SBE)是一种葡萄糖基转移酶, 相对分子质量在70~114 Da。当糖链延伸到一定长度时, SBE将切开支链淀粉或直链淀粉非还原端上的 α -1, 4-糖苷键, 引入 α -1, 6-糖苷键从而形成新的分支结构。同时, 被切下的 α -1, 4-糖苷键会在SBE作用下进一步延伸^[42]。

SBE有SBE I和SBE II两种形态, SBE I为C端延伸, 参与长链、中等长链葡聚糖的形成; SBE II为N端延伸, 参与短链葡聚糖的形成。在底物不同时, SBE I和SBE II会表现出不同活性, 底物是直链淀粉时, SBE I活性更强; 底物是支链淀粉时, SBE II活性更强^[43]。

3.5 淀粉去分支酶

淀粉去分支酶(Debranching enzyme, DBE)有极限糊精酶和异淀粉酶, 分别作用于极限糊精和支链淀粉2种不同的底物。DBE能特异地水解淀粉中的 α -1, 6-糖苷键, 将各分支链剪切到一定长度后, 被SSS、SBE催化进行下一轮延伸, 最后DBE对直链淀粉和支链淀粉进行修饰, 合成具有结构特性的淀粉结晶体^[44,45]。

3.6 淀粉磷酸化酶

葡聚糖水合激酶(Glucan-water dikinase, GWD)和磷酸葡聚糖水合激酶(Phosphoglucan-water dikinase, PWD)是淀粉磷酸化过程中起关键作用的2个淀粉磷酸化酶^[46]。GWD可在葡聚糖水解过程中将ATP上的磷酸基转移到直链淀粉葡萄糖基

上, PWD再识别并诱导螺旋结构重新结晶。

3.7 淀粉酶

淀粉水解途径主要是淀粉颗粒在 α -淀粉酶的作用下, 特异地切断 α -1, 4-糖苷键, 催化形成线性或分支的葡聚糖, 再由 β -淀粉酶完成糖苷链的水解。支链淀粉在 β -淀粉酶作用下转化为麦芽糖和极限糊精, 再由脱支酶将其完全水解; 直链淀粉在 β -淀粉酶作用下可直接转化为葡萄糖和麦芽糖。

4 影响马铃薯淀粉代谢的酶活性及基因表达

马铃薯淀粉的合成积累与酶的活性及基因表达密切相关^[47-50]。甘晓燕等^[51]研究不同发育时期的马铃薯块茎淀粉含量、AGPase、SSS和DBE活性, 发现马铃薯淀粉含量变化曲线表现为先升后降趋势, 块茎重量为120~200 g时, 马铃薯淀粉总量达最大值, AGPase、SSS和DBE酶活性均呈单峰曲线变化。Wang等^[52]研究发现不同播种时期, 不同温度对水稻总淀粉、直链淀粉、支链淀粉含量及相关淀粉酶活性均有影响, 当温度在22℃时AGPase活性最高, 直链淀粉和支链淀粉含量较高。Liu等^[53]研究不同施氮量对黑龙江省高密度种植条件下玉米倒伏特性、籽粒灌浆和产量的影响, 研究表明200 kg/hm²的施氮处理可显著增加AGPase、SSS和SBE的酶活性, 促进淀粉在籽粒中积累。

李佳奇等^[54]开发2个与淀粉含量性状相关的SSR标记chr2-SSR14和chr2-SSR22, 在F₂分离群体中标记检测结果与表型鉴定的符合程度分别达89.3%和92.9%。张朝澍等^[55]构建了‘大西洋’(块茎淀粉含量19.55%)、‘定薯1号’(块茎淀粉含量12.95%)为亲本的F₁分离群体, 采用BSA混池测序的方式, 开发了分子标记pChr3-22。Ma等^[56]通过生物标记对AGPase的小亚基TaAGPS-7A功能进行研究, 结果表明TaAGPS-7A中Ser到Ala的第218个氨基酸变化, 单倍型TaAGPS-7A-TG表现出较高的AGPase活性, 从而增加小麦籽粒淀粉含量和粒重。潘念等^[47]研究发现干旱胁迫显著提高马铃薯块茎中AGPase、GBSS I、SS II、SS III、

SBE I、*SBE II* 基因表达量, 且 *SBE I*、*SBE II*、*SS II* 基因表达量随胁迫程度的提高呈上调变化趋势; 其次, 干旱胁迫显著降低了马铃薯块茎 *AGPase*、*GBSS*、*SBE* 和 *SSS* 酶活性, 其中 *GBSS*、*SBE* 酶活性下调; 而 *AGPase*、*GBSS II* 和 *SS III* 基因表达量及 *AGPase*、*SSS* 酶活性在马铃薯‘青薯9号’‘闽薯1号’品种间表现出相反的上、下调趋势。何虎翼等^[6]总结了马铃薯淀粉合成与降解相关基因, 其中合成相关的基因主要有: *AGPase*、*sAGPase*、*GBSS I*、*SS II*、*SS III*、*Sbe1* 和 *Sbe2*; 与降解相关的基因主要有: *R1*、*A1*、*GBSS I*、*glgC*、*BM Y1*、*ISA1*、*ISA2*、*ISA3* 和 *GWD*^[6]。李晨晓等^[57]根据淀粉合成基因的 FPKM (Fragments per kilobase million) 值在马铃薯块茎中筛选出 13 个高表达的基因, 分别为: *SuSy4*、*GPT2.1*、*NTT2*、*APL3*、*AGPS1.1*、*GBSS I*、*SBE3*、*SS2*、*SS3*、*SS5*、*ISA1.1*、*ISA2*、*Actin*。金兴红等^[58]运用 BSA 技术与 SSR 分子标记相结合的方式, 开发了 SSR 分子标记 STG-200, 该标记与马铃薯淀粉含量紧密连锁, 与预测基因 XM_006357010.2 的同源性高达 94.12%, 初步确定为候选基因。赵娜等^[59]为探究马铃薯块茎淀粉积累特性及调控的关键基因, 对‘大西洋’‘定薯1号’两个马铃薯品种的匍匐茎、块茎膨大前期、块茎膨大中期、块茎膨大后期及成熟期分别进行 RNA 转录组谱分析, 筛选获得 9 个调控淀粉合成的关键基因, 并推测其中 PGSC0003DMG400013-547、PGSC0003DMG400026916、PGSC0003DMG4-00016481、PGSC0003DMG400001328 可能对淀粉合成起正向调控作用; PGSC0003DMG400026428、PGSC0003DMG400024642、PGSC0003DMG4000-03181、PGSC0003DMG400001549、PGSC0003DMG400009891 可能对淀粉合成起负向调控作用。陈国梁等^[60]采用 RNAi 技术对马铃薯块茎内源 *GBSS*、*SS II* 和 *SS III* 基因进行同时干扰, 获得了转基因试管苗 K5, 经测定, 其支链淀粉、总淀粉的质量分数显著升高, *GBSS*、*SSS* 的活性及直链淀粉质量分数显著降低。Skeffington 等^[61]发现超量表达 *GWD*, 叶片的淀粉降解速度并未增加; 减少 *GWD* 表达量时, 淀粉降解起初未被抑制, 当 *GWD* 表达量减少 70%

后, 淀粉降解才被抑制。Xu 等^[62]分别在不同遗传背景的马铃薯(包含直链淀粉株系、无直链淀粉突变体株系)中进行超量表达 *GWD*, 结果显示淀粉磷酸盐含量显著影响淀粉粒形态、直链淀粉含量、精细结构、糊化作用等。

5 结论与展望

综上, 马铃薯块茎形成过程中总淀粉、直链淀粉、支链淀粉含量均受自身遗传特性、基因表达、温度、环境、土壤肥力、水分供应等因素影响, 此外还与种植密度、地膜覆盖、空气湿度、贮藏环境等因素有关^[63-67], 是基因调控与环境多种因素共同作用的结果。

俄罗斯在高淀粉马铃薯品种选育方面开始较早, 处于世界领先水平, 俄罗斯的高淀粉品种‘扎列娃’淀粉含量高达 26%^[68]。中国对高淀粉马铃薯品种的选育起步较晚, 已选育出的高淀粉品种有‘东农310’‘卫道克’‘维拉斯’‘蒙薯16号’‘宣薯5号’‘垦薯1号’‘垦薯2号’等。国内登记适合加工的马铃薯新品种较少, 截至 2021 年 11 月, 全国共登记马铃薯新品种 351 个, 其中鲜食型品种 278 个, 占 79.20%; 其他全粉加工专用型、淀粉加工专用型及兼用品种占比约 20%^[69]。因此, 高淀粉马铃薯品种的选育仍将是未来中国马铃薯育种的重点和难点。

[参 考 文 献]

- [1] 黄爱珍. 马铃薯产业发展现状及对策 [J]. 农业开发与装备, 2021(8): 42-43.
- [2] 罗慧, 张佳佳, 姬燕, 等. 马铃薯雪花全粉-小麦复合粉面包的烘焙品质优化 [J]. 食品与发酵工业, 2019(8): 136-141.
- [3] 石瑛, 张丽莉, 魏峭嵘, 等. 淀粉加工型马铃薯新品种东农 308 的选育 [J]. 中国蔬菜, 2014(2): 54-56.
- [4] 刘华玲. 淀粉与改性淀粉表征的研究进展 [J]. 粮食加工, 2023, 48(5): 48-53.
- [5] Chen Z, Schols H A, Voragen A G, et al. Starch granule size strongly determines starch noodle processing and noodle quality [J]. Journal of Food Science, 2003, 68(5): 1584-1589.

- [6] 何虎翼, 唐洲萍, 杨鑫, 等. 马铃薯淀粉合成与降解研究进展 [J]. 生物技术通报, 2019, 35(4): 101–107.
- [7] 韩文芳, 林亲录, 赵思明, 等. 直链淀粉和支链淀粉分子结构研究进展 [J]. 食品科学, 2020, 41(13): 267–275.
- [8] 赵米雪, 包亚莉, 刘培玲. 淀粉颗粒微观精细结构研究进展 [J]. 食品科学, 2018, 39(11): 284–294.
- [9] 王丽, 邓志峰, 汪长钢, 等. 不同品种马铃薯淀粉功能性质的相关性主成分分析 [J]. 中国粮油学报, 2024, 39(1): 83–90.
- [10] 王丽, 李淑荣, 句荣辉, 等. 不同品种马铃薯淀粉的微观结构及物化性质比较分析 [J]. 现代食品科技, 2022, 38(12): 329–339.
- [11] 周童童, 梁单, 刘伟, 等. 不同中薯系列马铃薯淀粉组成与理化性质的差异分析 [J]. 核农学报, 2022, 36(4): 766–776.
- [12] 李建武, 文国宏, 李高峰, 等. 陇薯系列高淀粉马铃薯品种的淀粉产量及品质性状综合评价 [J]. 核农学报, 2020, 34(2): 329–338.
- [13] 李鑫, 金光辉, 王鹏程, 等. 马铃薯品种(系)淀粉与产量表现稳定性分析 [J]. 作物杂志, 2021(6): 51–57.
- [14] Singh N, Kaur A, Shevkani K, *et al.* Structural, morphological, thermal and pasting properties of starches from diverse Indian potato cultivars [J]. *Starch–Starke*, 2017, 70(3): 1–7.
- [15] Martínez P, Peña F, Bello–Pérez L A, *et al.* Physicochemical, functional and morphological characterization of starches isolated from three native potatoes of the Andean region [J]. *Food Chemistry*: X, 2019, 2: 100030.
- [16] Dos Santos T P R, Leonel M, Garcia É L, *et al.* Crystallinity, thermal and pasting properties of starches from different potato cultivars grown in Brazil [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2016, 82: 144–149.
- [17] Lacerda L D, Leite D C, Silveira N P. Relationships between enzymatic hydrolysis conditions and properties of rice porous starches [J]. *Journal of Cereal Science*, 2019, 89: 102819.
- [18] 王子逸, 张宾佳, 赵思明, 等. 不同品种马铃薯淀粉的多层次结构和理化特性研究 [J]. 中国粮油学报, 2019, 34(3): 24–30.
- [19] 李增杰. 不同生态条件下马铃薯淀粉含量及其品质差异分析 [J]. 科学技术创新, 2019(2): 143–144.
- [20] 王星强, 康建宏, 柳强娟, 等. 高温胁迫对马铃薯淀粉含量及产量的影响 [J]. 农业科学研究, 2022, 43(4): 8–14, 35.
- [21] Busse J S, Wiberley–Bradford A E, Bethke P C. Transient heat stress during tuber development alters post-harvest carbohydrate composition and decreases processing quality of chipping potatoes [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2019, 99(5): 2579–2588.
- [22] 赵小龙. 影响定西马铃薯鲜薯淀粉含量变化的主要因素分析 [J]. 甘肃农业, 2014(14): 62–63.
- [23] Simkova D, Lachman J, Hamouz Z K, *et al.* Effect of cultivar, location and year on total starch, amylose, phosphorus content and starch grain size of high starch potato cultivars for food and industrial processing [J]. *Food Chemistry*, 2013, 141(4): 3872–3880.
- [24] 李文霞, 张昕, 石瑛, 等. 外源钙对马铃薯形态、生理、产量与品质性状的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2015, 46(7): 1–8.
- [25] 田娜, 杨亚亚, 者永清, 等. 施钾对宁南旱区马铃薯块茎淀粉含量及淀粉合成相关酶活性的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 2023, 58(6): 101–109.
- [26] 杨云霞. 氮肥减施与替代土壤特性对马铃薯产量和品质的影响分析 [J]. 种子科技, 2023, 41(18): 18–20.
- [27] 李勇, 吕文河, 吕典秋, 等. 施氮水平对不同淀粉型马铃薯块茎产量和淀粉品质的影响 [J]. 中国农业大学学报, 2019, 24(3): 27–38.
- [28] 班文慧, 王星强, 柳强娟, 等. 施氮对块茎形成期高温胁迫后马铃薯块茎产量、淀粉含量和相关酶代谢活性的影响 [J]. 核农学报, 2022, 36(2): 422–434.
- [29] 路振广, 邱新强, 张明智, 等. 干旱胁迫对夏玉米叶片光合特性及产量的影响 [J]. 节水灌溉, 2019(2): 34–42.
- [30] 闫士朋, 焦润安, 张俊莲, 等. 灌溉量对马铃薯生理特性及块茎产量品质的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(3): 41–51.
- [31] 胡萌萌, 张继宗, 张立峰, 等. 水分胁迫及复水对马铃薯生长发育及产量的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(2): 95–101, 121.
- [32] 周旭, 何晓蕾, 曹亮, 等. 苗期不同程度水分胁迫及复水处理对大豆抗氧化特性及产量的影响 [J]. 作物杂志, 2023(6): 135–142.
- [33] 酆海龙, 牛丽娟, 郭继云, 等. 马铃薯生长中后期土壤湿度对加工品种产量及品质影响 [C]//金黎平, 吕文河. 马铃薯产业与美丽乡村. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2020.
- [34] 吴玺, 刘婧, 木灿英, 等. 干旱胁迫对云南主栽马铃薯品种淀粉累积及产量构成的影响 [J]. 中国蔬菜, 2022(11): 70–79.
- [35] Helle S, Bray F, Verbeke J, *et al.* Proteome analysis of potato starch reveals the presence of new starch metabolic proteins as well as multiple protease inhibitors [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 746.

- [36] Zeeman S C, Kossmann J, Smith A M. Starch: its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2010, 61: 209–234.
- [37] 周彩琴, 王丽娟. 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶研究进展 [J]. 农业科学研究, 2011, 32(2): 56–59.
- [38] 唐珂, 严彩虹, 朱博, 等. 马铃薯淀粉代谢相关基因及其顺式调控元件的分子研究进展 [J]. 农业生物技术学报, 2023, 31(4): 833–843.
- [39] 苗红霞, 孙佩光, 张凯星, 等. 植物颗粒结合淀粉合成酶 (GBSS) 基因的表达调控机制研究进展 [J]. 生物技术通报, 2016, 32(3): 18–23.
- [40] Huang X-F, Nazarian F, Vincken J-P, *et al.* A tandem CBM25 domain of α -amylase from *Microbacterium aurum* as potential tool for targeting proteins to starch granules during starch biosynthesis [J]. BMC Biotechnology, 2017, 17(1): 1–8.
- [41] Miao H, Sun P, Liu Q, *et al.* Soluble starch synthase III-1 in amylopectin metabolism of banana fruit: Characterization, expression, enzyme activity, and functional analyses [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 454.
- [42] Zhao X, Jayarathna S, Turesson H, *et al.* Amylose starch with no detectable branching developed through DNA-free CRISPR-Cas9 mediated mutagenesis of two starch branching enzymes in potato [J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 4311.
- [43] Zhang B, Zhou W, Qiao D, *et al.* Changes in nanoscale chain assembly in sweet potato starch lamellae by downregulation of biosynthesis enzymes [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(22): 6302–6312.
- [44] Lai Y C, Wang S Y, Gao H Y, *et al.* Physicochemical properties of starches and expression and activity of starch biosynthesis-related genes in sweet potatoes [J]. Food Chemistry, 2016, 199: 556–564.
- [45] Panpetch P, Field R A, Limpaseni T. Heterologous coexpression in *E. coli* of isoamylase genes from cassava *Manihot esculenta* Crantz 'KU50' achieves enzyme-active heteromeric complex formation [J]. Plant Molecular Biology, 2018, 96(4–5): 417–427.
- [46] Silver D M, Kötting O, Moorhead G B. Phosphoglucan phosphatase function sheds light on starch degradation [J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(7): 471–478.
- [47] 潘念, 苏旺, 周云, 等. 土壤水分胁迫对马铃薯块茎淀粉合成关键酶基因表达及酶活性的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2023, 41(2): 78–85.
- [48] Lopez-Gonzalez C, Juarez-Colunga S, Morales-Elias N C, *et al.* Exploring regulatory networks in plants: transcription factors of starch metabolism [J]. Peer Journal, 2019, 7: e6841.
- [49] Van Harsselaar J K, Lorenz J, Senning M, *et al.* Genome-wide analysis of starch metabolism genes in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. BMC Genomics, 2017, 18: 37.
- [50] 刘婕, 艾菊, 高冬丽. 马铃薯块茎不同发育时期淀粉合成相关基因表达与淀粉颗粒大小分析 [J]. 云南师范大学学报: 自然科学版, 2022, 42(5): 32–36.
- [51] 甘晓燕, 巩樵, 张丽, 等. 马铃薯块茎淀粉积累及相关酶活性的研究 [J]. 分子植物育种, 2017, 15(11): 4625–4628.
- [52] Wang W, Cui W, Xu K, *et al.* Effects of early- and late-sowing on starch accumulation and associated enzyme activities during grain filling stage in rice [J]. Rice Science, 2021, 28(2): 191–199.
- [53] Liu X, Gu W, Li C, *et al.* Effects of nitrogen fertilizer and chemical regulation on spring maize lodging characteristics, grain filling and yield formation under high planting density in Heilongjiang Province, China [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2021, 20(2): 511–526.
- [54] 李佳奇, 于卓, 张胜, 等. 四倍体马铃薯淀粉含量性状相关 SSR 标记的开发与验证 [J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(8): 1630–1639.
- [55] 张朝澍, 刘宇曦, 石瑛. 马铃薯块茎淀粉含量基因定位及分子标记开发 [C]//金黎平, 吕文河. 马铃薯产业与种业创新. 哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2022.
- [56] Ma X, Ouyang X, Liu D, *et al.* The 218th amino acid change of Ser to Ala in TaAGPS-7A increases enzyme activity and grain weight in bread wheat [J]. The Crop Journal, 2023, 11(1): 140–147.
- [57] 李晨晓, 艾菊, 杨梅宏, 等. 马铃薯块茎淀粉合成相关基因在脱落酸和蔗糖诱导下的表达分析 [J]. 云南农业大学学报: 自然科学版, 2023, 38(3): 361–367.
- [58] 金兴红, 于卓, 张霞, 等. 基于 BSA 法开发马铃薯高淀粉相关 SSR 标记及候选基因筛选 [J/OL]. 分子植物育种, 1–11[2024–04–04]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220629.1035.010.html>.
- [59] 赵娜, 刘宇曦, 张朝澍, 等. 不同马铃薯淀粉含量差异的转录组学解析 [J]. 作物学报, 2024, 50(6): 1503–1513.
- [60] 陈国梁, 田瑞康, 马靖峰, 等. 转基因马铃薯淀粉合成酶活性及

- 淀粉质量分数的变化 [J]. 食品与生物技术学报, 2016, 35(2): 219–223.
- [61] Skeffington A W, Graf A, Duxbury Z, *et al.* Glucan, water dikinase exerts little control over starch degradation in *Arabidopsis* leaves at night [J]. Plant Physiology, 2014, 165: 866–879.
- [62] Xu X, Dees D, Dechesne A, *et al.* Starch phosphorylation plays an important role in starch biosynthesis [J]. Carbohydr Polym, 2017, 157: 1628–1637.
- [63] 张中宁, 张晨霞, 吴莘玲, 等. 种植密度对马铃薯产量和淀粉品质的影响 [J]. 江苏农业科学, 2022, 50(7): 59–66.
- [64] 吴佳瑞, 康建宏, 柳强娟, 等. 黑膜覆盖对旱地马铃薯块茎淀粉积累和关键酶活性的影响 [J]. 核农学报, 2019, 33(12): 2482–2491.
- [65] Leonel M, Carmo E L, Fernandes A M, *et al.* Physico-chemical properties of starches isolated from potato cultivars grown in soils with different phosphorus availability [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2016, 96(6): 1900–1905.
- [66] 齐志庆, 张洪亮. 不同生育期喷施钙肥对马铃薯产量及淀粉含量的影响 [J]. 现代化农业, 2023(1): 18–20.
- [67] 高群玉, 刘强, 董诗婷. 湿热处理对马铃薯淀粉 Ghost 理化性质的影响 [J]. 华南理工大学学报: 自然科学版, 2022, 50(8): 12–20.
- [68] 张红, 郑世英, 梁淑霞, 等. 高淀粉加工专用型马铃薯育种研究进展 [J]. 作物杂志, 2019(1): 9–14.
- [69] 王腾, 马爽, 金光辉. 中国马铃薯全粉加工型品种研究进展 [J]. 中国马铃薯, 2022, 36(3): 266–270.