

引用格式:

阳芳, 何高镜, 郭圣军, 刘清, 胡新喜, 贺利雄. 影响马铃薯块茎低温糖化的植物激素相关基因的表达[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2022, 48(2): 160–167.

YANG F, HE G J, GUO S J, LIU Q, HU X X, HE L X. Expression analysis of potato cold-induced sweetening related genes in phytohormone pathway[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 2022, 48(2): 160–167.

投稿网址: <http://xb.hunau.edu.cn>



## 影响马铃薯块茎低温糖化的植物激素相关基因的表达

阳芳<sup>1</sup>, 何高镜<sup>1</sup>, 郭圣军<sup>1</sup>, 刘清<sup>1,2</sup>, 胡新喜<sup>3</sup>, 贺利雄<sup>1,2\*</sup>

(1.湖南农业大学生物科学技术学院, 湖南 长沙 410128; 2.植物激素与生长发育湖南省重点实验室, 湖南 长沙 410128; 3.湖南省马铃薯工程技术研究中心, 湖南 长沙 410128)

**摘要:** 对低温贮藏 5 d 的低温糖化不敏感品种‘华薯三号’和敏感品种‘中薯五号’马铃薯块茎进行转录组测序, 通过对差异表达基因的生物信息学分析, 获得与植物激素相关的差异表达基因, 其中 6 个与植物激素合成或信号转导有关的差异表达基因与糖分解代谢密切相关。结果表明: *KOox2* 和 *GA3ox1* 是马铃薯块茎中赤霉素合成的关键酶基因, 赤霉素可刺激淀粉酶和转化酶活性, 加剧块茎还原糖的积累, 是马铃薯低温糖化的正调控因子; *ANT* 和 *AIL6* 属于参与乙烯响应的 AP2 转录因子家族; *BRI1* 和 *BKII* 是油菜素内酯信号通路中的转录因子, 两者互作共同拮抗 14–3–3 蛋白质活性; *ANT*、*AIL6*、*BRI1* 和 *BKII* 这 4 个转录因子通过负调控转化酶基因的表达而影响还原糖的产生, 是马铃薯低温糖化的负调控因子。

**关键词:** 马铃薯; 低温糖化; 转录组测序; 植物激素; 信号转导

中图分类号: Q786

文献标志码: A

文章编号: 1007–1032(2022)02–0160–08

## Expression analysis of potato cold-induced sweetening related genes in phytohormone pathway

YANG Fang<sup>1</sup>, HE Gaojing<sup>1</sup>, GUO Shengjun<sup>1</sup>, LIU Qing<sup>1,2</sup>, HU Xinxi<sup>3</sup>, HE Lixiong<sup>1,2\*</sup>

(1.College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2.Hunan Provincial Key Lab of Phytohormones & Development, Changsha, Hunan 410128, China; 3.Hunan Provincial Engineering Research Center of Potatoes, Changsha, Hunan 410128, China)

**Abstract:** Differentially expressed genes(DEGs) associated with phytohormone pathway were analyzed by transcriptome sequencing in potato tubers stored at low temperature for 5d, which from potato insensitive cultivar(‘Huashu3’) and sensitive one(‘Zhongshu5’) to cold-induced sweetening(CIS). Six DEGs closely associated with sugar metabolism were screened from DEGs in phytohormone pathway related with phytohormone synthesis and signal transduction through bioinformatics analysis. And then the effects of these 6 DEGs on potato CIS were analyzed. The results were as follows: *KOox2* and *GA3ox1* are the key enzyme genes for gibberellin(GA) biosynthesis in potato tubers. GA could stimulate the activities of amylase and invertase, and increase the accumulation of reducing sugar in tuber. Thus GA was a positive regulator of potato CIS. *ANT* and *AIL6* belong to AP2 transcription factor family involved in ethylene response. *BRI1* and *BKII* are two transcription factors in brassinosteroid(BR) signaling pathway, and they could interact and then antagonize the activity of 14-3-3 protein. These 4 transcription factors *ANT*, *AIL6*, *BRI1* and *BKII* affected the reducing sugar production through negative regulation of invertase gene expression, thus were negative regulators for potato CIS.

收稿日期: 2021–05–09

修回日期: 2021–06–16

基金项目: 湖南省教育厅开放基金项目(19K043)

作者简介: 阳芳(1996—), 女, 湖南衡阳人, 硕士研究生, 主要从事植物激素与生长发育研究, 2627998807@qq.com; \*通信作者, 贺利雄, 博士, 教授, 主要从事植物逆境生理生化与分子生物学研究, 2267904467@qq.com

**Keywords:** potato; cold-induced sweetening(CIS); transcriptome sequencing; phytohormones; signal transduction

鉴于马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)块茎的采后保质及其市场供给,生产上通常采用低温(低于 10 °C)来贮藏块茎,而低温贮藏会导致块茎中还原性糖的大量积累,即低温糖化(cold-induced sweetening, CIS)<sup>[1-3]</sup>。在马铃薯薯条(片)油炸加工过程中,块茎中游离的还原糖与氨基酸发生美拉德反应,形成苦味的褐色物质和微量的丙烯酰胺(致癌性物质)<sup>[4-6]</sup>,影响了马铃薯油炸加工品质及食用安全,这一现象长期困扰着马铃薯加工产业<sup>[7]</sup>。

研究表明,马铃薯低温糖化与淀粉和蔗糖的水解途径及其关键酶(如淀粉酶、酸性转化酶)直接相关<sup>[8-9]</sup>;此外,植物激素如赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)和乙烯(ETH)等对马铃薯块茎低温糖化过程亦具有调控作用,其相关的研究主要涉及了其生理生化水平<sup>[10-14]</sup>。笔者以低温糖化敏感性不同的马铃薯品种块茎为材料,对低温贮藏块茎进行了转录组测序及差异表达基因的初步分析,从分子水平进一步解析植物激素对马铃薯块茎低温糖化的影响,以期对马铃薯块茎低温糖化的调控及调控剂的研发提供技术依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

‘华薯三号’(低温糖化不敏感型品种)和‘中薯五号’(低温糖化敏感型品种)马铃薯块茎,分别由湖南省马铃薯工程技术研究中心和华中农业大学宋波

涛提供。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 马铃薯块茎低温贮藏样品采集

挑选大小均一、无损伤、无病虫害的马铃薯块茎,室温(22 °C)避光通风放置 1 周后,将马铃薯块茎置于黑暗透气和(4.0±0.5) °C 进行低温贮藏。

于低温贮藏开始的当天和第 5 天,以五点取样法采集材料(每个处理设置 3 个生物学重复),样品收集后液氮速冻研碎, -80 °C 保存,备用。

#### 1.2.2 转录组测序及差异表达基因分析

委托上海欧易生物医学科技有限公司,使用 Illumina HiSeq<sup>TM</sup> 2500 测序仪对低温贮藏马铃薯块茎样品进行有参转录组测序。在测序数据质检合格的基础上,采用 FPKM 计算 Unigene 的表达量,以“FDR < 0.05 和|log<sub>2</sub>FC|≥1”为标准筛选差异表达基因,对显著差异表达的基因统计注释率并进行 GO、KEGG 富集分析。

#### 1.2.3 实时荧光定量 PCR 检测

用植物总 RNA 试剂盒提取马铃薯块茎总 RNA、逆转录获得 cDNA 后进行 qPCR 检测。以马铃薯细胞色素氧化酶基因 *Cox1* 为内参基因,用 Primer 5.0 软件设计引物(表 1),对 6 个与马铃薯块茎 CIS 相关的差异表达基因的表达情况进行检测(每个样品 3 次技术重复)。

表 1 qRT-PCR 引物

基因	PGSC 转录本编号	引物(5'-3')	产物大小/bp
<i>StsAGP</i>	PGSC0003DMG400031084	上游: GGAGTCCGATTCAATGTGAGAAGAAG 下游: CCAAACACTCCGGCTAGCATC	112
<i>StInh</i>	PGSC0003DMG400010146	上游: GGAAACCTTCAATGCCCAAAC 下游: CCGACTCCGACTTACGAATGA	100
<i>StINVI</i>	PGSC0003DMG400013856	上游: GAATGGAGCAGCAGACTCTT 下游: GCCGACTCAAGTGACCAAATC	87
<i>StGAPDH</i>	PGSC0003DMG400017433	上游: GTCAAGCATTTTCGATGCCA 下游: ACACGGAACTGTAACCCCA	99
<i>StBAMI</i>	PGSC0003DMG400001549	上游: TGAGATGCGTGACCATGAGC 下游: CAAGTGAACTTGCGCTCC	101
<i>StUGT</i>	PGSC0003DMG400028632	上游: GTTGTGGAGAGTGTGGT 下游: CATTGAGATTGCTTGAT	117
<i>Cox1</i>	PGSC0003DMG400002971	上游: GGTCGGACATACCCTGAAAC 下游: CAAAAGTATG AAAAGCTGGAG	332

## 2 结果与分析

### 2.1 马铃薯块茎转录组测序结果及差异基因的表达分析

低温贮藏马铃薯块茎的转录组测序结果如图 1 所示。与对照相比，低温贮藏 5 d 块茎的差异表达基因，‘华薯三号’有 8492 个(上调表达基因 4521 个、下调表达基因 3971 个)，‘中薯五号’有 5179 个(表达上调基因 2603 个、表达下调基因 2576 个)

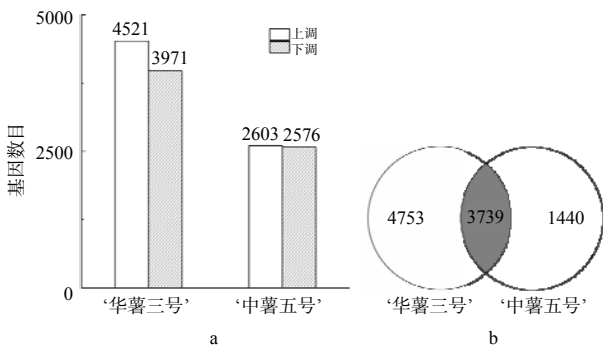


图 1 马铃薯块茎差异表达基因韦恩图及数量

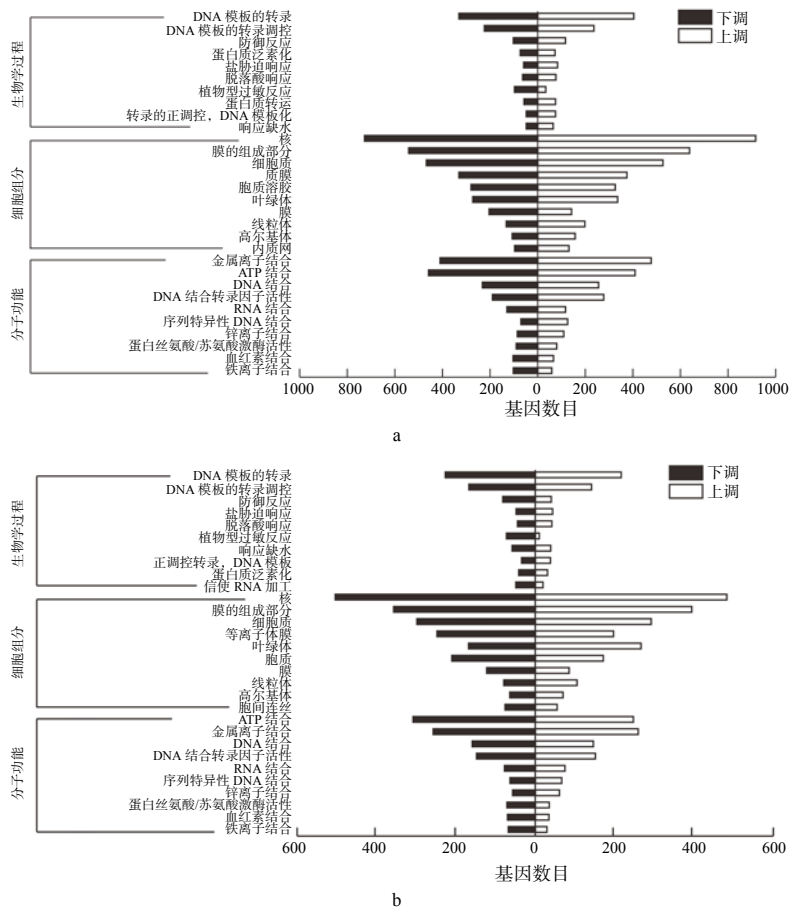
Fig. 1 Venn diagram and number statistics of DEGs in potato tubers

(图 1-a); 另外，特异的差异表达基因分别有 4753 和 1440 个(图 1-b)。

### 2.2 马铃薯块茎差异表达基因 GO 注释及富集分析

经与 GO 数据库比对分析，将 2 品种的差异表达基因分别注释到生物学过程(BP)、细胞组分(CC)和分子功能(MF)3 个功能组，‘华薯三号’有 6456 个(上调表达基因 3510 个、下调表达基因 2946 个)，‘中薯五号’有 3983 个(上调表达基因 2030 个、下调表达基因 1953 个)差异表达基因得到注释。

GO 功能组富集的前 10 种差异表达基因的功能分类统计显示，2 品种差异表达基因的 GO 富集呈大体相同的趋势(图 2)。BP 组的差异表达基因主要集中在 DNA 模板转录及调控、防御反应、盐胁迫响应、脱落酸响应和蛋白质泛素化；CC 组的差异表达基因大部分定位在细胞核、细胞膜的组成部分、细胞质、质膜和胞质溶胶；而 MF 组中所涉及金属离子结合、ATP 结合、DNA 结合、DNA 结合转录因子活性和 RNA 结合的差异表达基因数量较多。



a ‘华薯三号’; b ‘中薯五号’。

图 2 马铃薯块茎差异表达基因 GO 富集分析

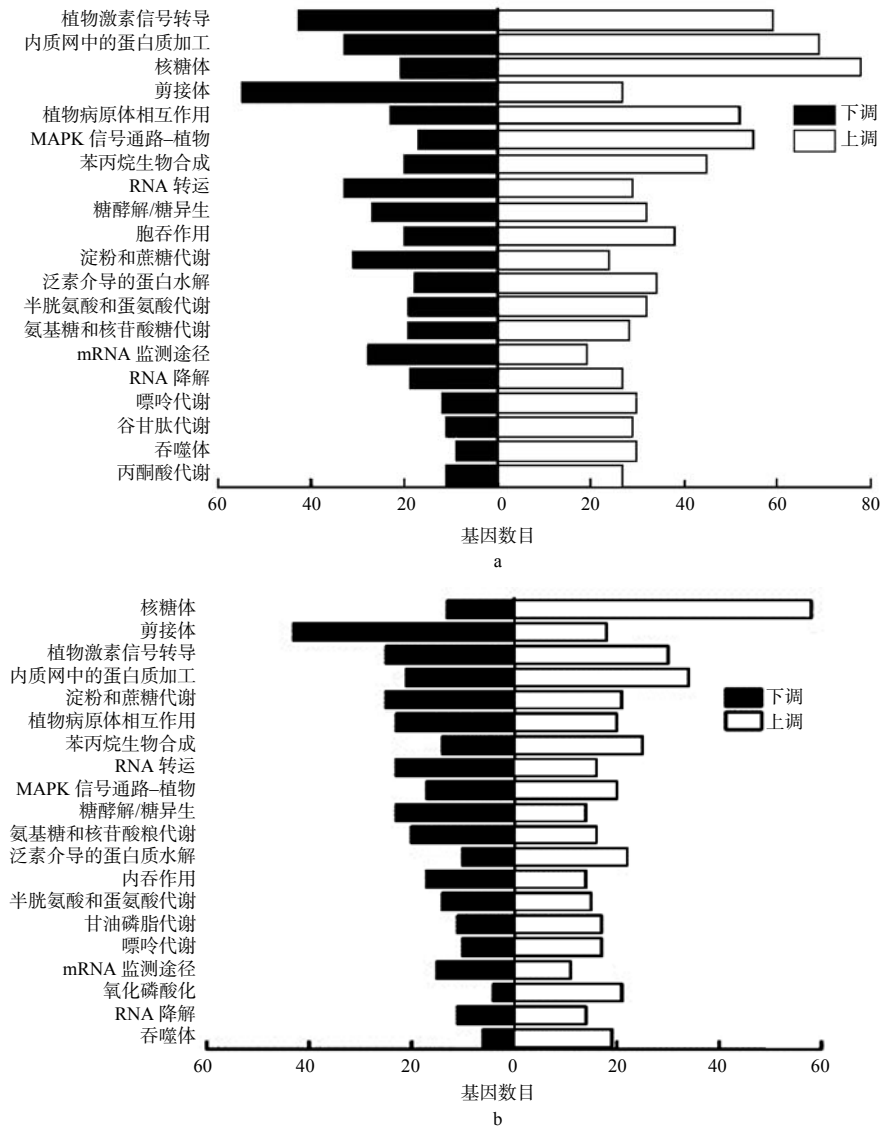
Fig 2 GO enrichment of DEGs in potato tubers

### 2.3 马铃薯块茎差异表达基因 KEGG 通路富集注释

2 品种差异表达基因的 KEGG Pathway 富集分析结果显示, ‘华薯三号’有 1918 个 Unigene 被注释并富集到 124 条 KEGG 通路上(其中表达上调的基因有 1156 个、表达下调的基因有 762 个), ‘中薯五号’有 1187 个 Unigene 被注释并富集到 126 条 KEGG 通路上(其中表达上调的基因 685 个、表达下调的基

因 502 个)。

如图 3 所示, 2 品种差异表达基因在 KEGG Pathway 的富集, 亦表现出类似趋势。大部分差异表达基因与植物激素信号转导、内质网蛋白质加工、核糖体、剪接体、植物-病原体互作、植物 MAPK 信号传导途径、苯丙烷生物合成、RNA 转运、糖酵解/糖异生、淀粉和蔗糖代谢等通路相关联。



a ‘华薯三号’; b ‘中薯五号’。

图 3 马铃薯块茎差异表达基因 KEGG 通路富集  
Fig. 3 KEGG pathway enrichment of DEGs in potato tubers

### 2.4 转录组测序差异表达基因的 qPCR 验证

对与淀粉/蔗糖代谢途径密切相关的 6 个差异表达基因进行的实时荧光定量检测的结果(图 4)表明, 被检测基因 *StsAGP* 和 *StInh* 呈下调表达, 而

*StINVI*、*StGAPDH*、*StBAM1* 和 *StUGT* 呈上调表达, 基因表达的 qPCR 检测结果与对应的转录组测序结果完全一致(表 2), 说明转录组测序的基因差异表达结果可靠、准确, 可用于后续目的基因筛选。

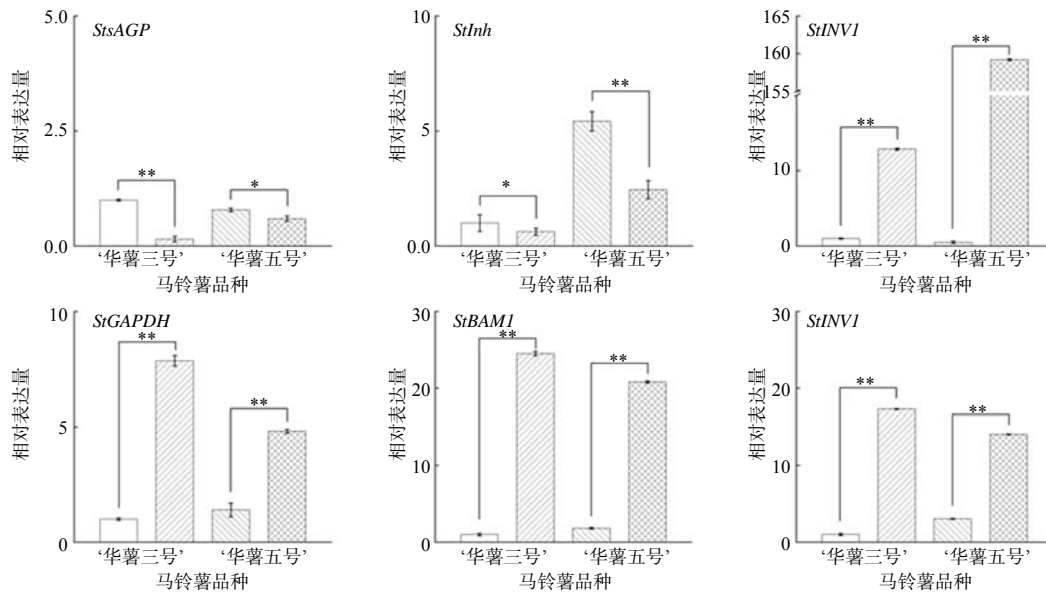


图 4 马铃薯块茎差异表达基因 qRT-PCR 验证

Fig. 4 Validation of several selected DEGs in potato tubers by qRT-PCR

表 2 马铃薯块茎差异表达基因的信息

Table 2 Information about DEGs in potato tubers

基因	功能	基因相对表达量倍数	
		‘华薯三号’	‘中薯五号’
<i>StsAGP</i>	腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶小亚基	-3.00	-1.88
<i>StInh</i>	转化酶抑制子	-1.96	-2.22
<i>StINV1</i>	液泡转化酶	5.24	7.23
<i>StGAPDH</i>	胞质甘油醛三磷酸脱氢酶	1.88	0.98
<i>StBAM1</i>	β 淀粉酶	4.45	3.15
<i>StUGT</i>	UDP-糖基转移酶	8.33	2.94

基因相对表达量倍数指基因表达量以 2 为底数的对数值。

表 3 马铃薯块茎植物激素合成代谢和信号转导途径相关差异表达基因信息

Table 3 Information about phytohormone synthesis and signal transduction pathways of DEGs in potato tubers

植物激素	PGSC 转录本编号	功能	基因相对表达量倍数	
			‘华薯三号’	‘中薯五号’
赤霉素	PGSC0003DMG400001823	内根贝壳杉烯氧化酶 2	1.63	2.16
	PGSC0003DMG400016516	GA <sub>3</sub> 氧化酶 1	-0.43	3.32
	PGSC0003DMG401009045	DELLA 蛋白 RGL1	-3.19	-0.90
	PGSC0003DMG400021846	DELLA 蛋白 RGL3	-2.93	
	PGSC0003DMG400003849	赤霉素受体 GID1B	3.26	2.03
	PGSC0003DMG400024474	赤霉素调节蛋白 10	-1.65	-0.78
脱落酸	PGSC0003DMG400002100	脱落酸受体 PYR1	1.30	0.30
	PGSC0003DMG400015897	脱落酸受体 PYL4	3.43	
	PGSC0003DMG400005016	脱落酸受体 PYL9	-1.23	-0.79
	PGSC0003DMG400022931	脱落酸不敏感蛋白 7	-1.56	0.01
	PGSC0003DMG400025786	脱落酸不敏感蛋白 4	-1.34	-0.69
	PGSC0003DMG400001960	脱落酸 8'-羟化酶 1	-1.11	-0.41
	PGSC0003DMG400028799	C2 结构域的脱落酸相关蛋白 4	-0.57	-1.18
生长素	PGSC0003DMG400008065	生长素响应因子 4	-1.42	-0.67
	PGSC0003DMG400015919	生长素响应因子 6	1.09	0.80
	PGSC0003DMG401018664	生长素响应因子 8	0.99	1.55
	PGSC0003DMG400012261	生长素响应因子 9	1.28	0.17
	PGSC0003DMG400000118	生长素响应因子 18	-1.56	-0.38

## 2.5 与植物激素相关的差异表达基因的初步筛选

以低温糖化敏感性不同的马铃薯品种低温贮藏 5 d 的块茎为材料进行转录组测序分析, 初步筛选出 46 个与植物激素合成代谢或信号转导途径相关的差异表达基因, 其中与 GA、ABA、IAA、ETH 和 BR 等激素相关的基因分别有 6、7、16、15 和 2 个(表 3)。

表 3(续)

植物激素	PGSC 转录本编号	功能	基因相对表达量倍数	
			‘华薯三号’	‘中薯五号’
生长素	PGSC0003DMG400009773	生长素响应因子 19	-2.61	-0.70
	PGSC0003DMG400006108	生长素响应蛋白 IAA4	1.15	0.33
	PGSC0003DMG402002635	生长素响应蛋白 IAA17	-0.46	1.83
	PGSC0003DMG400000375	生长素响应蛋白 IAA27	1.15	0.27
	PGSC0003DMG400026010	生长素响应蛋白 SAUR36	-0.62	-1.52
	PGSC0003DMG400035783	生长素响应蛋白 SAUR71	4.20	0.61
	PGSC0003DMG400020139	生长素诱导蛋白 22D	6.55	0.31
	PGSC0003DMG400002636	生长素诱导蛋白 IAA6	0.00	5.48
	PGSC0003DMG401020044	生长素结合蛋白 T85	-1.19	-0.99
	PGSC0003DMG400019182	生长素转运蛋白 4	1.57	0.40
	PGSC0003DMG400001589	生长素转运蛋白 5	3.24	1.22
乙烯	PGSC0003DMG402021429	响应乙烯的 AP2 转录因子 ANT	2.13	1.04
	PGSC0003DMG400014598	响应乙烯的 AP2 转录因子 AIL6	3.46	
	PGSC0003DMG400016747	乙烯不敏感蛋白	0.35	-1.54
	PGSC0003DMG400031819	乙烯受体	2.98	-0.63
	PGSC0003DMG400016284	乙烯受体 2	4.03	1.39
	PGSC0003DMG400034101	乙烯响应转录因子 ERF011	2.40	0.69
	PGSC0003DMG400000910	乙烯响应转录因子 ERF014	7.49	0.11
	PGSC0003DMG400016006	乙烯响应转录因子 1	3.87	0.12
	PGSC0003DMG400010285	乙烯响应转录因子 1B	6.01	
	PGSC0003DMG400016812	乙烯响应转录因子 RAP2-3	3.14	0.07
	PGSC0003DMG400012038	乙烯响应转录因子 RAP2-7	-2.79	-0.71
	PGSC0003DMG400009142	乙烯响应转录因子 RAP2-12	4.40	0.27
	PGSC0003DMG400026821	乙烯响应转录因子 4	2.75	0.23
	PGSC0003DMG400036566	乙烯响应转录因子 5	3.70	
PGSC0003DMG400012828	乙烯响应转录因子 8	1.90	0.14	
油菜素内酯	PGSC0003DMG400022139	油菜素内酯受体 BRI1	-0.50	-1.16
	PGSC0003DMG400015442	油菜素内酯受体激酶抑制子 BK11	-0.16	1.45

基因相对表达量倍数指基因表达量以 2 为底数的对数值。

## 2.6 与植物激素相关的差异表达基因对马铃薯块茎低温糖化的影响

多糖(淀粉)→寡糖(双糖)→单糖是植物细胞淀粉降解的基本途径,可见催化淀粉降解的淀粉酶(Amy)和蔗糖水解成单糖(葡萄糖和果糖)的转化酶(Inv)是影响马铃薯块茎低温糖化的 2 个关键因素。在 GO、KEGG 分析的基础上,结合相关的研究<sup>[10,15-20]</sup>报道,从与植物激素相关的差异表达基因中进一步筛选获得了 6 个与淀粉和蔗糖分解代谢密切相关的基因(表 4),就其对马铃薯块茎低温糖化的影响进行了初步的解析。

PGSC0003DMG400001823(内根贝壳杉烯氧化酶 2)是赤霉素合成途径前阶段的关键酶,PGSC0003DMG400016516(GA<sub>3</sub>氧化酶 1)是活性 GA 形成的关键酶,均可促进马铃薯块茎 GA 的生物合成。GA 可刺激淀粉酶和转化酶活性<sup>[10,16]</sup>,即 *KOox2* 和

*GA3ox1* 表达的上调可提高块茎 GA 含量,促进块茎还原糖的积累,是马铃薯块茎 CIS 的正调控因子。从 *KOox2* 和 *GA3ox1* 的基因相对表达量倍数变化来看,低温糖化敏感品种‘中薯五号’均明显高出低温糖化非敏感品种‘华薯三号’,转录组测序的分析结果与马铃薯品种低温糖化敏感性的表现一致。

PGSC0003DMG402021429 和 PGSC0003DMG400014598 同属乙烯响应 AP2 转录因子家族。研究表明,功能缺失的 AP2 突变体中蔗糖含量降低、还原性己糖(葡萄糖)含量增加<sup>[20]</sup>;同时也发现 AP2 是通过负调控转化酶基因的表达而影响糖的分解代谢<sup>[19]</sup>,因此,强化乙烯代谢,通过其 AP2 响应转录因子对转化酶基因表达的负调控,可弱化马铃薯块茎低温糖化。对比表 3 所示 *ANT* 和 *AIL6* 的基因相对表达量倍数,‘华薯三号’均明显高出‘中薯五号’,与其低温糖化不敏感性的品种特性相符。

PGSC0003DMG400022139(BRI1)属油菜素内酯受体, PGSC0003DMG400015442(BKII)属油菜素内酯受体激酶抑制蛋白, 两者均是油菜素内酯信号通路中转录因子。研究发现, BRI1 被油菜素内酯激活后, 再磷酸化活化 BKII, 活化了的 BKII 可与

14-3-3 蛋白相互拮抗<sup>[15,18]</sup>; 研究还发现, Sb14-3-3 蛋白能够正调控马铃薯块茎转化酶 Inv 的表达, 加剧块茎低温糖化<sup>[17]</sup>; 据此, 推测作为上游调控因子的 BRI1 和 BKII 共同抑制 14-3-3 蛋白活性, 负调控转化酶基因的表达、抑制马铃薯块茎低温糖化。

表 4 参与调控马铃薯块茎低温糖化的植物激素相关基因

Table 4 Phytohormone-related DEGs involved in regulating potato tuber CIS

植物激素	PGSC 转录本编号	基因	功能
赤霉素	PGSC0003DMG400001823	<i>KOox2</i>	内根贝壳杉烯氧化酶 2
	PGSC0003DMG400016516	<i>GA3ox1</i>	GA3 氧化酶 1
乙烯	PGSC0003DMG402021429	<i>ANT</i>	响应乙烯的 AP2 转录因子 ANT
	PGSC0003DMG400014598	<i>AIL6</i>	响应乙烯的 AP2 转录因子 AIL6
油菜素内酯	PGSC0003DMG400022139	<i>BRI1</i>	油菜素内酯受体 BRI1
	PGSC0003DMG400015442	<i>BKII</i>	油菜素内酯受体激酶抑制子 BKII

获得的 6 个与植物激素合成或信号转导相关的差异表达基因, 包括赤霉素 GA 合成代谢关键酶、响应乙烯 ETH 和油菜素内酯 BR 的转录因子, 其通

过影响植物淀粉水解途径关键酶基因的表达来调控马铃薯块茎低温糖化的机理归纳为图 5。

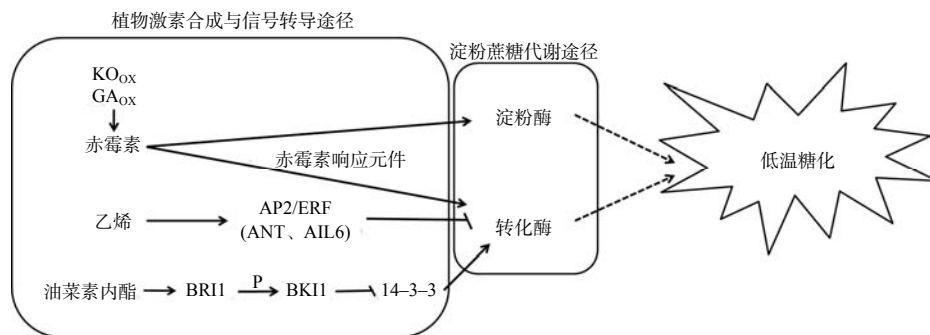


图 5 植物激素相关基因对马铃薯块茎低温糖化途径

Fig.5 Pathway with phytohormone related genes regulating potato tuber CIS

### 3 讨论

已有的研究表明, 植物激素与马铃薯块茎低温糖化关系密切。本研究通过对马铃薯低温贮藏块茎转录组差异表达基因GO和KEGG富集分析, 解析与植物激素相关的差异表达基因, 获得了6个与糖类分解代谢密切相关的差异表达基因, 赤霉素生物合成相关的*KOox2*和*GA3ox1*是马铃薯块茎低温糖化正调控因子, 因此, 可考虑研发对植物GA合成具有抑制效果的调控剂应用于马铃薯块茎采后的贮藏管理, 以图弱化马铃薯块茎低温糖化。

*ANT*和*AIL6*是参与乙烯应答响应的AP2转录因子家族成员, 对马铃薯块茎低温糖化具有负调控因子的作用。这一结果与早期发现乙烯处理可减轻低温贮藏马铃薯块茎炸片色泽加深的试验结果<sup>[14]</sup>相符, 因此, 可考虑开发应用乙烯处理抑制马铃薯块

茎低温糖化的低温贮藏设施。

*BRI1*和*BKII*是油菜素内酯信号通路中的重要转录因子, 通过两者互作来共同拮抗14-3-3蛋白、弱化马铃薯块茎转化酶基因的表达, 从而改善马铃薯块茎低温糖化。这有待于在后续研究中就油菜素内酯处理对马铃薯块茎低温糖化影响进行观察验证。

#### 参考文献:

- [1] PARKIN K L, SCHWOBE M A. Effects of low temperature and modified atmosphere on sugar accumulation and chip color in potatoes(*Solanum tuberosum*)[J]. Journal of Food Science, 1990, 55(5): 1341-1344.
- [2] ISHERWOOD F A. Starch-sugar interconversion in *Solanum tuberosum*[J]. Phytochemistry, 1973, 12(11): 2579-2591.
- [3] VLIET W F, SCHRIEMER W H. The sugar accumulation in potatoes kept at a low temperature, as studied in a

- small selection of samples of Dutch varieties[J]. *European Potato Journal*, 1960, 3(3): 263–271.
- [4] SANNY M, JINAP S, BAKKER E J, et al. Is lowering reducing sugars concentration in French fries an effective measure to reduce acrylamide concentration in food service establishments?[J]. *Food Chemistry*, 2012, 135(3): 2012–2020.
- [5] LAROQUE D, INISAN C, BERGER C, et al. Kinetic study on the Maillard reaction. Consideration of sugar reactivity[J]. *Food Chemistry*, 2008, 111(4): 1032–1042.
- [6] MOTTRAM D S, WEDZICHA B L, DODSON A T. Acrylamide is formed in the Maillard reaction[J]. *Nature*, 2002, 419: 448–449.
- [7] HALFORD N G, CURTIS T Y, MUTTUCUMARU N, et al. The acrylamide problem: a plant and agronomic science issue[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(8): 2841–2851.
- [8] 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.
- [9] 张迟. 抑制马铃薯 Acid Invertase 基因表达对块茎淀粉—糖代谢的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2007.
- [10] 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.
- [11] 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.
- [12] DANIELS-LAKE B J, PRANGE R K. The interaction effect of carbon dioxide and ethylene in the storage atmosphere on potato fry color is dose-related[J]. *Hort-Science*, 2009, 44(6): 1641–1644.
- [13] DOUECTTE M S, PRITCHZRD M K. ABA involvement in low temperature sweetening of potatoes[J]. *Acta Horticulturae*, 1993, 343: 293–294.
- [14] HAARD N F. Differential response of cold stored potato tubers to ethylene[J]. *American Potato Journal*, 1971, 48(6): 183–186.
- [15] LEE J H, KWAK G, LIM Y P, et al. 14-3-3 proteins contribute to leaf and root development via brassinosteroid insensitive 1 in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Genes & Genomics*, 2020, 42(3): 347–354.
- [16] 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 & Genomes*, 2017, 13(1): 1–12.
- [17] 王德欢. SbTRXh1 和 Sb14-3-3 对马铃薯块茎低温糖化的调控机制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.
- [18] WANG H J, YANG C J, ZHANG C, et al. Dual role of BKI<sub>1</sub> and 14-3-3 s in brassinosteroid signaling to link receptor with transcription factors[J]. *Developmental Cell*, 2011, 21(5): 825–834.
- [19] JOFUKU K D, OMIDYAR P K, GEE Z, et al. Control of seed mass and seed yield by the floral homeotic gene *APETALA2*[J]. *PANS*, 2005, 102(8): 3117–3122.
- [20] OHTO M A, FISCHER R L, GOLDBERG R B, et al. Control of seed mass by *APETALA2*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(8): 3123–3128.

责任编辑: 罗慧敏

英文编辑: 罗维