

# 马铃薯淀粉研究进展

翟玲侠, 宋继玲, 杨梦平, 邢金月, 娄树宝, 秦 猛, 刘春生

(黑龙江省农业科学院克山分院 黑龙江齐齐哈尔 161000)

**摘要:** 淀粉是马铃薯块茎干物质的主要成分, 广泛应用于食品、制药、化工等行业领域。随着中国马铃薯主食战略的推进, 马铃薯的产量和品质越来越受到重视, 如何提高马铃薯淀粉的产量和品质也引起越来越多的关注。概述了马铃薯淀粉的特点、合成与降解途径、主要应用及外部条件和内部因素对淀粉含量的影响, 以期为今后筛选马铃薯高淀粉种质资源及高淀粉育种提供方向和理论依据。

**关键词:** 马铃薯; 淀粉; 应用; 影响因素

中图分类号: S532

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2024)05-012-06

## Research progress of potato starch

ZHAI Lingxia, SONG Jiling, YANG Mengping, XING Jinyue, LOU Shubao, QIN Meng, LIU Chunsheng

(Keshan Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Qiqihaer 161000, Heilongjiang, China)

**Abstract:** Potato starch is the main component of potato tuber dry matter, which is widely used in food, pharmaceutical, chemical processing and other industries. With the development of China's potato staple food strategy, more and more attention has been paid to the yield and quality of potatoes, and increasing the yield and quality of potato starch has also attracted more attention. This review summarizes the characteristics, synthesis and degradation pathways, the main applications of potato starch and the effects of external conditions and internal factors on starch content. This paper aims to provide direction and theoretical basis for screening potato with high starch content germplasm resources and high starch breeding in future.

**Key words:** Potato; Starch; Application; Influence factor

中国是马铃薯生产大国, 近些年, 我国马铃薯种植面积和产量均居世界首位<sup>[1]</sup>。马铃薯是世界上重要的粮食作物之一, 具有丰富的营养价值, 是维生素、矿物质、膳食纤维的良好来源<sup>[2]</sup>, 营养齐全且结构合理, 此外, 在药用方面也有一定的价值, 如控制人体血糖浓度, 预防和治疗血栓性疾病等<sup>[3-5]</sup>, 因此得到了人们的广泛关注。马铃薯适应能力强, 无论气候及环境的好坏与否, 都能有所收获, 因此马铃薯的种植面积也越来越大<sup>[6]</sup>。淀粉是在马铃薯块茎中发现的一种天然多糖化合物, 是植物中分布最广、储量最丰富的碳水化合物<sup>[7]</sup>, 是人体所需碳水化合物的主要来源之一, 也是主要的工业原料, 在食品加工、工业加工等领域应用广泛<sup>[8-9]</sup>。目前, 我国

对马铃薯淀粉的需求量逐年加大, 但我国淀粉总产量不能达到国内需求量, 每年过半的淀粉需要进口, 所需金额超过 10 亿元<sup>[10]</sup>。因此, 我国马铃薯淀粉产量和品质的提高是目前急需解决的关键问题。

## 1 马铃薯淀粉的特点

马铃薯淀粉是重要的植物淀粉之一, 常以圆形或椭圆形颗粒的形式存在<sup>[11]</sup>, 颗粒粒径为 25~100  $\mu\text{m}$ , 比小麦淀粉、玉米淀粉等粒径大, 马铃薯淀粉的蛋白质含量较其他作物更低, 因此颜色白, 口感好, 没有其他刺激性味道。马铃薯淀粉的糊化温度相对较低, 透明度和黏度高<sup>[12-13]</sup>, 膨胀效果比其他淀粉好, 这是因为淀粉颗粒内部结构松散且磷酸基

收稿日期: 2023-12-20; 修回日期: 2024-01-25

基金项目: 科技部、财政部、国家科技资源共享服务平台项目国家作物种质资源库“马铃薯分库运行服务”(NCGRC-2022-44); 农业农村部物种保护项目(19221806); 黑龙江省农业科学院克山分院先导项目(XDYBC2023-06); 黑龙江省农业科技创新跨越工程(CX23TS24)

作者简介: 翟玲侠, 女, 研究实习员, 研究方向为马铃薯种质资源。E-mail: zhailingxia@126.com

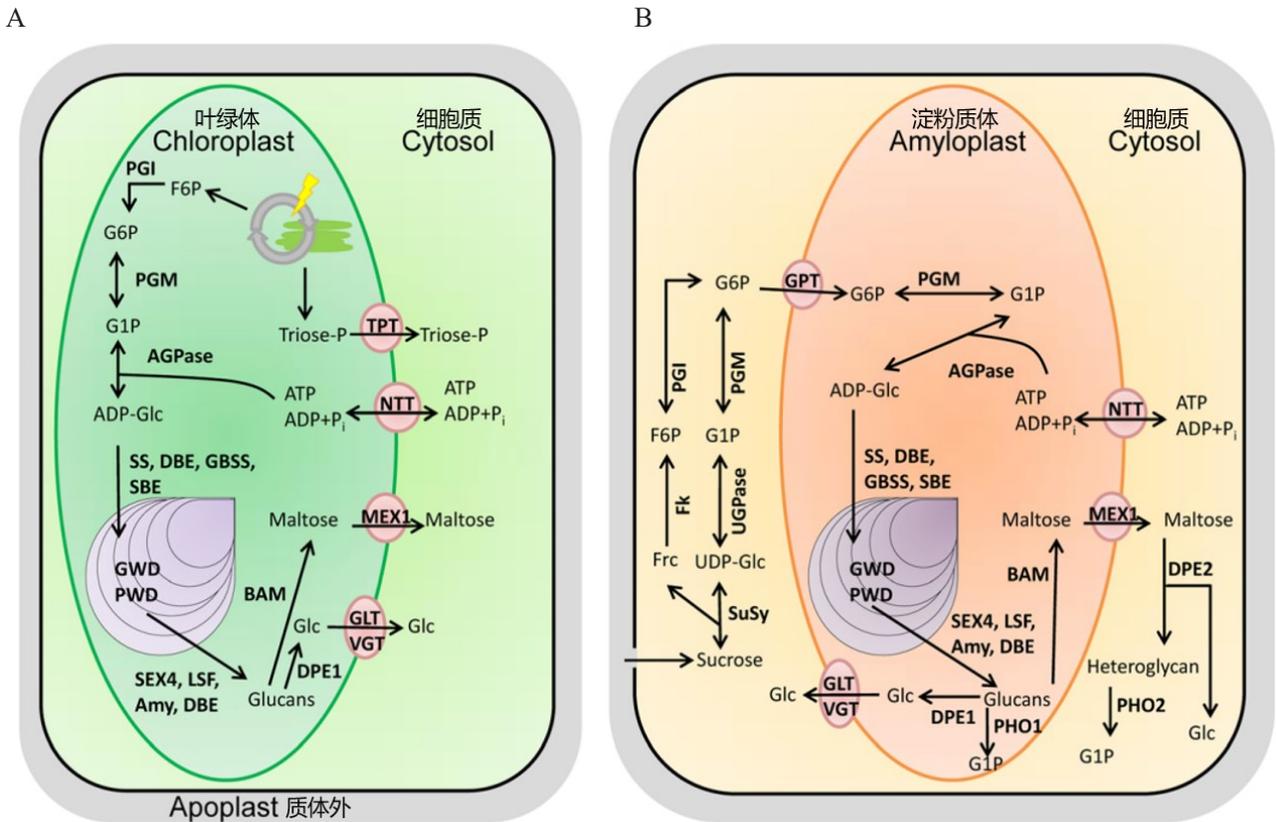
通信作者: 宋继玲, 女, 副研究员, 主要从事马铃薯种质资源研究。E-mail: jl\_song929@126.com

含量高,当温度在 50~64 °C时,淀粉粒吸收 398~598 倍水分膨胀<sup>[14]</sup>,导致电荷间相互排斥,淀粉链逐渐分散,使其分子的亲水性增加,从而加快淀粉膨胀,直至完成糊化<sup>[15-16]</sup>。利用其易膨胀、高黏度的特性,可在食品工业中做黏结剂、充填剂、增稠剂及乳化剂等,不仅可以减少淀粉使用量,还能提高食品质量<sup>[17]</sup>。

## 2 马铃薯淀粉的合成与降解途径

马铃薯淀粉由支链淀粉和直链淀粉两种聚合物组成,合成过程是在质体中完成的,其中两种聚合物形成半结晶和不溶于水的颗粒。人们普遍认为,淀粉主要是由腺苷二磷酸葡萄糖通过几种质体定位酶的协调作用合成<sup>[18-19]</sup>。马铃薯叶片和块茎中淀粉代谢情况如图 1<sup>[20]</sup>所示,在叶片和块茎两个组织有着相同的酶促反应,但两种组织之间存在显著

差异。在叶片中,淀粉每天都在合成与降解,作为夜间能源维持生物过程的能量供应;而在块茎中,淀粉在发育过程中积累并长期储存,维持休眠块茎的能量需求,并会在打破休眠后促进新芽的生长。在叶片中,光同化物质是在卡尔文-本森循环中产生的,在磷酸葡萄糖异构酶(PGI, phosphoglucosomerase)和磷酸葡萄糖变位酶(PGM, phosphoglucumutase)的催化下,以果糖-6-磷酸(F6P, fructose-6-phosphate)的形式转化为葡萄糖-1-磷酸(G1P, glucose 1-phosphate),G1P 是淀粉生物合成腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase, ADP-glucose pyrophosphorylase)的底物。来自卡尔文-本森循环的磷酸丙糖(TPs, triose phosphate)也可以通过磷酸丙糖转运体(TPT, triose phosphate transporter)运输到细胞质中,交换无机磷酸盐(Pi, inorganic phosphate),可以代谢为蔗糖(图 1-A)。在块茎中,蔗糖被蔗糖合成酶



注:ADP-Glc. 5'-二磷酸葡萄糖腺苷二钠盐;SS. 淀粉合成酶;DBE. 淀粉去分支酶;GBSS. 颗粒结合淀粉合成酶;SBE. 淀粉分支酶;GWD. 葡聚糖水二激酶;PWD. 磷酸葡聚糖水二激酶;SEX4. 淀粉过量 4;LSF. 类淀粉过量;Amy.  $\alpha$ -淀粉酶;Glucans. 葡聚糖;DPE. 歧化酶;Glc. 葡萄糖;GLT. 葡萄糖转运体;VGT. 液泡葡萄糖转运体;BAM.  $\beta$ -淀粉酶;Maltose. 麦芽糖;MEX1. 麦芽糖转运体;ATP. 三磷酸腺苷;ADP. 二磷酸腺苷;NTT. 核苷酸转运体;Triose. 丙糖;Fk. 果激酶;Sucrose. 蔗糖;PHO.  $\alpha$ -葡聚糖磷酸化酶;Heteroglycan. 杂聚糖;PGI. 磷酸葡萄糖异构酶;PGM. 磷酸葡萄糖变位酶;F6P. 果糖-6-磷酸;G1P. 葡萄糖-1-磷酸;AGPase. 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶;TPT. 磷酸丙糖转运体;Pi. 无机磷酸盐;SuSy. 蔗糖合成酶;G6P. 葡萄糖-6-磷酸;GPT. 葡萄糖-6-磷酸转运体。

图 1 马铃薯叶片和块茎淀粉合成与降解途径<sup>[20]</sup>  
Fig. 1 Pathway of starch metabolism in leaves and tubers of potato

(SuSy, sucrose synthetase)裂解成尿苷二磷酸葡萄糖和果糖。尿苷二磷酸葡萄糖通过尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UGPase, UGP-glucose pyrophosphorylase)转化为G1P。G1P随后通过胞浆PGM转移到葡萄糖-6-磷酸(G6P, glucose-6-phosphate), G6P可通过葡萄糖-6-磷酸转运体(GPT, glucose-6-phosphate translocator)导入淀粉质体。在淀粉质体中, G6P被可塑性PGM重新转化为G1P(图1-B),因此可以作为淀粉生物合成的底物<sup>[7, 21-22]</sup>。

### 3 马铃薯淀粉的主要应用

淀粉是植物中储量丰富的碳水化合物<sup>[23]</sup>, 作物中收获的大部分淀粉直接作为食物或饲料消耗, 也有很大一部分应用于工业生产<sup>[19]</sup>。淀粉储存在光合和非光合器官的质体中, 包括种子、果实、块茎、根和叶。淀粉的结构在不同的物种间, 甚至是不同的器官中都是不同的<sup>[24]</sup>。马铃薯淀粉主要存在于块茎中, 用途非常广泛。

#### 3.1 马铃薯淀粉在食品中的应用

马铃薯淀粉在食品工业中作为原料或者添加剂起着非常重要的作用, 如填充剂、膨化剂、增稠剂、稳定剂和保水剂等<sup>[25]</sup>。马铃薯淀粉有着良好的吸水性、糊化性以及膨胀性等, 在乳制品中添加马铃薯淀粉可减少酸奶的水分析出, 乳制品的黏度增加, 从而使口感更加细腻<sup>[26]</sup>。利用高黏的特性可以用于制作糖衣及糖果填充剂, 因其膨胀性可增加糖果的体积, 提高糖果的咀嚼性和弹性, 改善糖果的品质, 延长保质期, 降低生产成本<sup>[27]</sup>。在面条和面包的制作中, 马铃薯淀粉会增大韧性, 提高面制品的吸水率, 降低含油率, 从而使面更筋道、更细腻<sup>[28]</sup>。在人们常吃的肉制品中, 更是随处可见马铃薯淀粉的身影, 他们可以锁住肉类的水分, 防止肉制品发生质变, 使其保持新鲜, 还能提高肉类的口感及品质, 深受好评<sup>[28]</sup>。

#### 3.2 马铃薯淀粉在医药中的应用

马铃薯淀粉因高透、高黏等特性在制药领域可以用来制作胶囊和药片的糖衣等, 还可以作为稀释剂和黏合剂的辅料、药品的崩解剂, 以及经发酵形成柠檬酸后可作为清理医药设备的清洗剂等<sup>[8, 26]</sup>。

#### 3.3 马铃薯淀粉在化工行业中的应用

马铃薯淀粉是有机化合物工业制造的重要可再生资源<sup>[29]</sup>, 经发酵后可生成甲醇、异丙醇、丁醇、丙酮、醋酸和柠檬酸等多种化合物, 柠檬酸除了在食

品和医药中有广泛应用外, 在化工行业也扮演重要的角色, 如金属除锈、原子能反应设备和化工容器的清洗, 以及废气脱硫等。马铃薯淀粉还可用于各种油漆、电池、胶片和环保类生物的降解制品, 可添加到航天和军工等特殊领域的聚氨酯塑料中, 提高塑料的强度、坚硬度和耐磨性等<sup>[30]</sup>。同时因其具有耐高压和抗高温的特性, 还可以用于稠度稳定剂<sup>[7]</sup>。

#### 3.4 马铃薯淀粉在造纸行业中的应用

马铃薯淀粉是造纸的重要辅料。在造纸工业中, 淀粉用于纸板熟合剂、内部添加剂、打浆机上胶、涂布、桶上胶、轧光机上胶及表面上胶, 马铃薯淀粉所制备的阳离子淀粉能有效地增强填充剂和细纤维的固定能力, 改善纸的韧性以及表面性能和物理性能等, 提高纸张质量<sup>[31]</sup>。

#### 3.5 马铃薯淀粉在其他行业中的应用

马铃薯淀粉在人类的生活中有着举足轻重的地位与作用, 在各行各业中, 马铃薯淀粉已逐渐取代许多其他作物淀粉充当着重要原料。在纺织业中, 马铃薯淀粉可作经纱上浆剂, 提高纱布的强度并降低成本, 还可用于印染浆料, 改善布料的色泽和品质<sup>[32]</sup>; 在胶黏剂生产中, 具有显胶的特性, 可用于生产商标、标签胶带纸等<sup>[11]</sup>; 在工业中, 马铃薯淀粉可用于涂料、腻子粉等; 除此之外, 马铃薯淀粉还能用于化妆品添加剂、工艺品装饰和鱼饲料等方面<sup>[26]</sup>。

## 4 外部条件对淀粉含量的影响

#### 4.1 种植密度和播期对马铃薯淀粉含量的影响

有研究表明, 马铃薯淀粉含量受种植密度和播期的影响<sup>[33]</sup>, 适当的种植密度会提高马铃薯淀粉的含量<sup>[34]</sup>。吴利晓<sup>[35]</sup>研究表明, 种植密度对马铃薯淀粉含量有一定的影响, 种植密度在3600~4400株·667 m<sup>-2</sup>范围时, 有利于马铃薯块茎淀粉含量的提高, 这与康鹏玲<sup>[36]</sup>的结果相似, 当种植密度为3500~4500株·667 m<sup>-2</sup>时, 马铃薯块茎的淀粉含量显著高于其他种植密度。种植密度过大或者过小都不利于块茎淀粉的形成, 当种植密度过高时, 马铃薯下部叶片发黄, 养分供给下降, 造成马铃薯淀粉产量和品质的下降; 而当种植密度过低时, 会造成养分浪费, 单个马铃薯淀粉含量增加, 整体淀粉含量下降。同时, 还会导致马铃薯还原糖含量升高、淀粉含量降低<sup>[37]</sup>。此外, 播期对马铃薯淀粉的积累也有影响, 张中宁<sup>[33]</sup>研究证实, 早播有利于提高马铃薯的干物质含量、直链淀粉含量和淀粉粒平均粒径。

## 4.2 水分对马铃薯淀粉含量的影响

在马铃薯块茎形成过程中,淀粉含量、直链淀粉含量以及直链淀粉与支链淀粉的比值会受土壤水分胁迫的影响,胁迫程度越高,马铃薯淀粉积累量越低<sup>[38]</sup>。在水分胁迫下,马铃薯干物质积累量受到抑制,导致淀粉含量下降,无论是淀粉含量还是直链淀粉与支链淀粉的含量,都呈现下降趋势,高淀粉品种克新 22 尤为显著<sup>[39-40]</sup>。

## 4.3 温度对马铃薯淀粉含量的影响

在马铃薯块茎形成期和淀粉积累期,高温会导致马铃薯块茎干物质的积累速率显著降低,马铃薯块茎的淀粉含量、直链淀粉含量和支链淀粉含量也显著降低,进而影响淀粉的总含量<sup>[41-43]</sup>。马铃薯是喜凉作物,对温度条件较为敏感,温度升高会影响马铃薯块茎的形成,降低结薯率,出现过的小薯和畸形薯,影响产量,进而降低马铃薯淀粉的含量,当地下土壤温度条件为 15~18 °C、气温为 25 °C 时<sup>[44]</sup>,最利于马铃薯块茎的形成,超过这个温度会不同程度地降低马铃薯的产量及淀粉含量<sup>[39-41]</sup>。

## 4.4 肥料对马铃薯淀粉含量的影响

在马铃薯的生长过程中,适当的施肥可以提高淀粉的含量。氮肥是马铃薯干物质积累的主要影响因素之一,当氮肥施用量为 225 kg·hm<sup>-2</sup>(水浇地)和 150 kg·hm<sup>-2</sup>(旱地)时,马铃薯淀粉的含量最高<sup>[45]</sup>,主要原因是氮能保持较高的淀粉合成酶活性,从而提高淀粉的合成能力<sup>[46]</sup>。钾是马铃薯生长发育过程中所必需的大量元素,主要通过提高淀粉相关合成酶的活性来增加作物中淀粉的含量<sup>[40]</sup>,在块茎形成期施用 187.5 kg·hm<sup>-2</sup>钾肥可显著提高淀粉加工型品种的淀粉含量<sup>[47]</sup>。此外,在马铃薯栽培的过程中,锌处理后的马铃薯产量及淀粉含量都显著高于常规栽培的马铃薯<sup>[48]</sup>,喷施 0.1%~0.6% 锰肥也可显著提高马铃薯淀粉含量<sup>[49]</sup>。

## 5 内部因素对淀粉含量的影响

淀粉的直链淀粉、支链淀粉都是在一系列的淀粉合成酶的催化下完成的,淀粉合成酶主要有葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、颗粒结合性淀粉合成酶(GBSS)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、淀粉分支酶(SBE)。这些酶对马铃薯淀粉含量起着至关重要的作用,会调控马铃薯淀粉的合成,其中,AGPase 和 GBSS 主要参与直链淀粉的合成,SSS 与 SBE 参与支链淀粉的合成,与淀粉总量密切相关,粗淀粉积累速率也受这 4 种酶的调控<sup>[40,50]</sup>。淀粉关键合成酶

是马铃薯淀粉形成过程中的重要因子,缺少任意一种酶都会影响淀粉的合成<sup>[24]</sup>,当 4 种酶活性降低时,淀粉的合成速率也会降低,有研究表明,在块茎形成期,高温会降低 AGPase、GBSS、SSS、SBE 的活性,导致淀粉含量下降<sup>[43]</sup>。AGPase 为淀粉的合成提供腺苷二磷酸葡萄糖,在一定的条件下,AGPase 活性决定马铃薯淀粉的含量;GBSS 与淀粉粒结合,与直链淀粉的合成直接相关;SSS 是淀粉生物合成的关键酶之一;SBE 是一种参与支链淀粉合成的转糖基酶。前人研究结果表明,通过调节这些酶的活性可以改变马铃薯淀粉的合成速率,因此,在作物的生长过程中,保证这些酶的活性,可以避免部分淀粉含量的下降。

随着基因工程的发展,越来越多的基因被证实作物生产中发挥着重要作用。目前,有部分淀粉合成相关基因也被证实参与调控马铃薯淀粉的形成。将 AGPase 小亚基基因 *sAGP* 转化马铃薯,综合分析后发现,*sAGP* 可以提高 5%~13% 的淀粉含量<sup>[51]</sup>。将 *glgC16* 基因和不同的启动子转化到马铃薯中,发现该基因通过提高糖原的积累速率来提高淀粉含量<sup>[52]</sup>。贾小霞等<sup>[53]</sup>经过试验后推测,*Soltu.DM.09G031820*、*Soltu.DM.07G013370*、*Soltu.DM.01G049590* 和 *Soltu.DM.02G027020* 基因可能参与陇薯 8 号块茎淀粉的合成。金兴红等<sup>[54]</sup>通过分子标记分析并验证发现,*XM\_006348370.1* 可能与马铃薯淀粉合成有关,能影响淀粉的积累速率。将 *PPase* 基因在马铃薯胞液中表达,发现该基因可以提高淀粉合成的比例,过表达植株块茎的淀粉含量相比野生型提高 20%~30%<sup>[55]</sup>。*StAP2a* 和 *StTZF5* 在低温下会上调淀粉酶基因 *StBAM9* 的表达,提高  $\beta$ -淀粉酶活性,加速淀粉降解,促进还原糖的积累<sup>[56]</sup>。枸杞 *Lb14-3-3c* 基因在马铃薯结薯期和成熟期能显著提高马铃薯淀粉含量<sup>[57]</sup>。由此可见,能够提高马铃薯淀粉含量的相关基因较多,通过转基因技术将这些基因转入马铃薯中,可以提高马铃薯的淀粉含量,从而满足人们对淀粉日益增长的需求。

## 6 展望

淀粉是决定马铃薯品质的重要成分,淀粉含量的多少可以直接衡量马铃薯品质的高低。我国对淀粉生产及应用的研究起步较晚,自 20 世纪 80 年代开始,我国开始大力发展淀粉加工产业,现已在各个领域中得到应用。但无论从淀粉的种类、质量,还是应用范围,仍然与国外有较大差距。目前,

马铃薯品种种植混乱,淀粉品质及含量参差不齐,随着马铃薯加工业的迅速发展,我国对高淀粉含量加工型品种表现出更迫切的需求。

为提高马铃薯淀粉的产量和品质,使其应用更广泛,建议从以下几方面开展相关工作:第一,要保证马铃薯的安全生长,获得健康优质的马铃薯是有效提高淀粉含量的前提,因此加强田间综合管理,对马铃薯采用合理的栽培方式,依据马铃薯的生长特性和生理机制,在生长期科学合理地配施马铃薯所需肥料,主要为钾肥,氮肥、磷肥次之,以促进块茎膨大和淀粉积累。同时,提高植物抗逆性,合理御防生物胁迫和非生物胁迫带来的危害。第二,通过植物基因组学和功能基因组学融合研究,深入挖掘淀粉合成相关基因,并进行功能验证,通过基因工程技术,利用转基因手段提高马铃薯淀粉品质及含量。第三,广泛收集高淀粉品种,构建高淀粉马铃薯种质资源的核心种质库,选育高淀粉马铃薯新品种。第四,对马铃薯皮色、肉色、芽眼深浅、薯型大小等性状细化分类,为淀粉加工厂商提供适宜加工的马铃薯品种,提高淀粉产出率,加强对马铃薯淀粉的加工与应用。

### 参考文献

- [1] 徐宁,张洪亮,张荣华,等.中国马铃薯种植业现状与展望[J].中国马铃薯,2021,35(1):81-96.
- [2] TIAN J, CHEN J, YE X, et al. Health benefits of the potato affected by domestic cooking: A review[J]. Food Chemistry, 2016, 202: 165-175.
- [3] BLANCO A C, MOLINA M A, FERNANDEZ S E, et al. Potato carboxypeptidase inhibitor, a T-knot protein, is an epidermal growth factor antagonist that inhibits tumor cell growth[J]. Journal of Biological Chemistry, 1998, 273(20): 12370-12377
- [4] POTS A M, GRUPPEN H, DIEPENBEEK R V, et al. The effect of storage of whole potatoes of three cultivars on the patatin and protease inhibitor content; a study using capillary electrophoresis and MALDI-TOF mass spectrometry[J]. Journal of the Science of Food Agriculture, 1999, 79(12): 1557-1564.
- [5] HUSSAIN M, QAYUM A, ZHANG X X, et al. Potato protein: An emerging source of high quality and allergy free protein, and its possible future based products[J]. Food Research International, 2021, 148: 110583.
- [6] 张炜.钾肥对马铃薯生长发育和淀粉加工特性的影响研究[D].武汉:华中农业大学,2019.
- [7] 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.
- [8] 杨丽萍.三种马铃薯淀粉物化性质、精细结构及其酸性研究[D].合肥:安徽农业大学,2019.
- [9] SINGH J, KAUR L. Advances in potato chemistry and technology[M]. Amsterdam: Elsevier, 2009.
- [10] 祁利潘,王宽,冯琰,等.种间杂交创制高淀粉含量马铃薯新种质[J].植物遗传资源学报,2022,23(4):1026-1036.
- [11] 李勇.氮肥施用量对不同淀粉型马铃薯块茎淀粉积累及淀粉合成关键酶基因表达的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2018.
- [12] SINGH N, SINGH J, KAUR L, et al. Morphological, thermal and rheological properties of starches from different botanical sources[J]. Food Chemistry, 2003, 81(2): 219-231.
- [13] ZHANG W, LIU X W, WANG Q L, et al. Effects of potassium fertilization on potato starch physicochemical properties[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2018, 117: 467-472.
- [14] CRUZ G, RIBOTTA P, FERRERO C, et al. Physicochemical and rheological characterization of andean tuber starches: Potato (*Solanum tuberosum* ssp. *andigenum*), Oca (*Oxalis tuberosa* Molina) and Papalisa (*Ullucus tuberosus* Caldas) [J]. Starch-Stärke, 2016, 68(11): 1084-1094.
- [15] 程瑶.不同磷用量对马铃薯产量和品质的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2021.
- [16] 张云峰.黑曲霉糖化酶淀粉结合结构域的亲和性及在马铃薯淀粉品质改良中应用研究[D].南京:南京农业大学,2015.
- [17] 宿飞飞,陈伊里,石瑛,等.不同纬度环境对马铃薯淀粉含量及淀粉品质的影响[J].作物杂志,2009(4):27-31.
- [18] LLOYD J R, KOSSMANN J. Transitory and storage starch metabolism: Two sides of the same coin?[J]. Current Opinion in Biotechnology, 2015, 32: 143-148.
- [19] SONNEWALD U, KOSSMANN J. Starches—from current models to genetic engineering[J]. Plant Biotechnology Journal, 2013, 11(2): 223-232.
- [20] VAN HARSELAAR 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.
- [21] BAHAJI A, LI J, SANCHEZ-LOPZE A M, et al. Starch biosynthesis, its regulation and biotechnological approaches to improve crop yields[J]. Biotechnol Advances, 2014, 32(1): 87-106.
- [22] NAKAMURA Y. Starch: Metabolism and structure[M]. Berlin: Springer, 2015.
- [23] JOBLING S. Improving starch for food and industrial applications[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(2): 210-218.
- [24] KOSSMANN J, LILYD J. Understanding and influencing starch biochemistry[J]. Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology, 2000, 35(3): 141-196.
- [25] YUSUPH M, TESTER R F, ANSELL R, et al. Composition and properties of starches extracted from tubers of different potato varieties grown under the same environmental conditions[J]. Food Chemistry, 2003, 82(2): 283-289.
- [26] 李佳奇.四倍体马铃薯块茎淀粉候选基因的挖掘及分子标记辅助育种[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2023.
- [27] 于天峰.马铃薯淀粉的糊化特性、用途及品质改良[J].中国马铃薯,2005,19(4):223-225.
- [28] 刘玉汇.Patatin启动子驱动的马铃薯*GBSS1*基因*ihpRNAi*植物表达载体的构建及转化马铃薯的研究[D].兰州:甘肃农业

- 大学,2008.
- [29] KHLESTKIN V, ELTSOV I. Different reactivity of raw starch from diverse potato genotypes[J]. *Molecules*, 2021, 26(1):226.
- [30] 郭俊峰. 马铃薯淀粉的改性及在调湿涂料中的应用[D]. 兰州: 西北师范大学, 2010.
- [31] 呼格吉乐. 核糖核酸干扰在马铃薯淀粉代谢途径改良中的应用[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2011.
- [32] 赵晓燕, 马越. 中国马铃薯淀粉生产现状及前景分析[J]. *粮油加工与食品机械*, 2004(11):67-68.
- [33] 张中宁. 种植密度和播期对炸条专用马铃薯产量和加工品质的影响[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2022.
- [34] 赵德柱, 陈丽华, 李云海. 种植密度对马铃薯品种合作 88 产量及大薯率的影响[J]. *中国马铃薯*, 2004, 18(4):218-219.
- [35] 吴利晓. 不同栽培方式和种植密度对马铃薯产量及品质的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2016.
- [36] 康鹏玲. 不同种植处理及贮藏时间对“陇薯 7 号”马铃薯加工品质的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [37] BURTON W G. *The potato (Third edition)* [M]. Harlow: Longman Scientific and Technical Press, 1989:742.
- [38] 潘念. 水分胁迫下马铃薯块茎淀粉积累的生理响应[D]. 西宁: 青海大学, 2022.
- [39] 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.
- [40] 霍丹丹. 干旱胁迫对马铃薯淀粉积累及关键酶活性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
- [41] 班文慧. 温度与氮肥互作对旱地马铃薯块茎淀粉及产量形成和氮素利用效率的影响研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [42] 王星强. 花后高温胁迫对旱区马铃薯早衰的响应机理研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [43] 冯朋博, 王月宁, 慕宇, 等. 马铃薯块茎形成期增温对其淀粉含量、淀粉酶活性及产量的影响[J]. *西南农业学报*, 2019, 32(6):1253-1258.
- [44] 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.
- [45] 李梦龙. 不同氮水平对覆膜马铃薯干物质积累、氮素吸收与利用及土壤矿质氮含量的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2015.
- [46] 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.
- [47] 汤立阳. 钾素对马铃薯生长、产量及品质的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018.
- [48] 马振勇, 杜虎林, 刘荣国, 等. 施锌肥对马铃薯干物质积累、生理特性及块茎营养品质的影响[J]. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(1):148-153.
- [49] 焦淑娟, 董强, 卢婷婷, 等. 叶面喷施  $MnSO_4$  对马铃薯植株叶片生理特性和块茎品质的影响[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(4):1304-1311.
- [50] 王银玲. 不同基因型马铃薯淀粉含量差异形成机理的初步研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2022.
- [51] 宋波涛. 马铃薯腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶小亚基基因的克隆与功能研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005.
- [52] STARK D M, TIMMERMAN K P, BARRY G F, et al. Regulation of the amount of starch in plant tissues by ADP Glucose Pyrophosphorylase[J]. *Science*, 1992, 258(5080):287-292.
- [53] 贾小霞, 李建武, 齐恩芳, 等. ‘陇薯 8 号’马铃薯块茎淀粉积累特性及淀粉-蔗糖代谢途径转录组分析[J]. *中国农业大学学报*, 2023, 28(2):23-34.
- [54] 金兴红, 于卓, 张霞, 等. 马铃薯淀粉含量相关 SSR 分子标记的开发及候选基因的初步确定[J]. *分子植物育种*, 2023, 21(8):2671-2676.
- [55] GEIGENBERGER P, HAJIREZAEI M, GEIGER M, et al. Overexpression of pyrophosphatase leads to increased sucrose degradation and starch synthesis, increased activities of enzymes for sucrose-starch interconversions, and increased levels of nucleotides in growing potato tubers[J]. *Planta*, 1998, 205(3):428-437.
- [56] 丁振宇. 超量表达 *StTZF5* 和 *StAP2a* 对马铃薯储藏品质的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [57] 张兴, 周丽, 乔亚蕊, 等. 枸杞 *Lb14-3-3c* 基因克隆及转化马铃薯的研究[J]. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(6):1523-1534.