

低温胁迫影响甘薯贮藏的研究进展

解则义¹, 李洪民², 马代夫², 陈天娇¹, 韩永华^{1,*}, 李宗芸^{1,*}

¹江苏师范大学生命科学学院整合植物生物学研究所, 江苏徐州221116; ²江苏徐淮地区徐州农业科学研究所, 江苏徐州甘薯研究中心, 中国农业科学院甘薯研究所, 农业部甘薯生物学与遗传育种重点实验室, 江苏徐州221131

摘要: 甘薯是起源于热带的粮食经济作物。甘薯贮藏过程中低温会诱导特定基因表达, 引起生理活动发生变化, 严重影响着甘薯品质。因此, 研究低温对甘薯贮藏的生理和分子调控机制以及甘薯耐冷性机制具有重要的理论和实践价值。本文根据国内外研究成果, 总结了在低温胁迫下甘薯贮藏过程中的营养及生理的变化过程, 并对可能的生理及分子调控机制进行综述, 进而为提高甘薯抗冷性并培育出优质品种的相关研究提供理论依据。

关键词: 甘薯; 低温胁迫; 贮藏; 研究进展

甘薯(*Ipomoea batatas* Lam.)又名红薯、山芋、地瓜等, 是旋花科番薯属蔓生草本植物。甘薯高产稳产营养丰富, 不仅是重要的粮食作物, 也是重要的饲料、工业原料和生物能源作物(马代夫等2012)。我国是世界第一甘薯生产国, 据世界粮农组织统计数据, 2014年我国甘薯种植面积为338万公顷, 占世界总面积的42.1%, 产量为0.7亿吨, 占世界总产量的67.9%。

甘薯以块根为收获物, 存在集中收获与分期销售的矛盾, 其中合理贮藏成为解决这一问题的关键所在。新鲜甘薯块根组织体积较大、水份含量高、呼吸旺盛、皮薄肉嫩、组织脆弱, 对于贮藏温度十分敏感(Ravi等1996)。甘薯不同品种贮藏的适宜温度略有差异, 一般认为12~15°C是甘薯的最适贮藏温度(王海山和肖佩刚2009)。也有文献报道称在5~8°C左右甘薯能较好的保存主要营养物质, 但贮藏期较短(李鹏霞等2009)。当贮藏温度高于15°C时, 薯块生命活力增高, 呼吸旺盛, 失水萎蔫, 质量减少, 同时极易发芽并霉变软腐(王钊等2008); 并且当储藏温度低于9°C时容易发生冷害, 正常代谢受到干扰, 抵御生物胁迫能力减弱, 薯块出现硬心现象; 当温度低于-2°C时很快发生冻害, 较明显的变化如软腐病菌(*Rhizopus stolonifer*)侵染并分泌果胶酶, 甘薯块根细胞壁遭到破坏, 致使组织软化(瓜谷郁三2004)。

作为起源于热带的薯类植物, 甘薯抗寒能力较弱, 低温成为制约甘薯贮藏的重要因素。我国虽然是甘薯生产大国, 总产量中约有1/3由于贮藏过程中受到低温胁迫而导致利用率下降, 甚至失去利用价值(易九红等2012), 所以研究低温对甘薯贮藏的影响意义重大。目前国内对甘薯贮藏的研

究主要集中在甘薯的安全贮藏技术方面(王燕华2008; 张有林等2013), 对贮藏过程中低温胁迫引起的生理及分子层面发生变化的研究并不多见。本文根据国内外研究成果, 综述了低温胁迫下甘薯在贮藏过程中的营养及生理指标变化, 并对可能的生理及分子调控机制进行了综述。

1 水份及营养变化

1.1 水份变化

细胞中含有充足的水份是植物细胞进行正常生理活动的前提。水份含量是甘薯贮藏过程中的重要的指标之一; 含水量下降会引起甘薯表皮皱缩, 失鲜失重, 造成商业品质下降, 在不同的实验中, 干物质质量和相对含水量(relative water content)等指标都能反应甘薯水份含量。陶向等(2010)将‘徐薯18’、‘南薯88’、‘川薯34’和‘力源1号’适温贮藏100 d后发现, ‘徐薯18’的干物质含量在整个贮藏期变化不大, 仅缓慢上升, 而‘川薯34’、‘南薯88’和‘力源1号’在45 d后呈明显上升趋势。李鹏霞等(2009)将‘宁选1号’和‘宁紫1号’置于6~7°C下低温贮藏, 发现‘宁选1号’在105 d时与贮藏前相比差异非常小, 但在贮藏45 d时出现显著差异。以上实验说明贮藏过程中不同品种(系)甘薯在贮藏过程中保水能力有所不同。在不同贮藏时期甘薯的失水速率也有所不同, 通过测定甘薯适温贮藏60 d后的

收稿 2017-02-15 修定 2017-03-14

资助 国家自然科学基金(31271698)、江苏省基础研究计划(自然科学基金)(BK2012579)、江苏省高校自然科学研究重大项目(12KJA180001)、江苏高校优势学科建设工程(PAPD)、国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-11)和徐州市科技计划项目(XF13C056)。

* 共同通讯作者(E-mail: zongyunli@jsun.edu.cn; hanyonghua@jsnu.edu.cn)。

含水量变化发现含水量下降显著, 105 d后失水速率有加快的趋势(王炜等2011)。而史光辉等(2015)分别贮藏紫薯(‘紫罗兰’)、红薯(‘新北京红’)和白薯(‘杠九’)后发现, 不同甘薯的水份含量在前10 d均表现出迅速下降。史光辉等(2015)还发现, 在40 d的贮藏期内, 紫薯(‘紫罗兰’)、红薯(‘新北京红’)和白薯(‘杠九’)均表现出在10°C条件下含水量下降速率快于4°C, 说明低温贮藏更利于甘薯水份保存。王炜等(2012)的实验中, 温度越低, 甘薯的失水率越低, 贮藏180 d后, 1°C贮藏甘薯的平均失水率不超过3%, 而室温贮藏甘薯的失水率达到6%以上。从上述实验可以得出: 在贮藏过程中甘薯水份含量随时间增加而减少, 不同品种甘薯保水能力各异, 失水速率在不同贮藏时期也有所不同; 而低温贮藏可以起到一定的保水作用。

1.2 营养物质变化

甘薯块根中含有大量淀粉、可溶性糖(张有林等2013)等营养物质。甘薯块根在贮藏期内营养物质含量会发生变化, 低温胁迫会影响其变化趋势。

淀粉是甘薯中含量最高的营养物质, 也是鉴定甘薯品质的重要指标之一。研究表明, 在贮藏过程中淀粉含量虽有波动但总体呈现下降趋势。史光辉等(2015)发现, 不同种类甘薯在贮藏过程中淀粉含量均有下降。在低温贮藏条件下淀粉含量下降缓慢, 适温贮藏前期淀粉下降显著, 而中后期下降不显著。刘文静等(2011)研究发现, ‘福薯88’在不同温度贮藏条件下, 贮藏前期淀粉含量快速下降, 之后有所波动, 在低温与适温贮藏条件下, 淀粉含量变化趋势基本一致。朱红等(2010)发现, 甘薯淀粉含量变化和呼吸强度有关, 呼吸强度越大, 淀粉含量变化也相对较大。刘少茹等(2015)发现, 在贮藏过程中淀粉含量和可溶性糖含量变化有极显著负相关关系。甘薯中含有蔗糖、葡萄糖、果糖等可溶性糖, 主要糖类为蔗糖(Van Den等1986)。在不同温度贮藏过程中, 不同品系甘薯的总糖含量均表现出上升趋势, 其中主要是蔗糖含量上升(Huang等2014); 还原性糖含量在贮藏期间也呈现上升趋势, 但与适温贮藏相比, 低温条件下还原性糖含量上升缓慢(史光辉等2015)。呼吸作用可以通过分解淀粉来提供能量, 同时生成还原性糖。在适宜温度条件下, 呼吸代谢作用强度大

于低温条件, 淀粉被分解的量更多, 同时生成更多的还原性糖类。值得注意的是, 呼吸强度在甘薯整个贮藏期间并不是一成不变的, 贮藏前期呼吸强度大于中后期, 所以淀粉、可溶性糖类等营养物质的含量会出现波动性变化。

此外, 多种维生素、氨基酸、蛋白质等营养物质的变化也值得关注。林婕等(2016)的研究表明, 在贮藏过程中纤维素含量会随着甘薯逐渐成熟衰老而增加, 维生素C含量会因为消耗吸收及氧化分解而逐渐降低, 低温能够抑制纤维素的增加和维生素C含量的降低。刘文静等(2011)的研究发现, 在不同贮藏温度条件下, 粗纤维含量在整个贮藏期间变化均不明显; 维生素C含量随贮藏时间逐渐降低, 而在低温条件下维生素C含量降低趋势相对缓慢; 蛋白质与氨基酸的变化趋势几乎一致, 前期呈现下降趋势, 之后又有所回升, 但低温并未对其变化造成影响。在李鹏霞等(2009)的实验中, 黄酮甙含量在长达105 d的低温贮藏期内均未达到显著性变化。

综上所述, 低温贮藏可有效抑制甘薯呼吸, 减缓新陈代谢, 较好保持甘薯营养成分, 在此期间甘薯保持较高商业品质; 但是低温贮藏缩短了甘薯的贮藏时间, 长期低温贮藏导致甘薯营养物质含量出现波动, 出现冷害现象, 不利于生产实践中甘薯品质的保持。

2 生理机制

众所周知, 植物体内的一切生理反应都受到温度的影响。甘薯作为起源于热带的植物对低温十分敏感, 收获后在冰点以上低温条件下贮藏会引起一系列复杂的生理代谢变化进而发生冷害。了解甘薯在低温胁迫条件下营养物质的变化规律, 揭示其生理与分子机制, 对于进一步研究如何提高甘薯抵御低温胁迫尤其重要。

2.1 膜系统受损

低温对细胞伤害的原初位点为细胞膜; 而低温会严重影响甘薯的生物膜系统, 使其发生机能性障碍。早在1973年, Lyons (1973)便提出了膜相变假说: 遭遇低温胁迫时, 植物膜脂从一种流动液态镶嵌相转变成一种晶体固态相, 脂肪酸不饱和度下降, 导致膜结构受损, 从而引起呼吸活性下降, 膜透性增加。脂肪不饱和度大小是评判植物是否

抗冷的重要指标(王洪春等1980)。瓜谷郁三(2004)研究发现,甘薯遭受冷害后其线粒体膜和液泡膜结构发生改变,胞内电解质漏出,线粒体膜蛋白的脂质结合能力下降。此外,低温导致酶合成速度变慢,膜结合酶活力降低,酶促反应失调,表现出呼吸作用下降。Mahajan和Tuteja(2006)认为,在通常情况下,低温主要引起机械性收缩,导致细胞壁和脂膜遭到破坏,而盐和干旱胁迫导致植物的损伤主要是由于细胞离子和渗透平衡遭到破坏,膜脂过氧化和膜蛋白质破坏可能导致了细胞膜系统的损伤。在低温胁迫条件下,膜脂氧化的中间产物自由基和最终产物丙二醛(malondialdehyde, MDA)会大量积累,造成膜透性上升,电解质发生泄漏,导致物质运输功能低下,区域化细胞膜选择透性丧失;而MDA与蛋白质结合会引起膜蛋白变性,细胞膜蛋白质复合体的结构发生变化。在通常情况下,抗冷性强或受冷害轻的植物细胞膜透性增加幅度小并在适宜条件下可恢复。然而起源于热带的薯类植物抗冷性较弱,在遭受长时间冷害后便很难恢复(Uritani 1999)。

2.2 活性氧自由基清除酶促系统

活性氧(reactive oxygen species, ROS)是生物体有氧代谢产生的一类活性含氧化合物的总称,主要包括超氧阴离子、羟自由基、过氧化氢和单线态氧。低温、高盐、干旱等逆境胁迫都会引起植物体内活性氧产量增加。关于低温引起采后果蔬氧化胁迫的研究已有较多报道(罗自生等2007;侯媛媛等2014;孙玉洁等2014;连龙浩2014;余洁2015)。当植物遭遇冷害时,细胞产生大量活性氧,高浓度的活性氧具有很强的氧化能力,几乎能与所有细胞成分发生反应:破坏蛋白质结构,使DNA核苷酸链断裂、嘌呤氧化,破坏蛋白质-DNA交叉连接,引起脂质过氧化,导致膜结构破坏,进而影响膜系统的稳定性,对植物造成极其严重的伤害(Dat等2000;Apel和Hirt 2004;Suzuki等2012)。

活性氧自由基清除酶系统包括:超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(oxidase, POD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等。SOD是迄今为止发现的自然界唯一以氧自由基为

底物的酶,是生物体内最重要的清除活性氧自由基的酶类(夏民旋等2015),它能将超氧阴离子自由基催化清除并产生 H_2O_2 , H_2O_2 则在CAT和AsA-GSH循环作用下被清除。POD是以 H_2O_2 为电子受体催化底物氧化的酶,主要存在于细胞的过氧化物酶体中,其不仅可以清除ROS,在植物生长、发育、木质化、木栓化以及细胞壁蛋白交联等进程中也起到重要作用(Park等2003, 2004)。CAT不需要还原能且反应速率高,但对 H_2O_2 的亲合力低,只能清除高浓度 H_2O_2 。相反,APX对 H_2O_2 亲合力高,能清除低浓度 H_2O_2 。在适宜环境下,甘薯细胞中的ROS的产生和清除处于动态平衡状态,遭受低温胁迫时,除了产生大量活性氧自由基,低温还抑制了活性氧清除酶系统中各类酶的活性,最终对整个膜系统的结构和功能产生破坏。

周志林等(2016)通过MV处理细胞膜稳定性及DPPH自由基清除法对甘薯品种进行抗氧化能力评价。杨虎清等(2014)采用不同处理方式对在低温胁迫下贮藏甘薯进行分析发现,低温导致甘薯活性氧积累, SOD和CAT活性迅速增加,随后APX酶活性增加。随着低温胁迫加剧,活性氧清除酶系统的活性逐渐下降,导致活性氧大量积累,发生冷害。Kim等(2013)从甘薯中分离并鉴定了活性氧清除酶系统中的11个基因,发现细胞内抗氧化基因*CuZnSOD*、*swAPX1*、*GST*的表达和低温胁迫($4^{\circ}C$)相关。值得注意的是,*swAPX1*的表达不仅受到低温胁迫诱导,高温胁迫($37^{\circ}C$)也能影响其在甘薯中的表达(Park等2004)。然而,这些基因的表达并非仅受到低温胁迫诱导,其他非生物胁迫也会影响这类基因的表达模式。Yan等(2016)将*CuZnSOD*、*APX*转到盐敏感甘薯中发现,转基因甘薯耐受盐胁迫的能力明显提高。Huh等(1997)从甘薯悬浮培养细胞中分离鉴定出2个POD相关的cDNA,发现甘薯叶片中的*swpal*表达量在 $4^{\circ}C$ 低温胁迫下显著升高,*swpn1*则表现出在转录组水平的降低。Park等(2003)做了相似的试验,也发现叶片中的*swpa4*在低温胁迫中表达量上升而*swpb3*表达受到低温胁迫抑制,这些基因可能通过不同的信号通路来应激低温引起的氧化胁迫。

2.3 渗透调节物质

除了SOD、CAT、POD、APX等酶促系统,

非酶促系统在清除活性氧系统中也发挥着重要作用,例如酚类、类胡萝卜素、维生素C等。它们是广泛存在于植物中的重要抗氧化剂,能够阻止活性氧自由基导致的膜脂过氧化以及其他生物大分子的伤害。可溶性糖、可溶性蛋白等营养物质也可以作为渗透调节物质和防脱水剂降低细胞水势增强持水力,提高植物耐受低温胁迫的能力(马媛媛等2012)。

酚类化合物具有抗氧化活性。甘薯中的多酚类化合物主要有三类,分为甘薯酚酸、甘薯花色苷和甘薯类黄酮(江阳和孙成均2010)。Padda和Picha (2008)发现,低温贮藏甘薯可以提高总酚含量,放入较高温度环境后会酚类合成速度加快,5°C贮藏甘薯2周可以提高未愈伤甘薯的营养价值,并且不会出现降低商品价值的冷害现象出现。Ishiguro等(2007)研究4个品系甘薯贮藏发现,低温胁迫下并非所有品系甘薯多酚含量都上升,富含花青素的品系Murasakimasari贮藏期间多酚类化合物表现出截然不同的变化模式,贮藏初期多酚类化合物含量非常高并且在整个贮藏期仅有少量减少。除了能够提高甘薯耐受低温的能力,甘薯块根中的酚类化合物还表现出抗菌和抗病虫活性(Stange Jr等2001; Peterson等2005)。

脯氨酸(proline)、甜菜碱(betaine)以及糖醇(sugar alcohol)等相容性物质(compatible solute)作为渗透调节剂和渗透保护剂(Chen和Murata 2002),在遭遇低温胁迫的植物细胞内积累,不仅起到降低细胞内水势的作用,有效地保护和稳定各种酶系以及复合体蛋白的四级结构,而且可以维持细胞膜系统在低温中的稳定性,降低膜脂过氧化作用等(Khedr等2003; Szabados和Savouré 2010)。研究表明,低温能够诱导马铃薯(吴雁斌等2010)、木薯(黄秋凤等2010)、紫甘薯(黄兰2012)等薯类作物脯氨酸含量升高。在木薯中的研究发现,脯氨酸浓度越高的品系耐受低温胁迫的能力越强。转入甜菜碱醛脱氢酶(betaine aldehyde dehydrogenase, BADH)基因(Fan等2012)的甘薯和野生型相比耐受低温的能力有所提升,转基因甘薯在遭受低温时脯氨酸积累能力更强。同时,转基因甘薯积累甘氨酸甜菜碱(glycine betaine, GB), GB作为一种有效的渗透保护剂,其生物合成还能促进脯氨酸积累。

3 分子机制

低温首先被细胞膜上的感受器感知,随后信号传递到细胞内,诱导低温胁迫的应答基因*COR* (cold response)表达介导细胞抵御低温胁迫。随着分子生物学技术的发展,模式植物中关于响应低温胁迫的分子调控机制研究已取得一定进展。在拟南芥中,冷调节基因大约占基因组的4%~20% (Lee等2005; Hannah等2005)。虽然甘薯相关研究相对滞后,但近年来在甘薯中也发现了一些和低温胁迫相关的转录因子和功能基因(表1)。

3.1 转录因子

转录因子(transcription factor)也称为反式作用因子,是指能够与顺式作用元件发生特异性相互作用并对转录有激活或抑制作用的DNA结合蛋白(Singh等2002)。在植物低温应答过程中,转录因子起着关键的调控作用。目前已经鉴定出了一系列参与调控甘薯低温胁迫应答的转录因子。

CBFs/DREB1s (C-repeat binding factors/dehydration-responsive element-binding protein 1s)属于*AP2/EREBP*转录因子家族,有保守的*AP2/EREBP*结构域(Okamoto等1997),是可以绑定在*COR*基因启动子区域顺式作用元件并且激活其表达的转录因子。在常温条件下,植物体内的*CBFs*基因表达量很低甚至为零,在低温胁迫下,其表达量会大量增高(钟克亚等2006)。它可以调节一系列和冷害有关的基因的表达,比如:磷酸肌醇代谢,渗透调节物质生物合成,ROS清除,细胞膜转运,激素代谢和信号传导等(Fowler和Thomashow 2002; Maruyama等2004)。*CBFs*在小麦、油菜、水稻、玉米、番茄等众多植物中被克隆出来(Chinnusamy等2006)。Kim等(2008)从甘薯的cDNA文库中分离了一个编码*AP2/EREBP-like*的转录因子*SwDREB1*。*SwDREB1*主要在甘薯根和叶组织中表达,但当甘薯遭遇干旱、低温、盐胁迫时,*SwDREB1*在甘薯中显著升高。

*MYB/MYC*转录因子是植物转录因子中最大的家族之一,可以和*MYCR*和*MYBR*顺式作用元件绑定并调节和胁迫相关功能基因的表达(Feller等2011)。MANO等(2007)从紫薯块根中分离出*Ib-MYB1*和*IbMYB2s*基因。它们是属于*MYB*家族一个*R2R3-like*转录因子,可以调节花青素的合成。

表1 甘薯响应低温胁迫的功能基因及转录因子

Table 1 Functional genes and transcription factors in response to low temperature in sweet potato

基因名称	cDNA长度/bp	GenBank 编号	定义	参考文献
<i>CAT</i>	789	JQ906097	甘薯过氧化氢酶(CAT) mRNA, 部分的CDS	Kim等2013
<i>CuZnSOD</i>	841	JQ906095	甘薯铜锌超氧化物歧化酶(CuZnSOD) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>GPX</i>	830	JQ906089	甘薯谷胱甘肽过氧化物酶(GPX) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>GST</i>	952	JQ906090	甘薯谷胱甘肽硫转移酶(GST) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>IbERF</i>	728	EU190981	甘薯 <i>AP/ERF</i> 转录因子, 完整的CDS	Kim等2006, 2009
<i>IbMT1</i>	1 153	AB193246	甘薯MT1k类金属硫蛋白1型蛋白, 完整的CDS	Sun等2014
<i>IbMT2</i>	584	AF177760	甘薯类金属硫蛋白(MT2) mRNA, 完整的CDS	Sun等2014
<i>IbMT3</i>	500	AF242374	甘薯类金属硫蛋白(SPMT) mRNA, 完整的CDS	Sun等2014
<i>IbMYB1</i>	1 060	AB258984	甘薯R2R3 MYB转录因子mRNA, 完整的CDS	Mano等2007
<i>swAPX1</i>	1 046	AY206407	甘薯抗坏血酸过氧化物酶mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>swDREB1</i>	1 207	EF433457	甘薯DRE结合转录因子swDREB1 mRNA, 完整的CDS	Kim等2008, 2013
<i>swPA1</i>	1 380	Z84472	甘薯阴离子过氧化物酶mRNA	Huh等1997
<i>swPA4</i>	1 283	AY206409	甘薯阴离子过氧化物酶swpa4 mRNA, 完整的CDS	Kim等2013; Park等2003
<i>swPA5</i>	1 390	AY206410	甘薯阴离子过氧化物酶swpa5 mRNA, 完整的CDS	Park等2003
<i>swPA6</i>	1 284	AY206411	甘薯阴离子过氧化物酶swpa6 mRNA, 完整的CDS	Park等2003
<i>swPA8</i>	1 131	JQ906091	甘薯阴离子过氧化物酶swpa8 (pa8) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>swPA9</i>	1 160	JQ906094	甘薯阴离子过氧化物酶swpa9 (pa9) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>swPB1</i>	1 257	AY206412	甘薯阴离子过氧化物酶swpb1 mRNA, 完整的CDS	Park等2003
<i>swPB2</i>	1 263	AY206413	甘薯阴离子过氧化物酶swpb2 mRNA, 完整的CDS	Park等2003
<i>swPB3</i>	1 290	AY206414	甘薯阴离子过氧化物酶swpb3 mRNA, 完整的CDS	Park等2003
<i>swPB6</i>	1 022	JQ906092	甘薯基础过氧化物酶swpb6 (pb6) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>swPB7</i>	1 246	JQ906093	甘薯基础过氧化物酶swpb7 (pb7) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>swPNI</i>	1 282	Z84473	甘薯中性过氧化物酶mRNA	Huh等1997
<i>TRX</i>	638	JQ906096	甘薯硫氧还蛋白(TRX) mRNA, 完整的CDS	Kim等2013
<i>IbHPPD</i>	1 323	KP306528	未发布	Ji等2016
<i>IbHPT</i>	1 206	KP306525	未发布	Ji等2016
<i>IbMPBQMT</i>	1 023	KP306526	未发布	Ji等2016
<i>IbTC</i>	1 464	KP306524	未发布	Ji等2016
<i>IbTMT</i>	1 167	KP306527	未发布	Ji等2016

Cheng等(2013)将*IbMYB1*基因转到马铃薯中发现, 转基因植株表现出更高的自由基清除活性, 同时抵抗盐胁迫和干旱胁迫的能力增强。

植物中的ERF转录因子在低温和脱水胁迫响应机制中发挥着重要作用(Singh等2002)。Kim等(2006, 2009)从脱水处理的甘薯须根EST文库中分离出2个乙烯应答元件(ethylene response factor, ERF), 发现*IbERF1*在甘薯悬浮培养细胞中表达量很高, *IbERF2*则在甘薯根中表达, 2个ERF基因表现出对不同胁迫的响应。将这2个基因转到烟草叶片中发现, *PR5*、*ERD10*、*CuZnSOD*、*CAT*基因在转录本水平上调(Kim等2012), 说明这2个ERF基因作为这些基因的转录调节因子, 在胁迫防御信号通路中起到重要作用。

Kim等(2011)利用转基因技术在甘薯中表达大豆冷诱导锌指蛋白(SCOF-1)基因, 发现甘薯植株抵抗冷害能力加强。*SCOF-1*基因是一个调控大豆冷耐受能力的候选转录因子, 在拟南芥和烟草中过表达可以增强植株冷害耐受能力。与非转基因植株相比, 转入*SCOF-1*基因的转基因甘薯在4°C条件下的离子渗透率低且MDA含量更低, 脂质过氧化进程受到抑制, 细胞膜损伤受到抑制, 耐受低温能力增加。

3.2 其他功能基因

Fan等(2015)将拟南芥耐盐基因*AtNHX1*转到甘薯中, 发现在低温胁迫下转基因植株MDA和H₂O₂含量低于野生型植株, 说明其耐受低温胁迫能力提高, *AtNHX1*基因可以增强甘薯液泡膜中

Na⁺/H⁺交换活性, 减缓离子漏出, 维持离子平衡, 从而增加甘薯耐受低温胁迫的能力。

生育酚(维生素E)被认为和植物氧化胁迫有关, Ji等(2016)从甘薯中提取并鉴定了生育酚合成相关的5个基因。它们通过调节生育酚的产量, 对各种生物及非生物胁迫引起的氧化胁迫产生应激反应从而适应外界环境的改变。虽然没有探究甘薯生育酚含量和耐受低温胁迫能力关系的实验, 但在拟南芥等模式植物中已经得以证实, 生育酚的积累可以增强植株耐受低温胁迫的能力(Zhang等2016; Collakova和DellaPenna 2003)。

金属硫蛋白(metallothioneins, MTs)是广泛分布在生物体中的半胱氨酸富集的低分子质量金属结合蛋白, 植物通过合成金属硫蛋白来应对环境中重金属离子带来的毒害(张艳和杨传平2006)。此外, MT具有很强的自由基清除能力, 可以清除由各类非生物胁迫引起的自由基积累(史冬燕2009)。Sun等(2014)将甘薯4°C低温处理后发现, 18 h后金属硫蛋白基因*IbMT3*表达量显著升高。*IbMT1*则在甘薯愈伤组织中受到低温胁迫的诱导。

S-腺苷甲硫氨酸合成酶(*S*-adenosyl methionine synthetase, SAMS)是植物代谢中的关键酶之一, 催化甲硫氨酸与ATP生物合成*S*-腺苷甲硫氨酸(SAM)。SAM是生物合成乙烯以及多胺的前体, 参与植物的转甲基、转氨丙基、转硫反应等多种生理过程(Fontecave等2004)。此外, SAM还可以与RNA结合参与基因调控(Grundy和Henkin 2004)。岳昌武等(2007)从甘薯冷胁迫抑制消减文库中分离并扩增出*S*-腺苷甲硫氨酸合成酶全长cDNA。肖静等(2008)则发现, 甘薯遭受4°C低温胁迫时, 该基因的mRNA表达水平在甘薯叶、茎和块根组织中都显著升高, 其中块根组织表达量增加最大, 说明SAMS表达可能与植物抗逆反应具有一定关系。

4 研究展望

低温胁迫造成的冷害会引发一系列不利于甘薯贮藏的生理生化变化, 严重影响贮藏甘薯的商业品质。为了应对这一问题, 一方面需要发展先进合理的贮藏保鲜技术, 另一方面, 必须筛选培育出能够耐受低温的甘薯品种; 而研究低温胁迫应答反应机制是耐低温甘薯品种培育的前提和基础。

植物低温胁迫应答反应机制是一个涉及多基

因、多信号途径的复杂过程。目前对于在低温胁迫下甘薯响应应答的分子机制研究来说, 发现了几个相关转录因子和功能基因, 仅仅是冰山一角, 对转录后修饰、翻译、翻译后修饰等研究极度匮乏, 如mRNA前体的剪切加工, microRNA介导的mRNA降解等。未来应结合高通量测序技术, 综合基因组、转录组、代谢组、降解组等多尺度多维度研究, 多层次挖掘甘薯低温胁迫应答反应机制, 从而对甘薯冷适应分子调控过程有更深入地了解。

参考文献

- Apel K, Hirt H (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 373–399
- Chen THH, Murata N (2002). Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Curr Opin Plant Biol*, 5 (3): 250–257
- Cheng YJ, Kim MD, Deng XP, Kwak SS, Chen W (2013). Enhanced salt stress tolerance in transgenic potato plants expressing *IbMYB1*, a sweet potato transcription factor. *J Microbiol Biotechnol*, 23 (12): 1737–1746
- Chinnusamy V, Zhu J, Zhu J (2006). Gene regulation during cold acclimation in plants. *Physiol Plantarum*, 126 (1): 52–61
- Collakova E, DellaPenna D (2003). The role of homogentisate phytyltransferase and other tocopherol pathway enzymes in the regulation of tocopherol synthesis during abiotic stress. *Plant Physiol*, 133 (2): 930–940
- Dat J, Vandenabeele S, Vranová E, Montagu MV, Inzé D, Breusegem FV (2000). Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cell Mol Life Sci*, 57 (5): 779–795
- Fan W, Deng G, Wang H, Zhang H, Zhang P (2015). Elevated compartmentalization of Na⁺ into vacuoles improves salt and cold stress tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Physiol Plantarum*, 154 (4): 560–571
- Fan W, Zhang M, Zhang H, Zhang P (2012). Improved tolerance to various abiotic stresses in transgenic sweet potato (*Ipomoea batatas*) expressing spinach betaine aldehyde dehydrogenase. *PLoS One*, 7 (5): e37344
- Feller A, Machemer K, Braun EL, Grotewold E (2011). Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors. *Plant J*, 66 (1): 94–116
- Fontecave M, Atta M, Mulliez E (2004). *S*-adenosylmethionine: nothing goes to waste. *Trends Biochem Sci*, 29 (5): 243–249
- Fowler S, Thomashow MF (2002). Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell*, 14 (8): 1675–1690
- Grundy FJ, Henkin TM (2004). Regulation of gene expression by effectors that bind to RNA. *Curr Opin Microbiol*, 7 (2): 126–131
- Hannah MA, Heyer AG, Hincha DK (2005). A global survey of gene regulation during cold acclimation in *Arabidopsis thaliana*.

- PLoS Genet, 1 (2): e26
- Hou YY, Zhu X, Wang Y, Gong S (2014). Effect of salicylic acid treatment on chilling injury and the metabolism of reactive oxygen species in apricot fruits stored at low temperature. *Food Sci*, 35 (4): 195–199 (in Chinese with English abstract) [侯媛媛, 朱璇, 王英, 龚帅(2014). 水杨酸处理对杏果实冷害及活性氧代谢的影响. *食品科学*, 35 (4): 195–199]
- Huang CL, Liao WC, Chan CF, Lai YC (2014). Storage performance of Taiwanese sweet potato cultivars. *J Food Sci Technol*, 51 (12): 4019–4025
- Huang L (2012). Study on cold resistance properties and tissue culture of purple sweet potato (Master's thesis). Nanchang: Nanchang University (in Chinese with English abstract) [黄兰(2012). 紫甘薯抗寒特性及组织培养研究(硕士论文). 南昌: 南昌大学]
- Huang QF, Luo XL, Wang CL, Lai XL, Wei CL (2010). Effects of low temperature stress on physiological and biochemical characteristics of cassava seedling. *Chin Agric Bull*, 26 (17): 172–177 (in Chinese with English abstract) [黄秋凤, 罗兴录, 王春莲, 赖兴丽, 韦春柳(2010). 低温胁迫对木薯幼苗生理特性的影响. *中国农学通报*, 26 (17): 172–177]
- Huh GH, Lee SJ, Bae YS, Liu JR, Kwak SS (1997). Molecular cloning and characterization of cDNA for anionic and neutral peroxidases from suspensioncultured-cells of sweet potato and their differential expression in response to stress. *Mol Gen Genet*, 255 (4): 382–391
- Ishiguro K, Yahara S, Yoshimoto M (2007). Changes in polyphenolic content and radical-scavenging activity of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) during storage at optimal and low temperatures. *J Agric Food Chem*, 55 (26): 10773–10778
- Ji CY, Kim YH, Kim HS, Ke Q, Kim GW, Park SC, Lee HS, Jeong JC, Kwak SS (2016). Molecular characterization of tocopherol biosynthetic genes in sweetpotato that respond to stress and activate the tocopherol production in tobacco. *Plant Physiol Biochem*, 106: 118–128
- Jiang Y, Sun CJ (2010). Advance in studies on nutritious component of sweet potato and their health-promoting functions. *J Agric Sci Tech China*, 12 (4): 56–61 (in Chinese with English abstract) [江阳, 孙成均(2010). 甘薯的营养成分及其保健功效研究进展. *中国农业科技导报*, 12 (4): 56–61]
- Khedr AHA, Abbas MA, Wahid AAA, Quick, WP, Abogadallah GM (2003). Proline induces the expression of salt-stress-responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreaticum maritimum* L. to salt-stress. *J Exp Bot*, 54 (392): 2553–2562
- Kim SH, Song WK, Kim YH, Kwon SY, Lee HS, Lee IC, Kwak SS (2009). Characterization of full-length enriched expressed sequence tags of dehydration-treated white fibrous roots of sweetpotato. *BMB Rep*, 42 (5): 271–276
- Kim YH, Hur CG, Yun HS, Bae JM, Song YS, Huh GH (2006). Identification and characterization of highly expressed genes in suspension-cultured cells of sweet potato. *J Plant Biol*, 49 (5): 364–370
- Kim YH, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2013). Comparative characterization of sweetpotato antioxidant genes from expressed sequence tags of dehydration-treated fibrous roots under different abiotic stress conditions. *Mol Biol Rep*, 40 (4): 2887–2896
- Kim YH, Jeong JC, Park S, Lee HS, Kwak SS (2012). Molecular characterization of two ethylene response factor genes in sweetpotato that respond to stress and activate the expression of defense genes in tobacco leaves. *J Plant Physiol*, 169 (11): 1112–1120
- Kim YH, Kim MD, Park SC, Yang KS, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2011). *SCOF-1*-expressing transgenic sweetpotato plants show enhanced tolerance to low-temperature stress. *Plant Physiol Biochem*, 49 (12): 1436–1441
- Kim YH, Yang KS, Ryu SH, Kim KY, Song WK, Kwon SY, Lee HS, Bang JW, Kwak SS (2008). Molecular characterization of a cDNA encoding DRE-binding transcription factor from dehydration-treated fibrous roots of sweetpotato. *Plant Physiol Biochem*, 46 (2): 196–204
- Lee BH, Henderson DA, Zhu JK (2005). The Arabidopsis cold-responsive transcriptome and its regulation by ICE1. *Plant Cell*, 17 (11): 3155–3175
- Li PX, Wang W, Hu HL, Wang YN, Liu CQ (2009). Changes of quality of two varieties of sweet potato stored at low temperature. *Acta Agric Jiangxi*, 21 (4): 73–75 (in Chinese with English abstract) [李鹏霞, 王伟, 胡花丽, 王毓宁, 刘春泉(2009). 低温贮藏下两种甘薯的品质变化研究. *江西农业学报*, 21 (4): 73–75]
- Lian LH (2014). Study on optimum storage conditions and chilling injury mechanism of *pitaya* (Master's thesis). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [连龙浩(2014). 火龙果最适贮藏条件及其冷害发生机制研究(硕士论文). 福州: 福建农林大学]
- Lin J, Qiu WW, Xiao GQ, Lian BB, Wang ZJ (2016). Effects of temperature on the storage quality of sweet potatoes. *Food Industry*, (3): 64–67 (in Chinese with English abstract) [林婕, 邱万伟, 萧国庆, 练彬斌, 王则金(2016). 温度对甘薯贮藏品质的影响研究. *食品工业*, (3): 64–67]
- Liu SR, Nie MJ, Wang LH, Cui QW (2015). Change of sweet potato starch and soluble sugar in the process of storage. *J Anhui Agric Sci*, 43 (25): 274–276 (in Chinese with English abstract) [刘少茹, 聂明建, 王丽虹, 崔强旺(2015). 甘薯贮藏过程中淀粉与可溶性糖的变化. *安徽农业科学*, 43 (25): 274–276]
- Liu WJ, Yu H, Huang W, Ren LH, Pan W (2011). Effect of storage temperature on nutritional composition of sweet potato Fushu 88. *Fujian J Agric Sci*, 26 (5): 711–717 (in Chinese with English abstract) [刘文静, 余华, 黄薇, 任丽花, 潘葳(2011). 不同温度对甘薯新品系福薯88贮藏生理营养性状的影响. *福建农业学报*, 26 (5): 711–717]
- Luo ZS, Xu XL, Cai ZZ, Xi YF (2007). Relationships between heat shock alleviating chilling injury and active oxygen metabolism in persimmon fruit. *Trans Chin Soc Agric Eng*, 23 (8): 249–252 (in Chinese with English abstract) [罗自生, 徐晓玲, 蔡侦侦, 席琦芳(2007). 热激减轻柿果冷害与活性氧代谢的关系. *农业工程学报*, 23 (8): 249–252]
- Lyons JM (1973). Chilling injury in plants. *Ann Rev Plant Phys*, 24 (3): 445–466
- Ma DF, Li Q, Cao QH, Niu FX, Xie YP, Tang J, Li HM (2012). Development and prospect of sweetpotato industry and its technologies in China. *Jiangsu J Agr Sci*, 28 (5): 969–973 (in Chinese

- with English abstract) [马代夫, 李强, 曹清河, 钮福祥, 谢逸萍, 唐君, 李洪民(2012). 中国甘薯产业及产业技术的发展与展望. 江苏农业学报, 28 (5): 969-973]
- Ma YY, Xiao X, Zhang WN (2012). Research progress of plants under cold stress. *J Anhui Agric Sci*, 40 (12): 7008-7009 (in Chinese with English abstract) [马媛媛, 肖霄, 张文娜(2012). 植物低温逆境胁迫研究综述. 安徽农业科学, 40 (12): 7008-7009]
- Mahajan S, Tuteja N (2006). Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Arch Biochem Biophys*, 444 (2): 139-158
- Mano H, Ogasawara F, Sato K, Higo H, Minobe Y (2007). Isolation of a regulatory gene of anthocyanin biosynthesis in tuberous roots of purple-fleshed sweet potato. *Plant Physiol*, 143 (3): 1252-1268
- Maruyama K, Sakuma Y, Kasuga M, Ito Y, Seki M, Goda H, Shimada Y, Yoshida S, Shinozaka K, Yamaguchi-Shinozaki K (2004). Identification of cold-inducible downstream genes of the Arabidopsis DREB1A/CBF3 transcriptional factor using two microarray systems. *Plant J*, 38 (6): 982-993
- Okumuro JK, Caster B, Villarroel R, Van MM, Jofuku KD (1997). The AP2 domain of *APETALA2* defines a large new family of DNA binding proteins in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (13): 7076-7081
- Padda MS, Picha DH (2008). Effect of low temperature storage on phenolic composition and antioxidant activity of sweetpotatoes. *Postharv Biol Tech*, 47 (2): 176-180
- Park SY, Ryu SH, Kwon SY, Lee HS, Kim JG, Kwak SS (2003). Differential expression of six novel peroxidase cDNA from cell cultures of sweetpotato in response to stress. *Mol Gen Genomics*, 269 (4): 542-552
- Park SY, Ryu SH, Jang IC, Kwon SY, Kim JG, Kwak SS (2004). Molecular cloning of a cytosolic ascorbate peroxidase cDNA from cell cultures of sweetpotato and its expression in response to stress. *Mol Gen Genomics*, 271 (3): 339-346
- Peterson JK, Harrison HF, Snook ME, Jackson DM (2005). Chlorogenic acid content in sweetpotato germplasm: possible role in disease and pest resistance. *Allelopathy J*, 16 (2): 239-249
- Ravi V, Aked J, Balagopalan C (1996). Review on tropical root and tuber crops. I. storage methods and quality changes. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 36 (7): 661-709
- Shi DY (2009). Overview of metallothionein in plants. *Biol Teach*, 34 (7): 3-4 (in Chinese) [史冬燕(2009). 植物金属硫蛋白概述. 生物学教学, 34 (7): 3-4]
- Shi GH, Hu ZH, Wu ZJ, Sun ZG, Wu WQ, Feng YQ, He RY, Liu LY, Liu XJ (2015). Effect of storage temperature on the quality of three breeds sweet potato. *J Nucl Agric Sci*, 29 (3): 493-498 (in Chinese with English abstract) [史光辉, 胡志和, 吴子健, 孙振刚, 武文起, 冯永强, 何瑞燕, 刘澜昱, 刘雪君(2015). 贮藏温度对3种甘薯品质的影响. 核农学报, 29 (3): 493-498]
- Singh KB, Foley RC, Oñate-Sánchez L (2002). Transcription factors in plant defense and stress responses. *Curr Opin Plant Biol*, 5 (5): 430-436
- Stange Jr RR, Midland SL, Holmes, GJ, Sims JJ, Mayer RT (2001). Constituents from the periderm and outer cortex of *Ipomoea batatas* with antifungal activity against *Rhizopus stolonifer*. *Postharv Biol Tech*, 23 (2): 85-92
- Sun HK, Jeong JC, Ahn YO, Lee HS, Kwak SS (2014). Differential responses of three sweetpotato metallothionein genes to abiotic stress and heavy metals. *Mol Biol Rep*, 41 (10): 6957-6966
- Sun YJ, Jin P, Shan TM, Xu J, Zheng YH (2014). Effect of glycine betaine treatment on postharvest chilling injury and active oxygen metabolism in loquat fruits. *Food Sci*, 35 (14): 210-215 (in Chinese with English abstract) [孙玉洁, 金鹏, 单体敏, 许佳, 郑永华(2014). 甜菜碱处理对枇杷果实采后冷害和活性氧代谢的影响. 食品科学, 35 (14): 210-215]
- Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, Miller G (2012). Ros and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant Cell Environ*, 35 (2): 259-270
- Szabados L, Savaouré A (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci*, 15 (2): 89-97
- Tao X, Zhang YW, Jiang YS, Wang HY, Zhang YZ (2010). Changes in root starch contents of sweet potato cultivars during storage. *Chin J Appl Environ Bio*, 16 (5): 741-744 (in Chinese with English abstract) [陶向, 张勇为, 姜玉松, 王海燕, 张义正(2010). 甘薯块根储藏过程中的淀粉含量变化. 应用与环境生物学报, 16 (5): 741-744]
- Uritani I (1999). Biochemistry on postharvest metabolism and deterioration of some tropical tuberous crops. *Bot Bull Acad Sin*, 40 (3): 177-183
- Uritani I (2004). Biochemistry and molecular biology of plant stress: focusing on tropical starchy roots. Xie G, Li H translate. Beijing: China Agriculture Press, 202-204 (in Chinese) [瓜谷郁三(2004). 植物逆境生物化学及分子生物学: 着重热带薯类. 谢国生, 李合生译. 北京: 中国农业出版社, 202-204]
- Van Den T, Biermann CJ, Marlett JA (1986). Simple sugars, oligosaccharides, and starch concentrations in raw and cooked sweet potato. *J Agric Food Chem*, 34 (3): 421-425
- Wang HC, Tang ZC, Su WA, Wang WY, Li JS (1980). Analysis of difference in fatty acid composition of membrane lipids of dry rice embryo. *Acta Phytophysiol Sin*, 6 (3): 227-236 (in Chinese) [王洪春, 汤章城, 苏维埃, 王文英, 李锦树(1980). 水稻干胚膜脂脂肪酸组成分差异性分析. 植物生理学报, 6 (3): 227-236]
- Wang HS, Xiao PG (2009). Scientific harvesting and safe storage of sweet potato. *Mod Agric Sci Tech*, (23): 47 (in Chinese) [王海山, 肖佩刚(2009). 甘薯的科学收获和安全贮藏. 现代农村科技, (23): 47]
- Wang W, Huang KH, Liu CQ, Li PX (2012). Effect of different storage temperature on the commercial properties of sweet potato. *Jiangsu Agric Sci*, 40 (3): 233-235 (in Chinese) [王炜, 黄开红, 刘春泉, 李鹏霞(2012). 不同贮藏温度对甘薯商品性的影响. 江苏农业科学, 40 (3): 233-235]
- Wang W, Li PX, Li JJ, Huang KH (2011). Quality changes of two breeds of sweet potato at mid and late preservation stage. *Acta Agric Jiangxi*, 23 (3): 136-139 (in Chinese with English abstract) [王炜, 李鹏霞, 李建军, 黄开红(2011). 两种甘薯在中后期贮藏期间的品质变化研究. 江西农业学报, 23 (3): 136-139]
- Wang YH (2008). Safe storage technology of sweet potato. *Mod Agric Sci Technol*, (15): 262 (in Chinese) [王燕华(2008). 甘薯安全储藏技术. 现代农业科技, (15): 262]

- Wang Z, Liu MH, Fan XZ, Dou LJ, Wu XP (2008). Harvest and safe storage of sweet potato. *J Agric*, (2): 21–23 (in Chinese) [王钊, 刘明慧, 樊晓中, 豆丽娟, 武小平(2008). 甘薯收获与安全贮藏. *农学学报*, (2): 21–23]
- Wu YB, Wang YH, Zhang W, Ma HH (2010). Effects of PEG-6000 and exogenous nitric oxide donor SNP on the related physiological indices of potato seeding *in vitro* under low temperature. *J Nucl Agric Sci*, 24 (3): 645–649 (in Chinese with English abstract) [吴雁斌, 王一航, 张武, 马荷花(2010). PEG与SNP对低温下马铃薯试管苗相关生理指标的影响. *核农学报*, 24 (3): 645–649]
- Xia MX, Wang W, Yuan R, Deng FN, Shen FF (2015). Superoxide dismutase and its research in plant stress-tolerance. *Mol Plant Breed*, 13 (11): 2633–2646 (in Chinese with English abstract) [夏民旋, 王维, 袁瑞, 邓粉妮, 沈法富(2015). 超氧化物歧化酶与植物抗逆性. *分子植物育种*, 13 (11): 2633–2646]
- Xiao J, Ling X, Yue CW, Zeng N (2008). Effect of low temperature stress on sweet potato *S*-adenosyl methionine synthetase gene expression. *J Anhui Agric Sci*, 36 (16): 11–14 (in Chinese with English abstract) [肖静, 凌铨, 岳昌武, 曾霓(2008). 低温胁迫对甘薯*S*-腺苷甲硫氨酸合成酶mRNA表达水平的影响. *安徽农业科学*, 36 (16): 11–14]
- Yan H, Li Q, Park SC, Wang X, Liu YJ, Zhang YG, Tang W, Kou M, Ma DF (2016). Overexpression of *CuZnSOD* and *APX* enhance salt stress tolerance in sweet potato. *Plant Physiol Biochem*, 109: 20–27
- Yang HQ, Zhao XF, Huang CQ, Lu GQ, Huang JN (2014). Effects of different treatments on chilling injury and antioxidative metabolism in sweet potato. *J Nucl Agric Sci*, 28 (8): 1407–1412 (in Chinese with English abstract) [杨虎清, 赵晓飞, 黄程前, 陆国权, 黄建乃(2014). 不同处理方式对甘薯冷害和抗氧化代谢影响分析. *核农学报*, 28 (8): 1407–1412]
- Yi JH, Zhang CF, Liu AY, Huang YL, Zhou H (2012). Relation between growth of sweet potato and environment, cultivation and endogenous hormones. *Crop Res*, 26 (6): 719–724 (in Chinese with English abstract) [易九红, 张超凡, 刘爱玉, 黄艳岚, 周虹(2012). 甘薯生长与环境、栽培因素及内源激素的关系. *作物研究*, 26 (6): 719–724]
- Yu J (2015). Study on mechanism of reducing chilling injury in cherry tomato by oxalic acid treatment (PhD thesis). Hangzhou: Zhejiang Gongshang University) (in Chinese with English abstract) [余洁(2015). 草酸处理减轻樱桃番茄果实采后冷害的机理研究(博士学位论文). 杭州: 浙江工商大学]
- Yue WC, He BW, He MX, Zhang YZ (2007). Cloning and expression of *S*-adenosylmethionine synthetase of sweetpotato. *Chin Agric Bull*, 23 (6): 121–125 (in Chinese with English abstract) [岳昌武, 何博文, 何明雄, 张义正(2007). 甘薯*S*-腺苷甲硫氨酸合成酶基因克隆与表达. *中国农学通报*, 23 (6): 121–125]
- Zhang N, Huo W, Zhang L, Chen F, Cui D (2016). Identification of winter-responsive proteins in bread wheat using proteomics analysis and virus-induced gene silencing (VIGS). *Mol Cell Proteomics*, 15 (9): 2954–2969
- Zhang Y, Yang CP (2006). Study advances of metallothionein. *Mol Plant Breeding*, 4 (s1): 73–78 (in Chinese with English abstract) [张艳, 杨传平(2006). 金属硫蛋白的研究进展. *分子植物育种*, 4 (s1): 73–78]
- Zhang YL, Zhang RG, Wang XT (2013). Study on postharvest physiology, main diseases and storage technology of sweet potato. *Sci Agric Sin*, 47 (3): 553–563 (in Chinese with English abstract) [张有林, 张润光, 王鑫腾(2013). 甘薯采后生理、主要病害及贮藏技术研究. *中国农业科学*, 47 (3): 553–563]
- Zhong KY, Ye MS, Hu XW, Guo JC (2006). Role of the transcription factors CBF in plant cold tolerance. *Hereditas (Beijing)*, 28 (2): 249–254 (in Chinese with English abstract) [钟克亚, 叶妙水, 胡新文, 郭建春(2006). 转录因子CBF在植物抗寒中的重要作用. *遗传*, 28 (2): 249–254]
- Zhou ZL, Zhang A, Tang J, Cao QH, Zhao DL, Ma DF, Li ZY (2016). Identification and selection of different sweetpotato cultivars in response to oxidative stress. *Southwest Chin J Agric Sci*, 29 (7): 1521–1524 (in Chinese with English abstract) [周志林, 张安, 唐君, 曹清河, 赵冬兰, 马代夫, 李宗芸(2016). 不同甘薯品种抗氧化胁迫鉴定及筛选. *西南农业学报*, 29 (7): 1521–1524]
- Zhu H, Li HM, Zhang AJ, Tang ZH, Sun J, Xu F, Shi XM(2010). Changes of respiratory intensity and quality of sweet potato during storage. *Chin Agric Bull*, 26 (7): 64–67 (in Chinese with English abstract) [朱红, 李洪民, 张爱君, 唐忠厚, 孙健, 徐飞, 史新敏(2010). 甘薯贮藏期呼吸强度与主要品质的变化研究. *中国农学通报*, 26 (7): 64–67]

Research progress of the effects of low temperature stress on the sweetpotato during storage

XIE Ze-Yi¹, LI Hong-Min², MA Dai-Fu², CHEN Tian-Jiao¹, HAN Yong-Hua^{1,*}, LI Zong-Yun^{1,*}

¹*Institute of Integrative Plant Biology, School of Life Sciences, Jiangsu Normal University, Xuzhou, Jiangsu 221116, China;* ²*Xuzhou Institute of Agricultural Sciences in Jiangsu Xuhuai District, Jiangsu Xuzhou Sweetpotato Research Center, Sweetpotato Research Institute, CAAS, Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Sweetpotato, Ministry of Agriculture, Xuzhou, Jiangsu 221131, China*

Abstract: Sweetpotato is an economic food crop which originates from the tropics. During the storage period, the expression of specific genes and the change of physiological indexes induced by low temperature, which seriously affected the quality of sweetpotato. Therefore, Studies on the physiological and molecular mechanism during the storage period and the mechanism of cold resistance of sweetpotato have important theoretical and practical value. According to the research results at home and abroad, we expounded the change process of nutritional and physiological indexes and reviewed the probable physiological and molecular mechanisms of sweetpotato during storage under low temperature stress, which would provide theoretical basis for improving the cold resistance and cultivating high quality varieties of sweetpotato.

Key words: sweetpotato; low temperature stress; storage; research progress

Received 2017-02-15 Accepted 2017-03-14

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31271698), the Natural Science Foundation of Jiangsu Province (Grant No. BK2012579), the Key Project of Natural Science Fund for Colleges and Universities in Jiangsu Province (Grant No. 12KJA180001), Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions (PAPD), China Agriculture Research System (Grant No. CARS-11) and the Scientific Research Projects of Xuzhou City (Grant No. XF13C056).

*Co-corresponding author (E-mail: zongyunli@jsun.edu.cn; hanyonghua@jnsu.edu.cn).