

李 臣, 后 猛, 马 猛, 等. 甘薯块根熟化过程中麦芽糖变化及其影响因素研究进展[J]. 江苏农业学报, 2021, 37(2): 539-544.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2021.02.033

甘薯块根熟化过程中麦芽糖变化及其影响因素研究进展

李 臣^{1,2}, 后 猛^{1,2}, 马 猛¹, 张允刚¹, 李 强^{1,2}

(1. 江苏徐淮地区徐州农业科学研究所/中国农业科学院甘薯研究所/农业农村部甘薯生物学与遗传育种重点实验室, 江苏 徐州 221131; 2. 江苏师范大学生命科学学院, 江苏 徐州 221116)

摘要: 甘薯是中国重要的杂粮作物, 鲜食型甘薯的选育是甘薯育种的重要方向之一, 甜度则是鲜食型甘薯选育的重要指标。甘薯熟化后的甜度取决于麦芽糖含量, 麦芽糖含量的变化不仅受 β -淀粉酶活性的调控, 而且受甘薯淀粉糊化特性及熟化方式的影响。本文主要阐述甘薯熟化过程中麦芽糖合成相关酶的研究进展, 以及淀粉糊化特性和熟化方式对麦芽糖合成的影响, 旨在弄清甘薯块根熟化过程中麦芽糖变化的影响因素, 为鲜食型甘薯育种提供理论依据。

关键词: 甘薯; 糖类; 麦芽糖; 淀粉; 糊化特性

中图分类号: S531 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2021)02-0539-06

Research progress of maltose changes during the cooked process of sweetpotato storage roots and its affecting factors

LI Chen^{1,2}, KOU Meng^{1,2}, MA Meng¹, ZHANG Yun-gang¹, LI Qiang^{1,2}

(1. Xuzhou Institute of Agricultural Sciences in Xuhuai District of Jiangsu Province/Sweetpotato Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Sweetpotato Biology and Genetic Breeding, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Xuzhou 221131, China; 2. School of Life Science, Jiangsu Normal University, Xuzhou 221116, China)

Abstract: Sweetpotato is a kind of important coarse grain crop in China. The fresh eating sweetpotato is one of the main objectives of sweetpotato breeding. Sweetness is an important indicator for the selection and breeding of fresh eating sweetpotato. The sweetness of sweetpotatoes after cooking depended on the maltose content. The change of maltose content was not only regulated by β -amylase activity, but was also affected by starch gelatinization characteristics and cooking methods of sweetpotatoes. This paper mainly summarized the research progress on enzymes related to maltose synthesis during cooking and the effects of starch gelatinization characteristics and cooking methods on maltose synthesis, so as to clarify the influencing factors of maltose changes in sweetpotatoes during cooking, and provide a theoretical basis for fresh eating sweetpotato breeding.

Key words: sweetpotato; saccharides; maltose; starch; gelatinization characteristics

收稿日期: 2020-08-06

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD1001300, 2019YFD1001304);
现代农业产业技术体系建设专项(CARS-10); 江苏省研究生
科研与实践创新计划项目(KYCX19-2207)

作者简介: 李 臣(1990-), 男, 江苏徐州人, 博士研究生, 研究方向
为甘薯遗传育种与品质改良。(E-mail) 1035053766@qq.
com

通讯作者: 李 强, (E-mail) instrong@163.com

甘薯是中国重要的杂粮作物, 含有丰富的碳水化合物和营养物质, 在国民经济发展中占有重要的地位, 是重要的粮食、饲料及工业原料^[1]。甘薯中的碳水化合物主要由淀粉、可溶性糖(果糖、蔗糖、葡萄糖、麦芽糖)、纤维素等组成^[2], 不同的碳水化合物组成决定着甘薯的品质和用途^[3]。淀粉含量

较高的甘薯品种一般作为淀粉加工原料^[4-5],而可溶性糖含量较高的甘薯品种多用作食品加工原料或者鲜食。甘薯淀粉含量、可溶性糖含量和组成直接影响鲜食型甘薯的食用品质^[6]。甘薯碳水化合物组分不仅在品种间存在差异^[7-8],而且与甘薯储藏条件^[9-10]、生长环境以及甘薯块根的生长发育阶段有关^[11-12]。此外,在甘薯加热熟化过程中,不同品种块根糖类含量(特别是麦芽糖含量)也存在明显的差异^[13]。但关于甘薯熟化过程中糖类变化机制的研究较少,本文系统总结了甘薯熟化过程中麦芽糖合成相关酶以及淀粉糊化特性和熟化方式对麦芽糖合成影响的研究进展,旨在为鲜食型甘薯育种提供新的思路。

1 甘薯块根熟化过程中的麦芽糖代谢

甘薯块根在加热熟化的过程中,糖类代谢不断发生变化,这种变化直接影响甘薯块根的甜味和口感。在鲜食甘薯育种中,熟化后的甜味是评价甘薯品质好坏的重要指标。鲜薯中的蔗糖、果糖及葡萄糖对甘薯甜味贡献较大,而熟化后甘薯中的麦芽糖含量对甜味的贡献最大。鲜薯中麦芽糖的含量极低,几乎检测不到^[13],而在甘薯熟化过程中麦芽糖含量急剧增加,其他游离糖(包括果糖、蔗糖、葡萄糖)含量在熟化前后无显著变化^[14],表明麦芽糖在甘薯熟化过程中大量生成,并对甘薯的甜味起决定性作用。相关学者对中国南方 289 份甘薯资源的研究发现,鲜薯可溶性糖含量与薯块甜味无关^[15]。但鲜薯还原糖含量与食味评价中的甜味存在显著正相关,熟化后可溶性糖含量和还原性糖含量对甜味的贡献分别为 32.07% 和 42.66%^[16],表明熟化后可溶性糖含量(尤其是还原性糖含量)对甘薯甜味的影响较大。碳水化合物(特别是糖类数量和质量)的变化不仅直接影响甘薯的甜味,对熟化后的质地口感也有重要影响^[17]。研究发现熟化后甘薯中糊精(葡聚糖)的黏度和未转化的淀粉含量与水湿口感得分呈显著负相关^[18],而烤薯的黏附性与还原糖含量呈显著正相关^[19]。

1.1 麦芽糖的合成

麦芽糖在原核生物与真核生物碳水化合物代谢中发挥着重要作用,其主要结构是由 2 个分子 D-葡萄糖构成的具有还原性的二糖。在自然界中麦芽糖存在 2 种同分异构体(α -麦芽糖和 β -麦芽糖),二者

可以在无酶参与的情况下快速相互转化,2 种同分异构体在水溶液中以 1:1(体积比)存在^[20]。自然界中麦芽糖合成和分解通路较多,主要涉及淀粉和蔗糖代谢通路^[21]、植物光合产物代谢通路^[22]以及原核生物生命代谢等。

甘薯熟化过程中麦芽糖合成属于淀粉和蔗糖代谢过程,涉及众多复杂的生理生化反应。关于麦芽糖生成的分子机制和调控通路尚不明确,相关研究认为糖化相关酶(尤其是 α -淀粉酶和 β -淀粉酶)在甘薯熟化过程中起到促进作用,分解淀粉生成大量麦芽糖^[9]。Nakamura 等^[23]通过测定日本 12 个甘薯品种和 23 个甘薯种质资源中的麦芽糖含量,发现麦芽糖含量为 0~15%,麦芽糖含量与甘薯甜度呈显著线性关系。早期育成的甘薯品种(如 Kokei 14、Tamayutalca)蒸熟后块根中的麦芽糖含量均低于 10%,而近期育成的品种(如 Beniharuka、Iimeayalca)蒸熟后块根中的麦芽糖含量均高于 12%。1987 年和 2002 年育成的甘薯品种 Satsumahikari 和 Okikogane 在蒸煮后块根甜度极低,甜度值仅 7~9,块根几乎不含麦芽糖,且 β -淀粉酶的活性极低^[24]。同时发现某些甘薯基因型块根中完全缺乏或仅含少量的 β -淀粉酶,由于缺乏足够的 β -淀粉酶参与淀粉正常水解产生麦芽糖,因此在甘薯熟化过程中甜味不会增加。进一步研究证实 β -淀粉酶是由 1 个隐性等位基因(β -amy)控制,在种质资源创制过程中, β -amy 等位基因高频率出现^[25]。相关研究结果^[23]表明,在一定范围内,麦芽糖含量随着 β -淀粉酶活性增加而增加,当 β -淀粉酶活性增加至 0.2 mmol/(mg·min) 麦芽糖的活性时,麦芽糖含量将不再增加。因此, β -淀粉酶不是麦芽糖生成的唯一限制因素,麦芽糖的生成还受到多种因素的促进或限制。

1.2 麦芽糖合成相关酶研究进展

上述麦芽糖合成通路表明, α -淀粉酶、 β -淀粉酶、葡聚糖 1,4- α -麦芽糖水解酶、去分支酶、异淀粉酶等在整个合成路径中发挥着重要作用。

在高等植物中, β -淀粉酶的状态分为束缚态和游离态,分别位于不同的功能器官中,2 种状态酶的活性存在显著差异^[26]。在拟南芥中发现 9 个具有 β -淀粉酶功能的基因,在叶片中 AtBAM1、AtBAM2 和 AtBAM3 编码蛋白主要发挥着 β -淀粉酶的活性,其中 AtBAM3 编码蛋白主要负责催化作用,AtBAM4 编

码蛋白产物中没有检测出 β -淀粉酶活性,但对 *AtBAM1* 和 *AtBAM3* 编码酶活性具有调控作用^[27]。因此在植物体内存在多个 β -淀粉酶同工酶,相互调控行使分解淀粉的功能。直链淀粉只需水解 α -1,4-糖苷键便可被水解为葡萄糖,而支链淀粉则需要水解 α -1,4-糖苷键和 α -1,6-糖苷键才能彻底被水解为葡萄糖。只有 α -淀粉酶和 β -淀粉酶共同作用,才能将全部淀粉水解为葡萄糖、麦芽糖和极限糊精。支链淀粉经过2种酶水解后留下的带有 α -1,6-糖苷键的极限糊精,在具有分裂 α -1,6-糖苷键的去分支酶(*DBE*)作用下,最终被降解为葡萄糖。

淀粉分解受淀粉去分支酶调控。*DBE*可以分解由 β -淀粉酶分解淀粉产生的极限糊精,将其分解为葡萄糖和麦芽糖。*DBE*的主要作用是催化多糖链 α -1,6-糖苷键水解,在植物中主要有异淀粉酶(*ISA*)和普鲁兰酶(*RE*)^[28]。近年来的研究发现,许多植物*DBE*突变体中淀粉的结构、数量和特性均发生改变,证明*DBE*也参与淀粉的合成。在玉米 *sua-ry* 突变体胚乳中,当*DBE*缺失时,会造成2种脱分支酶*ISA*或*RE*水平严重下降或丧失,产生高度分支化的植物糖原^[29]。马铃薯的*ISA*存在3种同工酶,对淀粉代谢的催化作用显著不同^[30]。

2 淀粉糊化特性对麦芽糖合成的影响

2.1 甘薯淀粉结构

淀粉广泛存在于自然界中,是绿色植物同化二氧化碳生成碳水化合物重要的储存形式,在自然界碳源循环流动中扮演着重要角色。淀粉由不同形态结构的淀粉粒构成,在不同物种间淀粉粒的形状、大小均存在显著差异。甘薯淀粉颗粒呈现半球体状或略陡的半球形,圆形底部存在凹陷^[31],粒径2.5~30.0 μm 不等,不同品种间差异较大。根据X-射线衍射图谱可以将淀粉结晶结构分为A型、B型和C型,A型淀粉由紧密螺旋缠绕的糖链构成,谷物淀粉多为A型结构,B型淀粉主要由6条糖链相互缠绕组成,块根块茎类作物的淀粉多为B型结构,C型则是介于A型结构与B型结构之间的混合型^[32]。甘薯淀粉属于Ca型(C型接近A型)结构^[33]。淀粉颗粒的形状、大小及结构直接影响淀粉的糊化性质。淀粉糊化是指淀粉粒完整结构发生崩解,淀粉粒结晶区的氢键断裂,有序的颗粒结构发生改变,淀粉分子在结晶区和无定形区由有序排列状态向无规则状

态转变,此过程伴随着淀粉颗粒膨胀、破裂、溶解,双折射性消失,淀粉颗粒与水从互不相溶的两相逐渐变成均匀体系^[34]。

2.2 甘薯淀粉糊化特性与麦芽糖合成的相关性

由于 β -淀粉酶无法分解生淀粉颗粒,而淀粉糊化则为 β -淀粉酶提供必要的反应底物^[35]。研究结果表明,随着甘薯淀粉糊化温度的升高,麦芽糖浓度下降,麦芽糖浓度与甘薯淀粉糊化温度呈显著负相关,而当 β -淀粉酶活性增强时,这种负相关关系更加明显^[23],表明淀粉糊化温度显著影响麦芽糖的生成。

不同甘薯品种中淀粉的糊化温度一般分布在66.5~68.5 $^{\circ}\text{C}$ (4%淀粉浆)^[36]、69.5~86.6 $^{\circ}\text{C}$ (6%淀粉浆)^[37]。日本甘薯品种 Quick Sweet 中淀粉的糊化温度只有53 $^{\circ}\text{C}$,80 $^{\circ}\text{C}$ 时 β -淀粉酶依然保持较高的稳定性和活性,相比甘薯品种 Benianuna, Quick Sweet 可以在较低温度下开始生成麦芽糖,且在较高温度下维持 β -淀粉酶活性,生成更多的麦芽糖^[38]。甘薯淀粉糊化温度与支链淀粉的分子结构存在密切相关性,支链淀粉的短链(DP6-10)与糊化温度呈显著负相关,而长链(DP12-17)与糊化温度呈显著正相关^[39],甘薯淀粉糊化温度和支链淀粉含量均随着土壤温度的升高而升高,二者之间呈现正相关,但支链淀粉的短链DP6、DP7的含量则随着土壤温度的升高而显著降低^[40]。支链淀粉的形成主要受分支酶(*BE*)和可溶性淀粉合酶(*SS*)协同作用。*BE*能够水解葡聚糖链的 α -1,4糖苷键并通过 α -1,6糖苷键将分离的链段连接至受体链。在玉米中存在多种形式的*BE*(*BE I*、*BE II*),其中*BE II*最适温度低于*BE I*,且优先转移短链^[41-42]。在玉米生长过程中,随着温度的升高,*BE I*、*BE II*的活性下降,导致支链淀粉的短链减少。在甘薯中存在7种形式的*BE*^[43],但其调控支链淀粉结构的分子机制尚不明确。

在不同生育期内,甘薯淀粉的最高黏度值呈现升高趋势,直链淀粉含量呈现下降趋势,但下降幅度未达到显著水平,而直链淀粉含量与淀粉糊化特性存在一定的相关性,不同品种间差异明显,比如徐薯18和浙大9201的直链淀粉含量与糊化温度呈显著正相关,而浙3449的直链淀粉含量与糊化温度呈显著负相关^[44]。淀粉糊化特性不仅受到甘薯基因型的影响^[45-46],同时受环境因素,特别是温度的影

响^[40,47-49]。

3 熟化方式对麦芽糖合成的影响

不同加热或者熟化方式(蒸、煮、烘烤、微波等)直接影响甘薯糖化。Wei等^[50]对不同甘薯品种的块根进行蒸、煮、烘烤,测定淀粉分解率、可溶性糖含量、淀粉酶活性等指标,发现烘烤甘薯中淀粉的分解量最少,3种熟化方式处理的甘薯中总糖含量均显著升高(特别是还原糖含量),但熟化方式与非还原性糖之间无显著相关性,与Damir^[51]的研究结果一致。卞科等^[52]比较烘烤、蒸、微波、煮、高压蒸煮处理5种熟化方式对甘薯碳水化合物化合物的影响,发现烘烤处理的甘薯糖分含量最高,其次是煮、蒸、高压蒸煮和微波处理。主要原因是不同加热方式对淀粉酶活性的影响存在差异,烘烤主要是通过加热空气,热传递至甘薯表面,进一步传到甘薯内部,而煮主要是通过加热水再传递进入甘薯内部,蒸煮、高压蒸煮均是通过水蒸气的热传导加热甘薯,微波的最大不同之处是通过电磁波穿透甘薯进行加热。不同加热方式和热传导类型直接影响甘薯内部淀粉酶的活性,从而影响淀粉酶分解淀粉的效率和糖分的积累。但Reddy等^[53]研究认为烘烤和微波加热的甘薯糖分含量最高。甘薯加热过程中,总糖含量呈现前期急剧增加后期少量降低的趋势,主要原因是加热前期温度较低,淀粉酶活性达到最适温度(α -淀粉酶最适温度为70~75℃, β -淀粉酶最适温度为60~70℃),随着淀粉的糊化,麦芽糖大量生成,总糖含量急剧增加,而加热后期温度较高,淀粉酶失活,部分糖与氨基酸在高温条件下发生美拉德反应,导致后期总糖含量有所下降。

4 讨论

甘薯熟化过程中碳水化合物化合物的变化主要是由于淀粉分解和麦芽糖合成,而已知调控麦芽糖合成的主要因素有 β -淀粉酶活性和甘薯淀粉糊化温度。王霞^[54]从甘薯转录组中筛选出16个 β -淀粉酶相关基因,并验证得出*IbBAM1a*、*IbBAM1b*、*IbBAM6b*、*IbBAM9*具有淀粉酶活性,其中*IbBAM1a*淀粉酶活性较高,过表达*IbBAM1a*基因的拟南芥中麦芽糖含量显著提高,淀粉含量降低。马铃薯中发现7个编码 β -淀粉酶的同源基因,其中*StBAM1*和*StBAM9*之间存在互作,而淀粉酶抑制因子基因*StAI*可以抑制淀

粉酶活性,降低马铃薯块茎还原糖含量^[55-56]。甘薯块根中存在多种*IbBAMs*同工酶,并存在互作关系,同时受到多种抑制因子调控。甘薯熟化过程中短时间合成大量麦芽糖,必然存在一个能够高效分解淀粉的淀粉酶系和协同酶系,而淀粉分解生成麦芽糖的具体分子机制和调控机理尚不明确。

淀粉糊化特性(尤其是糊化温度)直接决定麦芽糖合成时的底物浓度,从而影响麦芽糖最终含量。淀粉粒结构决定淀粉糊化特性,而淀粉粒结构由支链和直链淀粉构成,又受到生长环境的影响,从而影响甘薯食用品质。因此,如何利用基因工程技术调节相关基因表达从而调控支链淀粉和直链淀粉合成的稳定性,保证淀粉糊化特性的稳定,减少环境因素对甘薯品种食用品质的影响,对鲜食甘薯育种尤为重要。同时,由于甘薯结薯时间不同,早结薯型和晚结薯型甘薯品种淀粉酶和糊化特性存在一定差异,而这种差异如何形成以及调控基因的作用机制尚不清楚,有待进一步研究。

不同熟化方式的热传导不同,导致甘薯糖化存在差异,食用品质有所不同。根据加工产品的需要,选择合适的熟化方式,可以有效提高甘薯食用品质。甘薯加工过程中可以选择不同淀粉酶活性的甘薯品种,以期获得理想的甘薯加工产品。

总之,甘薯熟化过程中,糖类的变化直接影响甘薯产品的品质。因此,弄清甘薯熟化过程中糖代谢通路和探究高温糖化的关键基因、调控因子的相关功能,对鲜食甘薯育种、亲本基因型选配、后代筛选以及鲜食甘薯食品加工具有重要意义。

参考文献:

- [1] UTOMO J S. Sweetpotato as a food crop[J]. Buletin Palawija, 2009(17): 11-20.
- [2] NABUBUYA A, NAMUTEBI A, BYARUHANGA Y, et al. Influence of development, postharvest handling, and storage conditions on the carbohydrate components of sweetpotato (*Ipomea batatas* Lam.) roots[J]. Food Science & Nutrition, 2017, 5(6): 1088-1097.
- [3] TAKAHATA, NODA Y, TAKAHIRO S. Changes in carbohydrates and enzyme activities of sweetpotato lines during storage[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1995, 43(7): 1923-1928.
- [4] 谢一芝,郭小丁,贾赵东,等. 中国淀粉型甘薯育种现状及展望[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(5): 1240-1245.
- [5] 周志林,唐君,曹清河,等. 淀粉专用型甘薯品质形成规律及

- 其与主要农艺性状的相关性[J].江苏农业学报,2020,36(2): 277-283.
- [6] 王庆南,戎新祥,周一波,等.食用甘薯品种的部分理化特性与口感品质的关系[J].江苏农业学报,2007,23(5):405-409.
- [7] NABUBUYA A, NAMUTEBI A, BYARUHANGA Y, et al. Potential use of selected sweetpotato [*Ipomea batatas* (L.) Lam.] varieties as defined by chemical and flour pasting characteristics [J]. Food and Nutrition Sciences, 2012, 3(7): 889-896.
- [8] 刘鲁林,木泰华,孙艳丽.不同品种甘薯块根营养成分及相关性分析[J].中国粮油学报,2008,23(1):39-43.
- [9] MORRISON T A, PRESSEY R, KAYS S J. Changes in α - and β -amylase during storage of sweetpotato lines with varying starch hydrolysis potential[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1993, 118(2): 236-242.
- [10] HUANG Y H, PICHA D H, KILILI A W, et al. Changes in invertase activities and reducing sugar content in sweetpotato stored at different temperatures [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1999, 47(12): 4927-4931.
- [11] LA BONTE D R, PICHA D H, HESTER A J. Carbohydrate-related changes in sweetpotato storage roots during development [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2000, 125(2): 200-204.
- [12] NABUBUYA A, NAMUTEBI A, BYARUHANGA Y, et al. Amylolytic activity in selected sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] varieties during development and in storage [J]. Food and Nutrition Sciences, 2012, 3(5): 660-668.
- [13] PICHA D H. HPLC determination of sugars in raw and baked sweet potatoes [J]. Journal of Food Science, 1985, 50(4): 1189-1190.
- [14] KITAHARA K, NAKAMURA Y, OTANI M, et al. Carbohydrate components in sweetpotato storage roots: their diversities and genetic improvement [J]. Breeding Science, 2017, 67(1): 62-72.
- [15] 林汝湘,谢春生,冯祖虾,等.我国南方甘薯品种资源部分营养成分分析研究[J].中国农业科学,1995,28(4):39-45.
- [16] 吴列洪,沈升法,李 兵.甘薯甜度与薯块蒸煮前后糖分的相关性研究[J].中国粮油学报,2012,27(9):25-29.
- [17] WALTER W M. Effect of curing on sensory properties and carbohydrate composition of baked sweet potatoes [J]. Journal of Food Science, 1987, 52(4): 1026-1029.
- [18] WALTER W M, PURCELL A E, NELSON A M. Effects of amylolytic enzymes on "moisture" and carbohydrate changes of baked sweet potato cultivars [J]. Journal of Food Science, 1975, 40(4): 793-796.
- [19] 薛冠炜.品种、生长期和贮藏温度对甘薯质地品质的影响[D].杭州:浙江农林大学,2018.
- [20] SMIRNOVA J, FERNIE A R, SPAHN C M T, et al. Photometric assay of maltose and maltose-forming enzyme activity by using 4-alpha-glucanotransferase (DPE2) from higher plants [J]. Analytical Biochemistry, 2017, 532: 72-82.
- [21] KEGG. Starch and sucrose metabolism [DB/OL]. (2017-12-01) [2019-12-31]. https://www.kegg.jp/dbget-bin/www_bget?map00500.
- [22] STITT M, ZEEMAN S C. Starch turnover: pathways, regulation and role in growth [J]. Curr Opin Plant Biol, 2012, 15(3): 282-292.
- [23] NAKAMURA Y, KURANOUCI T, OHARA-TAKADA A, et al. The effects of β -amylase activity and starch pasting temperature on maltose generation in steamed storage roots of sweet potato [J]. Japanese Society for Food Science and Technology, 2014, 61(12): 577-585.
- [24] KUKIMURA K. New sweet potato cultivars, Benihayato and Satsumahikari, making a new turn for processing [J]. JARQ, 1988, 22: 7-13.
- [25] KUMAGAI T, UMEMURA Y, BABA T, et al. The inheritance of beta-amylase null in storage roots of sweet potato, *Ipomoea batatas* (L.) Lam [J]. Theor Appl Genet, 1990, 79(3): 369-376.
- [26] DICKO M H, LEEUWEN M J F S, HILHORST R, et al. Extraction, partial purification and characterization of β -amylase from the bulbs of *G. klattianus* [J]. Bioresource Technology, 2000, 73(2): 183-185.
- [27] FULTON D C, STETTLER M, METTLER T, et al. β -AMYLAASE4, a noncatalytic protein required for starch breakdown, acts upstream of three active β -amylases in *Arabidopsis* chloroplasts [J]. Plant Cell, 2008, 20(4): 1040-1058.
- [28] FUJITA N, KUBO A, FRANCISCO P B, et al. Purification, characterization, and cDNA structure of isoamylase from developing endosperm of rice [J]. Planta, 1999, 208(2): 283-293.
- [29] RAHMAN A, WONG K, JANE J, et al. Characterization of SU1 isoamylase, a determinant of storage starch structure in maize [J]. Plant Physiology, 1998, 117(2): 425-435.
- [30] BUSTOS R, FAHY B, HYLTON C M, et al. Starch granule initiation is controlled by a heteromultimeric isoamylase in potato tubers [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(7): 2215-2220.
- [31] 王绍清,王琳琳,范文浩,等.扫描电镜法分析常见可食用淀粉颗粒的超微形貌 [J]. 食品科学, 2011, 32(15): 74-79.
- [32] TANG H, MITSUNAGA T, KAWAMURA Y. Molecular arrangement in blocklets and starch granule architecture [J]. Carbohydrate Polymers, 2006, 63(4): 555-560.
- [33] 陆国权,唐忠厚,郑遗凡.主要根茎类作物淀粉特性研究 [J]. 中国食品学报, 2006, 6(4): 67-71.
- [34] 魏毛毛.淀粉糊化过程中小体形态变化和不完全糊化颗粒性质研究 [D]. 西安:陕西科技大学, 2017.
- [35] ITO T, ANDO T, ICHIKAWA K. Effects of cooking processes on the saccharification of sweet potato (part 1): the relation between heating temperature and increase of sugar contents [J]. Journal of Home Economics of Japan, 1968, 19(3): 170-173.
- [36] SEOG H M, PARK Y K, NAM Y J, et al. Physicochemical properties of several sweet potato starches [J]. Applied Biological Chemistry, 1987, 30(2): 179-185.

- [37] ASANTE S A, YAMADA T, HISAMATSU M, et al. Studies on the properties of starch of diploid *Ipomoea trifida* (H. B. K.) Don. strains[J]. Starch, 1993, 45(9): 299-306.
- [38] NAKAMURA Y. Maltose generation in sweet potato cultivar "Quick Sweet" containing starch with low pasting temperature[J]. Journal of the Brewing Society of Japan, 2014, 10(109): 720-725.
- [39] NODA T, TAKAHATA Y, SATO T, et al. Relationships between chain length distribution of amylopectin and gelatinization properties within the same botanical origin for sweet potato and buckwheat[J]. Carbohydrate Polymers, 1998, 37(2): 153-158.
- [40] NODA T, KOBAYASHI T, SUDA I. Effect of soil temperature on starch properties of sweet potatoes[J]. Carbohydrate Polymers, 2001, 44(3): 239-246.
- [41] TAKEDA Y, GUAN H, PREISS J. Branching of amylose by the branching isoenzymes of maize endosperm[J]. Carbohydrate Research, 1993, 240: 253-263.
- [42] GUAN H, LI P, IMPARL-RADOSEVICH J, et al. Comparing the properties of *Escherichia coli* branching enzyme and maize branching enzyme[J]. Arch Biochem Biophys, 1997, 342(1): 92-98.
- [43] SHIGEKI N, YASUNORI N. Purification and some properties of starch branching enzyme (Q-enzyme) from tuberous root of sweet potato[J]. Physiologia Plantarum, 1994, 91(4): 763-769.
- [44] 黄华宏, 陆国权, 郑遗凡. 不同生育期甘薯块根淀粉糊化特性的差异[J]. 中国农业科学, 2005, 38(3): 462-467.
- [45] KITAHARA K, OOI Y, MIZUKAMI S, et al. Physicochemical properties of starches from sweet potato cultivars[J]. Journal of Applied Glycoence, 1996, 1(43): 59-66.
- [46] COLLADO L S, CORKE H. Properties of starch noodles as affected by sweetpotato genotype[J]. Cereal Chemistry Journal, 1997, 74(2): 182-187.
- [47] NODA T, TAKAHATA Y, SATO T, et al. Physicochemical properties of starches extracted from sweet potato roots differing in physiological age[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1995, 43(12): 3016-3020.
- [48] NODA T, TAKAHATA Y, NAGATA T. Developmental changes in properties of sweet potato starches[J]. Starch, 1992, 44(11): 405-409.
- [49] NODA T, TAKAHATA Y, SATO T, et al. Combined effects of planting and harvesting dates on starch properties of sweet potato roots[J]. Carbohydrate Polymers, 1997, 33(2): 169-176.
- [50] WEI S Y, LU G Q, CAO H P. Effects of cooking methods on starch and sugar composition of sweetpotato storage roots[J]. PLoS One, 2017, 12(8): 1-10.
- [51] DAMIR A A. Effect of heat penetration during cooking on some physico-chemical properties and microstructure of sweet potatoes [J]. Food Chemistry, 1989, 34(1): 41-55.
- [52] 卞科, 刘孝沾. 甘薯中可溶性糖的 HPLC 法测定及其在加工中的变化研究[J]. 河南工业大学学报(自然科学版), 2012, 33(1): 1-5.
- [53] REDDY N N, SISTRUNK W A. EFFECT OF CULTIVAR, SIZE, STORAGE, AND COOKING METHOD ON CARBOHYDRATES AND SOME NUTRIENTS OF SWEET POTATOES[J]. Journal of Food Science, 1980, 45(3): 682-684.
- [54] 王霞. 甘薯 β -淀粉酶基因 *tbBAMs* 的克隆及功能验证[D]. 青岛: 青岛农业大学, 2019.
- [55] ZHANG H L, HOU J, LIU J, et al. Amylase analysis in potato starch degradation during cold storage and sprouting[J]. Potato Research, 2014, 57(1): 47-58.
- [56] ZHANG H L, LIU J, HOU J, et al. The potato amylase inhibitor gene *SbAI* regulates cold-induced sweetening in potato tubers by modulating amylase activity [J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12(7): 984-993.

(责任编辑:陈海霞)