

安飞飞,薛晶晶,韦卓文,等. α -甘露糖苷酶与木薯块根采后生理变质的关系[J]. 江苏农业科学,2022,50(2):165-169.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.02.028

α -甘露糖苷酶与木薯块根采后生理变质的关系

安飞飞,薛晶晶,韦卓文,陈松笔

(中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所/农业农村部木薯种质资源保护与利用重点实验室,海南海口 571101)

摘要:分析 α -甘露糖苷酶与木薯块根采后生理变质(PPD)发生的关系,为有效控制木薯 PPD 发生提供新思路。采用 RT-PCR 分析 α -甘露糖苷酶基因在块根 PPD 发生过程中的表达模式,ELISA 检测 α -甘露糖苷酶活性变化。SC9 完整薯块储存 5 d 后开始出现 PPD 现象,20 $\mu\text{mol/L}$ 几夫碱喷施木薯块根切片可显著延缓 PPD 的发生。随着 PPD 程度的加重, α -甘露糖苷酶活性显著增高,在储存 9 d 时达到最大值 326.24 U/L。*MeMNS1*、*MeMNS4*、*MeGMII* 的表达随着 PPD 过程而逐步增强,且 *MeGMII* 表达最显著,采后 9 d SC9 块根中 *MeGMII* 的表达量达到对照的 28.05 倍,而 *MeMNS3-1*、*MeMNS3-2*、*MeMNS5* 表达的变化与木薯块根 PPD 程度间无明显规律。 α -甘露糖苷酶参与木薯块根 PPD 发生的过程,且 α -甘露糖苷酶活性与 PPD 程度呈正相关,其中 *MeGMII* 可能是参与此过程的关键基因。

关键词:木薯;块根; α -甘露糖苷酶;采后生理变质

中图分类号:S533.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)02-0165-05

木薯(*Manihot esculenta* Crantz)是世界亚热带和热带地区近 10 亿人的主要粮食作物,在我国南方主要作为淀粉工业和生物质能源的重要原料。与其他薯类作物(马铃薯、甘薯)相比,木薯的块根保质期非常短,通常在采后 1~3 d 就开始发生变质,这

种木薯特有的现象称之为“采后生理变质(postharvest physiological deterioration, PPD)”^[1]。PPD 使木薯淀粉透明度下降,严重影响淀粉及燃料乙醇加工。据统计,每年亚洲、拉丁美洲、加勒比海地区及非洲因木薯 PPD 而造成的经济损失分别为 8%、10%、29%^[2],直接经济损失超过 2 亿美元^[1-3]。木薯 PPD 已成为产业发展亟需解决的重要问题之一,而至今尚未有一种行之有效的方法能抑制块根 PPD 发生^[2,4]。因此,解析延缓木薯块根 PPD 产生的分子机理、选育耐 PPD 木薯品种是全球木薯育种家面临的挑战。

收稿日期:2021-05-17

基金项目:国家重点研发计划(编号:2019YFD1000501);海南省自然科学基金(编号:320MS100)。

作者简介:安飞飞(1983—),女,河北保定人,硕士,副研究员,主要从事木薯抗性育种研究。E-mail:aff85110@163.com。

通信作者:陈松笔,博士,研究员,主要从事木薯遗传育种研究工作。
E-mail:songbichen@catas.cn。

参考文献:

- [1]李丹丹,李浩杰,张志雄,等.我国氮气的调储粮研发和推广应用进展[J].粮油仓储科技通讯,2015,31(5):37-41.
- [2]黄季焜.对近期与中长期中国粮食安全的再认识[J].农业经济问题,2021(1):19-26.
- [3]白美清.中国粮食储备体系建立、发展的历史进程与新的使命——在中国粮食行业协会粮食储备分会和中国粮油学会储藏分会理事会、常务理事会议上的讲话[J].粮食储藏,2011,40(6):3-6.
- [4]Navarro S. The use of modified and controlled atmospheres for the disinfestation of stored products[J]. Journal of Pest Science,2012,85(3):301-322.
- [5]王殿轩,姜碧若,白旭光,等.中国 10 省 75 地市米象和玉米象的分布调查研究[J].河南工业大学学报(自然科学版),2017,38(3):110-114.

- [6]劳传忠,曾伶,郭超,等.低氧条件对米象种群控制作用的初步研究[J].安徽农学通报,2012,18(13):181-183.
- [7]劳传忠,曾伶,郭超,等.低氧条件对锈赤扁谷盗卵孵化的抑制作用[J].广东农业科学,2012,39(15):65-67.
- [8]陈锐,陈二虎,唐培安,等.氮气的调对五种储粮害虫防治效果评估及与磷化氢交互抗性的研究[J].粮食科技与经济,2019,44(8):45-48.
- [9]Banks H J,Fields P. Physical methods for insect control in stored-grain ecosystems[M]//Stored-Grain Ecosystems,New York:Marcel Dekker,1995,39:353-407.
- [10]Bailey S W. Air-tight storage of grain;its effect on insect pests-IV *Rhyzopertha dominica* (F.) and some other Coleoptera that infest stored grain[J]. Journal of Stored Products Research,1965,1(1):25-33.
- [11]高素芬.氮气的调储粮技术应用进展[J].粮食储藏,2009,38(4):25-28.

木薯 PPD 发生过程分为初级变质和次级变质,初级变质由酚类等物质氧化引起,随后出现呼吸速率增强、脂质成分改变、乙烯合成、伤口诱导的氧化爆发、次级代谢物的积累^[2,5-10]。然后,细胞壁结构发生变化,微生物侵入引发次级变质,最终导致整个块根变质^[11-12]。其他薯类作物如马铃薯、甘薯薯块受到伤害后会产生一系列的应答反应,同时在细胞中形成木质素等次生代谢物,保留在细胞壁中修复细胞结构,重新形成保护屏障,减少水分散失和抵抗外界微生物侵染^[13]。而木薯块根在生物进化过程中,其伤口修复功能慢慢退化^[14-15]。因此推测,木薯块根不能及时修复细胞结构使伤口愈合,可能是木薯较其他薯类作物不耐贮存的原因之一;而关于通过细胞壁修复来延缓木薯 PPD 的研究还未见报道。细胞壁糖蛋白含有大量的 *N*-聚糖结构, α -甘露糖苷酶是真核生物对 *N*-聚糖进行修饰的关键酶,分为 I 类、II 类 α -甘露糖苷酶, I 类 α -甘露糖苷酶属于糖基水解酶 47 家族 (GH47), II 类 α -甘露糖苷酶属于糖基水解酶 38 家族 (GH38)^[16-17]。2 类酶均可通过水解 *N*-聚糖中的各种 α -甘露糖苷键,完成对 *N*-聚糖的修饰^[18-19]。 α -甘露糖苷酶对 *N*-聚糖的修饰直接影响细胞壁的组成,在桃果实中被证实可以通过改变细胞壁表面 *N*-聚糖结构来延缓果实的成熟与软化过程^[20]。研究表明随着植物果实的成熟与软化, α -甘露糖苷酶活性不断增强, α -甘露糖苷酶基因的表达也不断升高^[21-22]。目前对于植物中 α -甘露糖苷酶基因的相关研究在番茄^[21]、辣椒^[23]、芒果^[24]、草莓^[25]、甜瓜^[26]等物种中都有报道。Meli 等利用 RNAi 干扰技术抑制番茄中 II 类 α -甘露糖苷酶基因的表达,在转基因果实中 α -甘露糖苷酶活性、*N*-糖蛋白的降解、果实软化速率都受到了抑制,果实硬度提高了 2.5 倍,番茄货架期延长了 30 d,而超表达该基因的番茄果实软化时间提前,软化速率加快^[21]。前期在 Phytozome 木薯数据库中进行比对,分析到 5 个编码 I 类 α -甘露糖苷酶的基因,同时克隆并分析其表达模式^[27],在木薯中还存在 1 个编码 II 类 α -甘露糖苷酶的基因,但关于 α -甘露糖苷酶与木薯块根 PPD 发生的关系仍需进一步确定。

本研究将开展 α -甘露糖苷酶与木薯 PPD 发生之间的关系研究,对 6 个编码基因在食用木薯品种 SC9 完整薯块储存过程(0、1、3、5、7、9 d)中的表达及酶活性进行分析,结合 α -甘露糖苷酶抑制剂-

几夫碱处理块根切片,最终明确两者的关系,旨在为有效控制木薯块根 PPD 的发生提供新思路。

1 材料与方法

1.1 材料

木薯华南 9 号(SC9),来自中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所国家木薯种质资源圃,于种植后 10 个月选取完好的木薯块根进行试验。

1.2 方法

1.2.1 木薯块根 PPD 观察 10 个月收获其块根,将完整薯块置于 26 ℃ 培养箱储存 0、1、3、5、7、9 d,观察块根 PPD 情况并收集样品。块根采后切片(创伤)处理后喷施 20 $\mu\text{mol/L}$ 的 α -甘露糖苷酶抑制剂——几夫碱(Kif)后 0、12、24、36、48、72 h 观察 PPD 发生情况。

1.2.2 ELISA 检测 α -甘露糖苷酶活性 用纯化的植物 α -甘露糖苷酶抗体包被微孔板,依次加入 α -甘露糖苷酶,与辣根过氧化物酶(HRP)标记的 α -甘露糖苷酶抗体结合,彻底清洗后加入底物四甲基苜苯胺(TMB)进行显色,测定 450 nm 波长下的吸光度(*D* 值),利用标准曲线计算各样品中 α -甘露糖苷酶活性。

1.2.3 RNA 提取及反转录 将研钵、研磨棒和勺子在 300 ℃ 马弗炉中烘 6 h,将样品研磨后称取约 0.1 g 粉末,参照多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒(TIANGEN,DP441)提取总 RNA;反转录合成 cDNA 第 1 链参照反转录试剂盒 cDNA 第 1 链试剂盒(TRAN,AT311-03)。

1.2.4 引物设计和 RT-PCR 分析 合成 α -甘露糖苷酶基因的定量 PCR 引物,以 *MeActin* 为内参基因(表 1)。利用合成的 cDNA 稀释 5 倍为模板,用 HiScript[®] III RT SuperMix (Vazyme, R323-01)进行扩增。PCR 反应体系 10.0 μL :cDNA 1.0 μL ,上下游引物各 0.4 μL ,HiScript[®] III RT SuperMix 5.0 μL ,超纯水 3.2 μL 。采用 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 计算基因的相对表达量,每个样品测定 3 次。

1.2.5 数据统计分析 利用 Excel 2013 和 DPS v7.05 统计软件对数据进行分析,差异显著性标准采用 Duncan's 新复极差法。

2 结果与分析

2.1 SC9 块根 PPD 观察

取 SC9 完整薯块置于 26 ℃ 培养箱中,分别储

表 1 木薯 α -甘露糖苷酶基因的定量 PCR 引物

基因	正向引物(5'→3')	反向引物(5'→3')
<i>MeActin</i>	TGATGAGTCTGGTCCATCCA	CCTCCTACGACCCAATCTCA
<i>MeMNS1</i>	TTTTTCCTCGCAGAGACGCT	TCAGTGAAGTACCTCCTTTCC
<i>MeMNS3-1</i>	CTCTATGCGTGAGGGGCAAA	GTGAGGAATGCGCTGAGTGA
<i>MeMNS3-2</i>	GAAGGTGGGCTTGATGGGG	TTGGCTCCTCTGTAACCCGA
<i>MeMNS4</i>	TGGCTTCGGGTCCAGATAAC	TTAGGAGATTCTGTTGCTTGC
<i>MeMNS5</i>	GCTGAGAAATCCGCAACATGG	AGAGGCTTTAGCTCGTCTGTG
<i>MeGMII</i>	CAGTGTGCTGAAGCAGAGG	CCTACAATCTGAGCGGAGCC

存 0、1、3、5、7、9 d 取样观察,如图 1 所示。收获时木薯块根横切后呈淡黄色,块根水分含量充足有光泽,没有 PPD 现象;储存 5 d,块根出现轻微变质,横

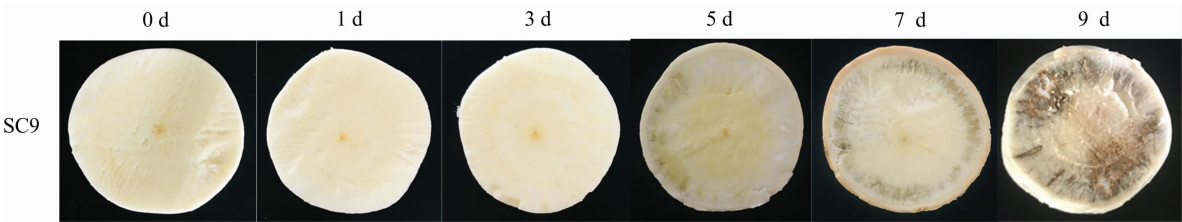


图 1 SC9 完整薯块储存不同时间后 PPD 观察

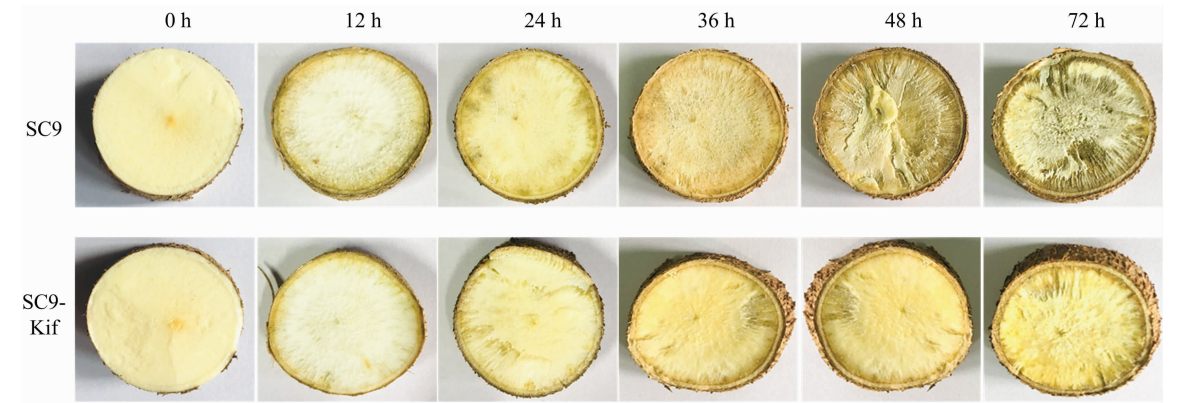


图 2 SC9 薯块切片喷施几夫碱后不同时间 PPD 观察

2.2 SC9 块根 PPD 发生过程中 α -甘露糖苷酶活性变化

利用植物 α -甘露糖苷酶的 ELISA 检测试剂盒测定 SC9 采后不同时间(0、1、3、5、7、9 d)块根中 α -甘露糖苷酶活性,结果如图 3 所示。结果显示随着采后时间的推移,木薯块根 PPD 程度加重, α -甘露糖苷酶活性也随之增高。在收获后 9 d,块根中 α -甘露糖苷酶活性达到最高 326.24 U/L。

2.3 SC9 块根 PPD 发生过程中 α -甘露糖苷酶基因表达变化

采用 RT-PCR 技术对上述时间点中 6 个编码 α -甘露糖苷酶基因的表达情况进行分析,结果如

切面外围出现了黑色斑块;储存 7 d,块根出现了较大面积变质,横切面内围也出现了 PPD 现象,面积约占横切面的 1/3;储存 9 d,块根整个横切面大部分出现 PPD 现象,块根出现裂缝。

取 SC9 完整薯块切片后喷施 20 $\mu\text{mol/L}$ α -甘露糖苷酶抑制剂——几夫碱,分别在喷施 0、12、24、36、48、72 h 后观察 PPD 发生情况。从图 2 可以发现,木薯切片 12 h 后周边开始出现轻微的 PPD 现象,横切面外围出现褐化,随后 PPD 现象逐渐加重,48 h 后切片大部分出现裂缝,PPD 现象严重。与对照相比,喷施抑制剂几夫碱后,明显延缓了木薯 PPD 现象,在喷施抑制剂 36 h 后才出现明显的 PPD 现象,且在 48 h 和 72 h 后,切片的变质面积明显小于对照。

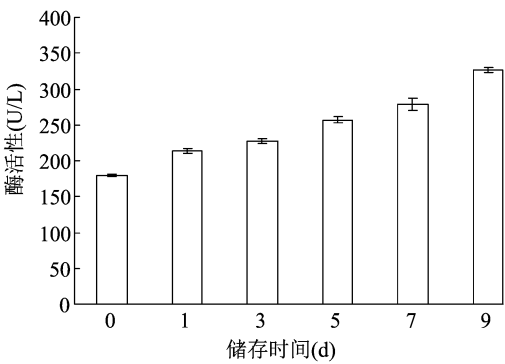


图 3 SC9 采后不同储存时间块根中 α -甘露糖苷酶活性变化

图 4 所示。随着木薯块根贮存时间的延长,PPD 程度的加深,*MeMNS1*、*MeMNS4*、*MeGMII* 的表达逐步增强,

采后 9 d SC9 块根中 *MeMNS1*、*MeMNS4*、*MeGMII* 的表达量分别达到对照的 1.62、1.89、28.05 倍。*MeMNS3-1*、*MeMNS5* 在木薯块根 PPD 发生过程中的表达呈先上升后下降再上升的趋势,而 *MeMNS3-2* 呈现先上升后下降的趋势。在木薯块根 PPD 发生过程中,6 个编码 α -甘露糖苷酶基因的表达均有不同程度变化,其中 *MeGMII* 表达变化最明显。因此我们推测, α -甘露糖苷酶参与块根 PPD 发生过程,其中 *MeGMII* 是参与此过程的关键基因。

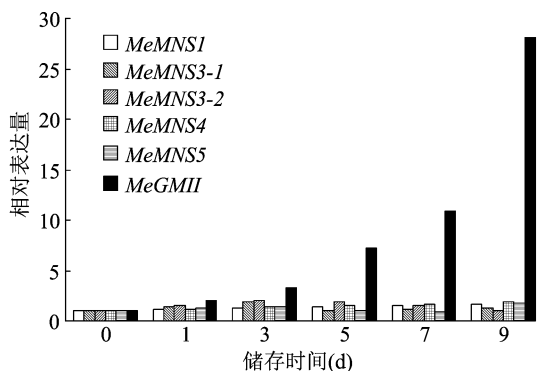


图4 SC9 采后不同储存时间块根中 α -甘露糖苷酶基因表达变化

3 讨论与结论

PPD 的发生涉及活性氧清除、细胞程序性死亡以及细胞壁修复、苯丙烷合成、淀粉降解、脂肪酸-氧化等途径^[28]。细胞壁是植物阻挡外界伤害的第 1 道屏障,植物细胞壁含有大量的糖蛋白,其结构的改变关系到果实的成熟与软化。研究表明,植物果实的成熟过程伴随着细胞壁糖蛋白的降解,在此过程中 α -甘露糖苷酶活性不断增强,基因表达也不断升高^[29-30]。本研究木薯块根 PPD 过程中, α -甘露糖苷酶活性不断增强,部分基因表达也不断升高,且通过喷施 α -甘露糖苷酶抑制剂——几夫碱,显著延缓了木薯 PPD 的发生,说明 α -甘露糖苷酶参与块根 PPD 的调控过程。Ghosh 等发现,抑制 α -甘露糖苷酶的表达可以延长辣椒的储藏时间^[23]。通过抑制番茄 GH38 家族基因的表达,番茄细胞壁细胞排列更加紧凑,储藏时间显著延长^[21]。 α -甘露糖苷酶对果实成熟及储藏产生影响,是由于其改变了细胞壁表面 N-聚糖结构,导致细胞壁结构变化,从而影响果实的生理状态^[31]。研究显示,木薯块根 PPD 的过程受到蛋白质 N-糖基化修饰调控^[27,32],关于 α -甘露糖苷酶与果实储藏的关系研究大多集中于 GH38 家族,对于 GH47 家族研究很少。在木薯块根 PPD 过程中发生显著变化的

α -甘露糖苷酶基因是 *MeGMII*。采后 9 d SC9 块根中 *MeGMII* 的表达量达到对照的 28.05 倍,推测 *MeGMII* 是参与此过程的关键基因,该基因属于 GH38 家族。其他 5 个属于 GH47 家族的基因在 PPD 过程中也发生了变化,*MeMNS1*、*MeMNS4* 的表达逐步增强,表明 GH47 家族基因与木薯 PPD 发生也存在一定关系,这与 An 等的研究结果^[27]一致。

由于木薯固有的易腐烂性,改进其储藏技术只能部分抑制块根 PPD 的发生,因此依靠传统育种和转基因培育耐 PPD 木薯是解决木薯 PPD 发生的有效方法^[33-34]。自然界中存在耐 PPD 的木薯种质,且通过杂交也可获得^[35]。过表达清除活性氧的代谢酶(线粒体交替氧化酶、过氧化氢酶、超氧化物歧化酶和谷胱甘肽过氧化物酶)或淬灭活性氧的物质(β -胡萝卜素)均可提高木薯块根的耐 PPD 能力^[2,36-38]。本研究结果推测 *MeGMII* 是参与木薯块根 PPD 过程的关键基因,目前已构建了 *MeGMII* 的过表达及 Crispr 载体,可通过遗传转化平台在基因水平上改良该基因,有望获得一系列耐 PPD 的株系,从而减少因木薯 PPD 带来的经济损失。

20 $\mu\text{mol/L}$ 几夫碱喷施木薯块根切片可明显延缓 PPD 现象的发生。随着 PPD 程度的加重, α -甘露糖苷酶活性逐渐增高,*MeMNS1*、*MeMNS4*、*MeGMII* 的表达逐步增强,且 *MeGMII* 的表达变化最明显。 α -甘露糖苷酶参与木薯块根 PPD 发生的过程,且 α -甘露糖苷酶活性与 PPD 的程度呈正相关,其中 *MeGMII* 可能是参与此过程的关键基因。

参考文献:

- [1] 马秋香,许佳,乔爱民,等. 木薯储藏根采后生理性变质研究进展[J]. 热带亚热带植物学报,2009,17(3):309-314.
- [2] Djabou A S M, Carvalho L J C B, Li Q X, et al. Cassava postharvest physiological deterioration: a complex phenomenon involving calcium signaling, reactive oxygen species and programmed cell death[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(4):91.
- [3] 张鹏,安冬,马秋香,等. 木薯分子育种中若干基本科学问题的思考与研究进展[J]. 中国科学(生命科学),2013,43(12):1082-1089.
- [4] Djabou A S M, Qin Y L, Thaddee B, et al. Effects of calcium and magnesium fertilization on antioxidant activities during cassava postharvest physiological deterioration[J]. Crop Science, 2018, 58(3):1385-1392.
- [5] Qin Y L, Djabou A S M, An F F, et al. Proteomic analysis of injured storage roots in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) under postharvest physiological deterioration[J]. PLoS One, 2017, 12(3):e0174238.
- [6] 秦于玲. 木薯贮藏根采后生理腐烂的蛋白质组和转录组分析

- [D]. 广州:华南师范大学,2017.
- [7] Uarrota V G, Maraschin M. Metabolomic, enzymatic, and histochemical analyzes of cassava roots during postharvest physiological deterioration[J]. BMC Research Notes, 2015, 8: 648.
- [8] Hu W, Kong H, Guo Y L, et al. Comparative physiological and transcriptomic analyses reveal the actions of melatonin in the delay of postharvest physiological deterioration of cassava[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 736.
- [9] Ma Q X, Zhang T, Zhang P, et al. Melatonin attenuates postharvest physiological deterioration of cassava storage roots[J]. Journal of Pineal Research, 2016, 60(4): 424–434.
- [10] Uarrota V G, Moresco R, Schmidt E C, et al. The role of ascorbate peroxidase, guaiacol peroxidase, and polysaccharides in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) roots under postharvest physiological deterioration[J]. Food Chemistry, 2016, 197: 737–746.
- [11] Morante N, Sánchez T, Ceballos H, et al. Tolerance to postharvest physiological deterioration in cassava roots[J]. Crop Science, 2010, 50(4): 1333–1338.
- [12] Salcedo A. Insights into the physiological, biochemical and molecular basis of postharvest deterioration in cassava (*Manihot esculenta*) roots[J]. American Journal of Experimental Agriculture, 2011, 1(4): 414–431.
- [13] Neubauer J D, Lulai E C, Thompson A L, et al. Wounding coordinately induces cell wall protein, cell cycle and pectin methyl esterase genes involved in tuber closing layer and wound periderm development[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(6): 586–595.
- [14] Beeching J R, Reilly K, Gómezvázquez R, et al. Post-harvest physiological deterioration of cassava [D]. Bath: University of Bath, 2002.
- [15] Owiti J, Grossmann J, Gehrig P, et al. iTRAQ-based analysis of changes in the cassava root proteome reveals pathways associated with post-harvest physiological deterioration[J]. The Plant Journal, 2011, 67(1): 145–156.
- [16] 王 铎, 孙春玉, 陈 静, 等. 真核生物 α -甘露糖苷酶生物信息学分析[J]. 生命科学研究, 2018, 22(3): 173–183.
- [17] 王姗姗, 徐向军, 路 浩, 等. α -甘露糖苷酶研究进展[J]. 动物医学进展, 2012, 33(1): 92–97.
- [18] Park J K. Purification and characterisation of a novel alkalophilic α -D-mannosidase from *Pseudomonas fluorescens*[J]. Biocontrol Science and Technology, 2013, 23(11): 1324–1335.
- [19] Strasser R, Schoberer J, Jin C S, et al. Molecular cloning and characterization of *Arabidopsis thaliana* Golgi α -mannosidase II, a key enzyme in the formation of complex N-glycans in plants[J]. The Plant Journal, 2006, 45(5): 789–803.
- [20] 罗 川, 曹丽军, 赵彩平, 等. 耐贮性不同桃果实采后软化过程中 α -甘露糖苷酶活性变化[J]. 西北农业学报, 2013, 22(10): 116–119.
- [21] Meli V S, Ghosh S, Prabha T N, et al. Enhancement of fruit shelf life by suppressing N-glycan processing enzymes[J]. PNAS, 2010, 107(6): 2413–2418.
- [22] Jagadeesh B H, Prabha T N, Srinivasan K. Activities of β -hexosaminidase and α -mannosidase during development and ripening of bell Capsicum (*Capsicum annuum* var. *variata*) [J]. Plant Science, 2004, 167(6): 1263–1271.
- [23] Ghosh S, Meli V S, Kumar A, et al. The N-glycan processing enzymes α -mannosidase and β -D-N-acetylhexosaminidase are involved in ripening-associated softening in the non-climacteric fruits of Capsicum[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(2): 571–582.
- [24] Yashoda H M, Prabha T N, Tharanathan R N. Mango ripening – Role of carbohydrases in tissue softening[J]. Food Chemistry, 2007, 102(3): 691–698.
- [25] 薛炳烨, 毛志泉, 束怀瑞. 草莓果实发育成熟过程中糖苷酶和纤维素酶活性及细胞壁组成变化[J]. 植物生理与分子生物学报, 2006, 32(3): 363–368.
- [26] 党维鑫. 转 α -甘露糖苷酶基因超表达、干扰载体甜瓜株系的生理生化分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2015.
- [27] An F F, Baker M R, Qin Y L, et al. Relevance of class I α -mannosidases to cassava postharvest physiological deterioration[J]. ACS Omega, 2019, 4(5): 8739–8746.
- [28] Zainuddin I M, Fathoni A, Sudarmonowati E, et al. Cassava post-harvest physiological deterioration: from triggers to symptoms[J]. Postharvest Biology and Technology, 2018, 142: 115–123.
- [29] 黄志明, 林素英, 傅明连, 等. 枇杷果实发育过程中果肉质地与胞壁酶活性的变化[J]. 热带作物学报, 2012, 33(1): 24–29.
- [30] 罗 川, 曹丽军, 赵彩平, 等. 桃沙红果实 α -甘露糖苷酶基因 (α -man) 克隆及其在软化过程中的表达分析[J]. 农业生物技术学报, 2013, 21(9): 1060–1067.
- [31] 王 铎, 张美萍, 王 义. α -甘露糖苷酶的研究进展[J]. 生命科学, 2018, 30(6): 652–658.
- [32] 安飞飞, 崔梦佳, 杨 龙, 等. 木薯 *MeGal1* 基因克隆、在采后生理腐烂过程中表达分析及载体构建[J]. 福建农林大学学报 (自然科学版), 2021, 50(2): 244–249.
- [33] 陈松笔, 安飞飞, 张振文, 等. 木薯综合育种理论探讨[J]. 生命科学, 2016, 28(7): 807–816.
- [34] 赵平娟, 孙海彦, 黎娟华, 等. 木薯采后生理性变质的研究进展[J]. 热带农业科学, 2013, 33(1): 35–41.
- [35] Ceballos H, Iglesias C A, Pérez J C, et al. Cassava breeding: opportunities and challenges[J]. Plant Molecular Biology, 2004, 56(4): 503–516.
- [36] Xu J, Duan X G, Yang J, et al. Enhanced reactive oxygen species scavenging by overproduction of superoxide dismutase and catalase delays postharvest physiological deterioration of cassava storage roots[J]. Plant Physiology, 2013, 161(3): 1517–1528.
- [37] Vanderschuren H, Nyaboga E, Poon J S, et al. Large-scale proteomics of the cassava storage root and identification of a target gene to reduce postharvest deterioration[J]. The Plant Cell, 2014, 26(5): 1913–1924.
- [38] Beyene G, Solomon F R, Chauhan R D, et al. Provitamin A biofortification of cassava enhances shelf life but reduces dry matter content of storage roots due to altered carbon partitioning into starch[J]. Plant Biotechnology Journal, 2018, 16(6): 1186–1200.