

马铃薯维生素代谢研究应用进展

孙卉, 张春义, 姜凌*

中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081

摘要: 越来越多的人们逐渐意识到饮食与健康之间的紧密联系, 粮食“量”与“质”协调发展的矛盾也开始凸显。马铃薯是全球第四大粮食作物, 我国正在推进的“健康中国”建设和马铃薯主粮化战略给马铃薯育种和食品加工带来了更多的挑战和机遇。与其他粮食作物相比, 马铃薯中维生素含量是最全面的, 但市场上尚缺乏“量”与“质”俱佳的马铃薯品种和产品, 因此这一领域存在着巨大的研究潜力。着重介绍了马铃薯维生素代谢研究的最新进展, 探讨了在马铃薯营养代谢改良中的应用前景, 以期以健康为导向的营养强化研究做好技术储备, 满足多样化的市场需求。

关键词: 马铃薯; 维生素; 代谢调控; 营养强化

DOI:10.19586/j.2095-2341.2020.0048

Progress in the Application of Vitamin Metabolism in Potato (*Solanum tuberosum*)

SUN Hui, ZHANG Chunyi, JIANG Ling*

Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: More and more people realize the importance of the relationship between the diet and the health, the contradiction between “quantities” and “quality” of food has become more prominent. Potato is the fourth most important crop in the world, the construction of “Healthy China” and the strategy of potato staple food have brought more challenges and opportunities to potato breeding and food processing. Potato is rich in the comprehensive nutritional value, especially vitamins, compared with other crops, but there is still a lack of potato varieties and products with good quality and quantity in the market. This review focused on the latest research progress of plant vitamin metabolism, and the prospect and application value of the nutritional improvement in potato. These technical reserves for consumer oriented intensive nutrition will help understanding how to meet consumer preferences and the market demand.

Key words: potato; vitamin; metabolism regulation; biofortification

马铃薯(*Solanum tuberosum*)是茄科茄属一年生草本块茎植物, 是全球第四大重要的粮食作物, 17 世纪作为欧洲重要粮食作物被引入我国。近年来, 我国马铃薯产业持续稳定发展, 产量约占世界的四分之一左右, 是马铃薯生产和消费的第一大国。预计未来 20 年, 我国需要满足粮食增量的需求中有 50% 将来自马铃薯^[1]。我国正在推进的“健康中国”建设和马铃薯主粮化战略对调整我国种植结构、改善居民的膳食营养结构和保障国家粮食安全具有重要意义^[2]。马铃薯耐旱, 生

产节水、节地、节肥、省药效果好, 单位水资源的产出率和单位面积的产量都很高, 马铃薯从海平面到海拔 4 700 m 均可种植, 更适宜在水资源短缺的西北、地下水严重超采的华北和冬闲田地资源丰富的南方等地区种植^[3]。马铃薯用途广泛, 除了传统淀粉加工, 还可以加工为馒头、面条等主食产品, 块茎还可以切碎后加入青贮饲料, 茎秆发酵后也可以被用作动物饲料。马铃薯淀粉及其衍生品还可广泛应用于纺织、医药、饲料等行业^[4]。

马铃薯是重要的粮食、蔬菜、饲料兼用型作

收稿日期: 2020-04-21; 接受日期: 2020-06-09

基金项目: 国家成都农业科技中心地方财政专项(NASC2020AT03); 国家自然科学基金项目(31870283)。

联系方式: 孙卉 E-mail: sunhui@caas.cn; * 通信作者 姜凌 E-mail: jiangling@caas.cn

物,脂肪含量低,易被人体消化吸收,有助于清理肠道、预防消化系统病变。马铃薯含有人体必需的碳水化合物、蛋白质、氨基酸、膳食纤维、矿物质等七大类营养物质,营养丰富全面。同时,与其他粮食作物相比,马铃薯中维生素含量也最全面^[5-6]。马铃薯中含有所有水溶性维生素、脂溶性的维生素 E,还有小麦和精米中未检测到的类胡萝卜素(维生素 A 原)^[5]。

虽然马铃薯种质资源具有巨大的遗传多样性,但国际马铃薯中心估计,现代品种中只利用了不到 1% 的遗传多样性^[6],特别是维生素在生物体内的合成、降解和重新再利用的生物化学过程研究在马铃薯中开展得还不充分,如何利用野生资源中丰富的营养增强马铃薯的品质非常值得人们探究;同时,马铃薯作为维生素含量较全面的主粮作物,其维生素代谢研究、应用现状和未来营养强化的策略也值得探讨。本文对马铃薯维生素代谢研究应用进展进行了综述,以期马铃薯维生素营养强化研究提供参考。

1 马铃薯维生素 A 代谢研究进展

维生素 A 是一系列脂溶性类视黄醛衍生物的统称,包括视黄酯、视黄醇、视黄醛和视黄酸等,在细胞分化、免疫功能、视觉感受等多个生理过程中发挥重要作用^[7]。维生素 A 缺乏会引起夜盲症、干眼症、角质软化等眼部疾病,全世界缺乏的人口高达 5.6 亿,多发于学龄前儿童和孕妇^[8]。类胡萝卜素是一种光合营养、抗氧化、亲油性的化合物。植物中的类胡萝卜素是维生素 A 的合成前体,又称维生素 A 原。异戊烯二磷酸和甲烯丙基焦磷酸作为类胡萝卜素合成的起始化合物,经代谢缩合形成八氢番茄红素,再通过一系列反应生成 α -、 β -、 γ -和 δ -胡萝卜素。植物体内的 β -胡萝卜素、 α -胡萝卜素和 β -隐黄质具有维生素 A 原活性,都属于类胡萝卜素,在人体代谢后可转化为视黄醇^[9]。

马铃薯中类胡萝卜素含量为 12 ~ 30 $\text{mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$ FW^[10]。与其他主粮作物相比,类胡萝卜素含量与小麦和大麦含量在一个水平,高于水稻、谷子和高粱中的含量^[11]。马铃薯中最丰富的类胡萝卜素是叶黄素和玉米黄质,其次为紫黄质和新黄质,含量较低的是 β -胡萝卜素和 β -隐黄

质^[12]。目前马铃薯中维生素 A 原的营养强化主要依赖转基因技术,涉及到的基因主要有三类:①八氢番茄红素合成酶(phytoene synthase, PSY)基因。八氢番茄红素合成酶基因是类胡萝卜素生物强化最常用的基因。该基因负责产生全反式番茄红素,是类胡萝卜素生物合成途径中的限速步骤,它在植物中的过表达可以增强植物烯的合成,使得马铃薯中类胡萝卜素含量增加 20 倍^[13-14]。②番茄红素 β -环化酶(lycopene beta cyclase, LYCB)和 β -胡萝卜素羟化酶(β -carotene hydroxylase, HYDB)。这两个酶是类胡萝卜素生物合成途径 β 分支中的两种关键酶,将这两类酶的编码基因沉默,也可以促进马铃薯类胡萝卜素的生物合成,叶黄素的含量也伴随着增加^[15]。③橙色(orange, OR)基因。橙色基因编码的 OR 蛋白与 PSY 相互作用,从类胡萝卜素生物合成的翻译后水平上增加类胡萝卜素稳定性和活性^[16],过表达 OR 基因转基因马铃薯块茎中, β -胡萝卜素明显增加,而且耐储存^[17]。

2 马铃薯 B 族维生素代谢研究进展

马铃薯中的 B 族维生素都是水溶性维生素,包括维生素 B1(硫胺素类化合物)、维生素 B2(核黄素类化合物)、维生素 B3(烟酸)、维生素 B5(泛素)、维生素 B6(吡哆醛、吡哆醇、吡哆胺及其磷酸化的衍生物)、维生素 B7(生物素)和维生素 B9(叶酸)。相比其他主粮作物,马铃薯含有的 B 族维生素最全面,且含量适中。

2.1 马铃薯维生素 B1 代谢

维生素 B1 在植物中主要以硫胺焦磷酸酯的形式存在。它在植物的叶绿体中分别独立合成嘧啶和噻唑两个部分,然后聚合形成硫胺,硫胺经磷酸酯化后形成硫胺素焦磷酸。拟南芥中过表达磷酸甲基嘧啶合成酶(phosphomethylpyrimidine synthase, THIC)基因能使拟南芥维生素 B1 含量略有增加,但是否能在作物中大量提高硫胺素类化合物的含量还未知^[18]。马铃薯块茎中维生素 B1 含量为 0.06 ~ 0.23 $\text{mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$ FW,大多数马铃薯的硫胺素含量为 0.12 ~ 0.16 $\text{mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$ FW^[19]。其含量具有中等程度的遗传力,培育高维生素 B1 含量的品种已成为马铃薯分子育种的目标之一^[20]。

2.2 马铃薯维生素 B5 代谢

β -丙氨酸是维生素 B5 生物合成途径中的一个重要组成部分,是植物中唯一的天然 β 型氨基酸^[21]。目前,已有研究在马铃薯中已经获得了 β -丙氨酸的 QTL 位点,为后续的候选基因研究的开展打下了基础^[22]。

2.3 马铃薯维生素 B6 代谢

维生素 B6 中磷酸吡哆醛是主要的有效形式。动植物中维生素 B6 的合成途径有两条:依赖脱氧木酮糖磷酸途径和不依赖脱氧木酮糖磷酸途径^[23-24]。目前比较成功的案例是在木薯中过表达吡哆醛磷酸合成酶 (pyridoxal phosphate synthase, PDX) 基因,发现在木薯块茎中维生素 B6 含量可以提高 1.9~5.8 倍^[25]。在每 100 克鲜重的马铃薯块茎中,吡哆醛含量的变异幅度约为 2 倍^[26],在马铃薯中过表达 PDX 的编码基因,总维生素 B6 含量不到对照的 1.5 倍,但是其块茎的抗非生物逆境能力增强^[24]。低温贮藏还可以使马铃薯块茎中的维生素 B6 增加,幅度在 5%~24% 之间^[27]。

2.4 马铃薯维生素 B7 代谢

维生素 B7 又名生物素,是从肝脏中提纯的可以预防动物皮肤损伤的化合物,它在植物中以庚二酰辅酶 A 和丙氨酸为底物形成,与其他酶结合参与体内二氧化碳的固定和羧化过程。在拟南芥、马铃薯和豌豆中研究发现,生物素合成最后一步反应的生物素合酶 (biotin synthase, BIO2) 蛋白只在线粒体中积累, BIO2 蛋白失活后导致胚胎发育停滞,但是否调控维生素 B7 含量还值得进一步研究^[28]。

2.5 马铃薯维生素 B9 代谢

维生素 B9 包括四氢叶酸及其衍生物,是参与 C1 转移反应的重要辅酶,在嘌呤、胸苷酸、DNA、氨基酸和蛋白质的生物合成以及甲基循环中发挥重要作用。叶酸的结构分为蝶啶环、对氨基苯甲酸环和谷氨酸尾,多尾形式的叶酸是主要活性分子。植物叶酸合成的底物包括分支酸和三磷酸鸟苷酸,它们通过一系列反应在细胞质中生成羟甲基二氢新蝶呤和在质体合成对氨基苯甲酸,后两者在线粒体中逐步合成二氢蝶呤、二氢叶酸和四氢叶酸,最后形成含有多个谷氨酸的各类叶酸衍生物^[29]。马铃薯在欧洲是膳食中的重要

叶酸供体,例如在尼德兰人和挪威人的膳食中马铃薯提供了 7%~12% 的叶酸摄入量^[6],增加马铃薯的摄入可以降低血清中低叶酸浓度的风险^[30]。在栽培的马铃薯品种中,块茎叶酸含量有 3 倍的变异幅度,有的野生马铃薯品种块茎的叶酸含量较高,可以达 $115 \mu\text{g} \cdot 100\text{g}^{-1} \text{FW}$ ^[19,31-32]。研究者使用构建的土豆杂交群体发现了 42 个重要的单核苷酸多态性,分别落在马铃薯 2 号、4 号和 6 号染色体上的 18 个基因上,同时了解到马铃薯中谷氨酰水解酶 (glutamyl hydrolase, GGH1) 基因的高转录水平一般对应高的叶酸含量,于是这些基因信息可以用于高叶酸马铃薯品种选育的标记辅助选择^[33-34]。科学家一直致力于提高马铃薯可食部分的叶酸含量,目前比较成功的转基因策略是使用块茎特异启动子,同时过表达鸟苷酸环化水解酶 (GTP cyclohydrolase I, GTPCH I) 基因、氨基脱氧分支酸合成酶 (4-aminodeoxychorismate synthase, ADCS) 基因和多聚谷氨酸合成酶 (folypolyglutamate synthetase, FPGS) 基因,块茎叶酸含量是对照的 12 倍,高达 $1\,925 \mu\text{g} \cdot 100\text{g}^{-1} \text{DW}$,而且更加耐储存^[35]。研究还发现马铃薯在低温贮藏的过程中,叶酸含量会明显增加,有的基因型在储存过程中叶酸含量会增加 2 倍以上^[27]。因此可以通过选择马铃薯优质背景的遗传材料、增加低温贮藏步骤、尽量食用幼嫩块茎等方法,增加马铃薯块茎中的叶酸含量。消费者可以通过每天食用 150 g 马铃薯达到建议每日摄入叶酸的 40%~48%,保障每天充足的天然叶酸摄取^[36]。

3 马铃薯维生素 C 代谢研究进展

维生素 C 又名抗坏血酸,是高效的抗氧化剂,在生物体内参与清除自由基和防止氧化应激等反应。维生素 C 缺乏容易导致贫血和坏血症等其他症状。其合成途径有 4 条:L-半乳糖途径、L-古洛糖途径、糖醛酸途径和肌醇途径。在植物中以 L-半乳糖途径为主,其余几种途径在动植物中都存在。此外维生素 C 还存在循环再利用途径^[37]。一般情况下,在新鲜马铃薯块茎中,维生素 C 含量在 $10 \sim 80 \text{g} \cdot 100\text{g}^{-1}$,而在谷类作物的干籽粒(大麦、玉米、谷子、大米和小麦)中几乎检测不到维生素 C^[10,38]。

马铃薯块茎可以合成维生素 C,也可以积累

从茎和叶片运输过来的维生素 C^[39]。其含量根据种植的地区和气候会发生明显的变化,栽培管理措施可以增加作物中维生素 C 的含量,而高的氮肥施用率会导致马铃薯中维生素 C 含量的减少。在贮藏后马铃薯维生素 C 的损失会更快^[40],长时间低温贮藏可以使马铃薯块茎中的维生素 C 含量降低幅度高达 50%^[27],因此如何提高储藏后马铃薯的维生素 C 含量也是育种目标之一^[41]。马铃薯块茎的维生素 C 含量还取决于内瓢的颜色和烹调方式,内瓢颜色越黄,维生素 C 含量越高。微波炉烹调比蒸煮烹饪中维生素 C 损失大^[42-43]。在马铃薯中过表达 DHAR 基因可以使植物的叶片、籽粒和块茎中的维生素 C 含量明显增加^[44]。草莓半乳糖醛酸还原酶 (galacturonate reductase, GalUR) 基因在马铃薯中的过表达可以增强非生物胁迫耐受,使维生素 C 含量增加 2 倍左右^[45]。过表达小鼠的古洛糖酸内酯氧化酶 (glucuronolactone oxidase) 基因可以使块茎中维生素 C 含量增加 141%^[46]。马铃薯中表达编码半乳糖磷酸化酶 (galactose phosphorylase) 基因也可以使块茎中维生素 C 含量增加^[47]。

4 马铃薯维生素 E 代谢研究进展

维生素 E 是一种脂溶性维生素,包括生育酚和三烯生育酚。人体维生素 E 缺乏可以导致生殖系统相关疾病^[48]。生育三烯醇是大多数单子叶植物和数量有限的双子叶植物种子中维生素 E 的主要形式, α -生育酚对人体来说活性最高。因此,维生素 E 生物强化的目的是增加维生素 E 的含量,并将所有其他类型的维生素 E 转化为 α -生育酚^[49]。

在马铃薯中 RNAi 干扰生育酚环化酶 (tocopheral cyclase, TC) 基因会导致生育酚的含量明显降低,进一步降低维管束胼胝质沉积和蔗糖在体内的过度积累^[50]。在马铃薯中分别过表达拟南芥编码对羟基苯丙酮酸双加氧酶 (*p*-Hydroxyphenylpyruvate dioxygenase, HPPD) 基因或尿黑酸叶绿醇转移酶 (homogentisate phytyltransferase, HPT) 基因,都不影响马铃薯块茎中的生育酚组成^[51]。目前,尚无通过转基因方法来增加马铃薯块茎维生素 E 的含量的相关研究。

在植物维生素代谢的研究中,全基因组关联

分析 (genome-wide association studies, GWAS) 和数量遗传性状分析 (quantitative trait locus, QTL) 也是获得调控维生素含量关键基因或者天然等位基因变异的优选手段。目前这部分工作主要在玉米的维生素代谢中开展,已经确定了多个调控维生素 A 原 (玉米)、叶酸 (玉米) 和维生素 E (番茄) 含量的基因/单核苷酸多态性/QTL 位点^[52-54]。但这些分析技术中在马铃薯中尚无研究报道。如果利用这些分析技术能获得调控维生素含量的关键基因,同时筛选出具有优良等位自然变异的马铃薯品系作为供体亲本,就可以加速培育维生素营养强化的马铃薯新品种,以满足消费者的营养偏好。

5 展望

从目前已知的马铃薯维生素代谢研究中,可以了解到马铃薯中的维生素代谢途径还不完整,明确各类维生素代谢途径中的瓶颈有助于完善马铃薯营养强化的发展策略。目前在马铃薯维生素代谢领域有两个亟待解决的科学问题。第一,其块茎的特殊性导致马铃薯维生素代谢有其独特性,需要研发出不同于水稻、玉米和小麦等籽粒中维生素含量调控的营养强化策略^[24,35]。同时利用我国丰富的马铃薯资源进行的 GWAS 和 QTL 分析将有助于优良等位变异的鉴定。第二,马铃薯中维生素代谢与产量性状是否关联是一个亟需开展的研究工作。例如,番茄中 PSY 的过表达增加了番茄红素、 β -胡萝卜素和玉米黄质含量,但减少了赤霉素含量,从而导致植物矮化^[55]。叶酸强化的水稻材料对水稻籽粒的其他代谢基因在转录水平上有一定影响^[56]。只有明确维生素代谢与产量性状的相关性,马铃薯中的维生素营养强化才可能做到“量”与“质”的协同增效。

目前我国马铃薯铁锌生物强化的研究可以称为马铃薯维生素营养强化的先锋。2013 年甘肃省启动了马铃薯铁锌生物强化项目,以开展甘肃省马铃薯主产区土壤铁锌含量分析、筛选测定马铃薯主推品种的铁锌含量,结合微量元素施肥等栽培措施,提高块茎中的铁锌含量,改善营养品质,使高营养和高效益成为今后马铃薯主要的研究方向^[57]。2020 年 4 月 19 日,联合国粮食计划署甘肃省富锌马铃薯品质提升小农户试点项目启

动,通过帮助小农户和贫困户选择富锌马铃薯品种、提高种植技术和改善农户马铃薯的储藏条件,提高高产富锌马铃薯的生产比例,调整当地居民的膳食结构,从而改善贫困地区人口的锌缺乏和营养不足的现状,实现精准营养减贫,改善提升项目地区的粮食安全水平和营养水平,促进农业的可持续发展^[58]。

我国目前还比较缺乏高维生素营养附加值的马铃薯种质资源,还未开展现有优质马铃薯品种的维生素营养强化工作。未来通过国内外协同合作,从膳食需求和营养角度推动我国马铃薯营养强化育种工作的发展将成为趋势。今后马铃薯产业不仅要依赖于以消费者为导向的特性,为大众提供“量”与“质”俱佳的马铃薯品种和产品,更要从供给侧入手,在提升马铃薯产量的同时,提升维生素等营养素的品质,开发高营养附加值的马铃薯种质资源,优化种植结构,增加农户经济收入、发挥马铃薯产业带来的社会效益、经济效益、生态效益和营养效益。改善地区营养状况和促进农业可持续发展的多重效益,保障国家粮食安全。

参 考 文 献

- [1] 胡祥修. 为什么是马铃薯[EB/OL]. (2012-07-24) [2020-07-15]. http://jiuban.moa.gov.cn/fwllm/qgxxlb/hubei/201207/t20120724_2800400.htm.
- [2] 王建雄,王志虹,张姝鑫,等.马铃薯主食化现状及发展对策[J].山西农业科学,2019,47(9):1667-1669.
- [3] 余欣荣.以科技创新引领马铃薯主粮化发展[J].农村工作通讯,2015,2:8-10.
- [4] 赵祉强,李晓龙.浅议马铃薯的营养价值与功效[J].中国果蔬,2019,39(1):45-47.
- [5] ROBERTSON T M, ALZAABI A Z. Starchy carbohydrates in a healthy diet: the role of the humble potato [J/OL]. *Nutrients*, 2018, 10: 1764 [2020-07-01]. <http://dx.doi.org/10.3390/nu10111764>.
- [6] NAVARRE D A, BROWN C R. Potato vitamins, minerals and phytonutrients from a plant biology perspective [J]. *Am. J. Potato Res.*, 2019, 96:111-126.
- [7] BAI C, CAPELL T, BERMAN J, *et al.*. Bottlenecks in carotenoid biosynthesis and accumulation in rice endosperm are influenced by the precursor-product balance [J]. *Plant Biotechnol. J.*, 2016, 14(1):195-205.
- [8] SOMMER A. Vitamin A deficiency, child health, and survival [J]. *Nutrition*, 1997, 13(5):484-485.
- [9] HARRISON E H. Mechanisms of digestion and absorption of dietary vitamin A [J]. *Ann. Rev. Nutr.*, 2005, 25: 87-103.
- [10] VALCARCE J, REILLY K, GAFFNEY M, *et al.*. Levels of potential bioactive compounds including carotenoids, vitamin C and phenolic compounds, and expression of their cognate biosynthetic genes vary significantly in different varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) grown under uniform cultural conditions [J]. *J. Sci. Food Agric.*, 2016, 96: 1018-1026.
- [11] PAZNOCHT L, KOTIKOVA Z, SULC M, *et al.*. Free and esterified carotenoids in pigmented wheat, tritordeum and barley grains [J]. *Food Chem.*, 2018, 240:670-678.
- [12] Liu R H. Health-promoting components of fruits and vegetables in the diet [J]. *Ame. Soc. Nutr.*, 2013, 4: 384S-392S.
- [13] DIRETTO G, WELSCH R, RAFFAELA T, *et al.*. Silencing of beta-carotene hydroxylase increases total carotenoid and beta-carotene levels in potato tubers [J]. *BMC Plant Biol.*, 2007, 7: 11 [2020-07-01]. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-7-11>.
- [14] DUCREUX L J, MORRIS W L, HESLEY P E, *et al.*. Metabolic engineering of high carotenoid potato tubers containing enhanced levels of beta-carotene and lutein [J]. *J. Exp. Bot.*, 2005, 56: 81-89.
- [15] VAN ECK J, CONLIN B, GARVIN D F, *et al.*. Enhancing beta-carotene content in potato by RNAi-mediated silencing of the betacarotene hydroxylase gene [J]. *Am. J. Potato Res.*, 2007, 84:331-342.
- [16] ZHOU X, WELSCH R, YONG Y, *et al.*. *Arabidopsis* OR proteins are the major posttranscriptional regulators of phytoene synthase in controlling carotenoid biosynthesis [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2015, 112: 3558-3563.
- [17] ALEX B L, JOYCE V E, BRIAN J C, *et al.*. Effect of the cauliflower or transgene on carotenoid accumulation and chromoplast formation in transgenic potato tubers [J]. *J. Exp. Bot.*, 2008, 59: 213-223.
- [18] POURCEL L, MOULIN M, FITZPATRICK T B. Examining strategies to facilitate vitamin B₁ biofortification of plants by genetic engineering [J]. *Front. Plant Sci.*, 2013, 4: 160 [2020-07-15]. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2013.00160/full>.
- [19] GOYER A, SWEET K. Genetic diversity of thiamin and folate in primitive cultivated and wild potato (*Solanum*) species [J]. *J. Agric. Food Chem.*, 2011, 59: 13072-13080.
- [20] GOYER A, HAYNES K G. Vitamin B₁ content in potato: effect of genotype, tuber enlargement, and storage, and estimation of stability and broad-sense heritability [J]. *Am. J. Potato Res.*, 2011, 88: 374-385.
- [21] CHAKAUYA E, COXON K M, WHITNEY H M, *et al.*. Pantothenate biosynthesis in higher plants: advances and challenges [J]. *Physiol. Plant.*, 2006, 126: 319-329.
- [22] DUCREUX L J, MORRIS W L, HEDLEY P E, *et al.*. Untargeted metabolic quantitative trait loci analyses reveal a relationship between primary metabolism and potato tuber quality [J]. *Plant Physiol.*, 2012, 158: 1306-1318.
- [23] JAN E L, SONIA O, AGNIESZKA S, *et al.*. Complex assembly and metabolic profiling of *Arabidopsis thaliana* plants overexpressing vitamin B₆ biosynthesis proteins [J]. *Mol. Plant*, 2020, 3: 890-903.

- [24] BAGRI D S, UPADHYAYA D C, KUMAR A, *et al.*. Overexpression of *PDX-II* gene in potato (*Solanum tuberosum* L.) leads to the enhanced accumulation of vitamin B6 in tuber tissues and tolerance to abiotic stresses [J]. *Plant Sci.*, 2018, 272: 267–275.
- [25] LI K, MOULIN M, MANGEL N, *et al.*. Increased bioavailable vitamin B6 in field-grown transgenic cassava for dietary sufficiency [J]. *Nat. Biotechnol.*, 2015, 33: 1029–1032.
- [26] SUTTON M, CHEN L, CHRISTINA K, *et al.*. Genotype-specific changes in vitamin B6 content and the PDX family in potato [J/OL]. *BioMed. Res. Int.*, 2013, 2013: 389723 [2020–07–01]. <https://doi.org/10.1155/2013/389723>.
- [27] GOYER A, PICARD M, HELLMANN H, *et al.*. Effect of low-temperature storage on the content of folate, vitamin B6, ascorbic acid, chlorogenic acid, tyrosine, and phenylalanine in potatoes [J]. *J. Sci. Food Agric.*, 2019, 99: 4842–4848.
- [28] PICCIOCCHI A, DOUCE R, CLAUDE A, *et al.*. Biochemical characterization of the *Arabidopsis* biotin synthase reaction. The importance of mitochondria in biotin synthesis [J]. *Plant Physiol.*, 2001, 127: 1224–1233.
- [29] BLANCQUAERT D, STOROZHENKO S, LOIZEAU K, *et al.*. Folates and folic acid: from fundamental research toward sustainable health [J]. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 2010, 29: 14–35.
- [30] HATZIS C M, BERTSIAS G K, MANOLIS L, *et al.*. Dietary and other lifestyle correlates of serum folate concentrations in a healthy adult population in Crete, Greece: A crosssectional study [J/OL]. *Nutr. J.*, 2006, 5: 5 [2020–07–02]. <https://doi.org/10.1186/1475-2891-5-5>.
- [31] GOYER A, NAVARRE D A. Determination of folate concentrations in diverse potato germplasm using a trienzyme extraction and a microbiological assay [J]. *J. Agric. Food Chem.*, 2007, 55: 3523–3528.
- [32] ROBINSON B R, SATHUVALLI V R. Exploring folate diversity in wild and primitive potatoes for modern crop improvement [J]. *Genes*, 2015, 6: 1300–1314.
- [33] BALI S, ROBINSON B R, VIDYASAGAR S, *et al.*. Single nucleotide polymorphism (SNP) markers associated with high folate content in wild potato species [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13 (2): e0193415 [2020–07–02]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193415>.
- [34] ROBINSON B R, SALINAS C G, PERLA R P, *et al.*. Expression levels of the *γ-Glutamyl Hydrolase I* gene predict vitamin B9 content in potato tubers [J/OL]. *Agronomy*, 2019, 9: 734 [2020–07–02]. <https://doi.org/10.3390/agronomy9110734>.
- [35] DE LEPELEIRE J, STROBBE S, VERSTRAETE J, *et al.*. Folate biofortification of potato by tuber-specific expression of four folate biosynthesis genes [J]. *Mol. Plant*, 2018, 11: 175–188.
- [36] GOYER A. Maximizing the nutritional potential of potato: the case of folate [J]. *Potato Res.*, 2017, 60: 319–325.
- [37] LOCATO V, CIMINI S. Strategies to increase vitamin C in plants: from plant defense perspective to food biofortification [J]. *Front. Plant Sci.*, 2013, 4: 1–12.
- [38] LOVE S L, PAVEK J J. Positioning the potato as a primary food source of vitamin C [J]. *Am. J. Potato Res.*, 2008, 83: 171–180.
- [39] TEDONE L, HANCOCK R D, SALVATORE A, *et al.*. Long-distance transport of L-ascorbic acid in potato [J/OL]. *BMC Plant Biol.*, 2004, 4: 16 [2020–07–02]. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-4-16>.
- [40] LICCIARDELLO F, LOMBARDO S, VALERIA R, *et al.*. Integrated agronomical and technological approach for the quality maintenance of ready-to-fry potato sticks during refrigerated storage [J]. *Postharv. Biol. Technol.*, 2018, 136: 23–30.
- [41] GRUDZIŃSKA M, CZERKO Z, KRYSZYNA Z, *et al.*. Bioactive compounds in potato tubers: effects of farming system, cooking method, and flesh color [J/OL]. *PLoS ONE*, 2016, 11(5): e0153980 [2020–07–02]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153980>.
- [42] HAN J S, KOZUKUE N, YOUNG K, *et al.*. Distribution of ascorbic acid in potato tubers and in home-processed and commercial potato foods [J]. *J. Agric. Food Chem.*, 2004, 52: 6516–6521.
- [43] KÜLEN O, STUSHNOFF C, HOLM D G, *et al.*. Effect of cold storage on total phenolics content, antioxidant activity and vitamin C level of selected potato clones [J]. *J. Sci. Food Agric.*, 2013, 93: 2437–2444.
- [44] QIN A, SHI Q, YU X, *et al.*. Ascorbic acid contents in transgenic potato plants overexpressing two dehydroascorbate reductase genes [J]. *Mol. Biol. Rep.*, 2011, 38: 1557–1566.
- [45] HEMAVATHI, UPADHYAYA C P, KO E Y, *et al.*. Over-expression of strawberry D-galacturonic acid reductase in potato leads to accumulation of vitamin C with enhanced abiotic stress tolerance [J]. *Plant Sci.*, 2009, 177: 659–667.
- [46] UPADHYAYA C P, AKULA N, NOOKARAJU A, *et al.*. Enhanced ascorbic acid accumulation in transgenic potato confers tolerance to various abiotic stresses [J]. *Biotechnol. Lett.*, 2010, 32: 321–330.
- [47] BULLEY S, WRIGHT M, CAIUS R, *et al.*. Enhancing ascorbate in fruits and tubers through overexpression of the l-galactose pathway gene GDP-l-galactosephosphorylase [J]. *Plant Biotechnol. J.*, 2012, 10: 390–397.
- [48] TRABER M G. Vitamin E regulatory mechanisms [J]. *Ann. Rev. Nutr.*, 2007, 27: 347–362.
- [49] CAHOON E B, HALL S E, RIPP K G, *et al.*. Metabolic redesign of vitamin E biosynthesis in plants for tocotrienol production and increased antioxidant content [J]. *Nat. Biotechnol.*, 2003, 21: 1082–1087.
- [50] HOFIUS D. RNAi-mediated tocopherol deficiency impairs photoassimilate export in transgenic potato plants [J]. *Plant Physiol.*, 2004, 135: 1256–1268.
- [51] CROWELL E F, MCGRATH J M, DAVID S D, *et al.*. Accumulation of vitamin E in potato (*Solanum tuberosum*) tubers [J]. *Transgenic Res.*, 2008, 17: 205–217.
- [52] YAN J, KANDIANIS C B, HARJES C, *et al.*. Rare genetic variation at *Zea mays crtRBI* increases beta-carotene in maize

- grain [J]. Nat. Genet., 2010, 42: 322–327.
- [53] GUO W, LIAN T, WANG B B, *et al.*. Genetic mapping of folate QTLs using a segregated population in maize [J]. J. Integr. Plant Biol., 2019, 61: 675–690.
- [54] QUADRANA L, ALMEIDA J, ASÍS R, *et al.*. Natural occurring epialleles determine vitamin E accumulation in tomato fruits [J]. Nat. Commun., 2014, 5: 4027 [2020-07-15]. <https://www.nature.com/articles/ncomms5027>.
- [55] FRAY R G, WALLACE A, PAUL D F, *et al.*. Constitutive expression of a fruit phytoene synthase gene in transgenic tomatoes causes dwarfism by redirecting metabolites from the gibberellin pathway [J]. Plant J., 1995, 8: 693–701.
- [56] BLANCQUAERT D, VAN DAELE J, SERGEI S, *et al.*. Rice folate enhancement through metabolic engineering has an impact on rice seed metabolism, but does not affect the expression of the endogenous folate biosynthesis genes [J]. Plant Mol. Biol., 2013, 83: 329–349.
- [57] 赵贵宾,朱永永,熊春蓉,等,甘肃省马铃薯铁锌生物强化进展[J].中国马铃薯,2019,33(4):243–248.
- [58] 谢奎忠. 联合国粮食计划署甘肃富锌马铃薯营养强化小农户试点项目在东乡县实施[EB/OL]. (2020-04-21) [2020-07-15]. http://www.gsagr.ac.cn/articles/2020/04/21/article_59_40782_1.html.