

## Mudanças metabólicas após acondicionamento a 15°C de tubérculos de batata armazenados a baixa temperatura<sup>1</sup>

Marilice Chapper<sup>2</sup>; Marcelo E. Loureiro<sup>3</sup>; Paulo R. Mosquim<sup>3</sup>; Wagner L. Araújo<sup>3</sup>; Arione da S. Pereira<sup>4</sup>; Fernando L. Finger<sup>3</sup>; Adriano N. Simões<sup>3</sup>

<sup>2</sup>UFPEL, C. Postal 460, 96010-900 Pelotas-RS; E-mail: mchapper@ufpel.tche.br; <sup>3</sup>UFV, Depto. Biologia Vegetal, 36571-000 Viçosa-MG; <sup>4</sup>Embrapa Clima Temperado, Pelotas-RS.

### RESUMO

Tubérculos de batata das cultivares Eliza, Pérola e Atlantic foram armazenados a 2°C durante 10 dias e, posteriormente, acondicionados a 15°C por 10 ou 20 dias, de forma a verificar a eficiência destes tratamentos em reverter o adoçamento associado ao armazenamento a baixas temperaturas. O acondicionamento foi associado a uma redução nos teores de sacarose em todas cultivares, uma redução na atividade da sacarose-fosfato sintase e UDP-glicose pirofosforilase. Houve também redução na atividade da sacarose sintase, e redução temporária na atividade da invertase, o que não aconteceu de uma forma homogênea entre as cultivares. O acondicionamento também reduziu o teor de glicose, mas somente nas cultivares Pérola e Atlantic. Esta redução foi linear com o tempo de acondicionamento, o que sugere que maior redução do adoçamento possa ser observada com a utilização de períodos maiores de acondicionamento. Não foi observada alteração no teor de amido, embora tenha ocorrido redução temporária nas atividades da amido fosforilase e amidolítica total em algumas cultivares. Em conjunto, esses dados demonstram que o acondicionamento, mesmo por curtos períodos de tempo (20 dias) ou temperaturas mais amenas (15°C), resulta em alterações metabólicas heterogêneas em diferentes cultivares, e que podem contribuir significativamente para a redução do adoçamento de tubérculos nas cultivares Pérola e Atlantic.

**Palavras-chave:** *Solanum tuberosum*, armazenamento, acondicionamento, metabolismo de carboidratos, adoçamento em tubérculos.

### ABSTRACT

#### Metabolic changes in after reconditioning at 15°C of cold stored potato tubers

Potato tubers of cultivars Atlantic, Eliza and Pérola were first stored at 2°C for 10 days and then reconditioned at 15°C for 10 or 20 days, in order to verify if these treatments could reduce the cold-sweetening. The reconditioning was associated to reduced tuber sucrose levels in all cultivars analyzed, and was followed by a clear reduction in the activity of sucrose-phosphate synthase, UDP-glucose pyrophosphorylase, and sucrose synthase. The decrease in invertase activity was only transient, and limited to some genotypes. These treatments also reduced linearly the glucose levels in Pérola and Atlantic tubers, which in turn suggest that stronger reductions could be observed under longer reconditioning periods. Starch contents were not changed in reconditioned tubers, although a transient decrease in the activity of starch phosphorylase and total amidolytic activity was observed in some genotypes. These data indicate that reconditioning, even under short time periods (20 days) and mild temperatures (15°C), result in a strong and heterogeneous effect on tuber carbohydrate metabolism. More importantly, these results indicate that the reconditioning could reduce cold-sweetening in the cultivars Pérola and Atlantic.

**Keywords:** *Solanum tuberosum*, storage, reconditioning, carbohydrate metabolism, cold-sweetening.

(Recebido para publicação em 8 de dezembro de 2003 e aceito em 26 de outubro de 2004)

As dificuldades no armazenamento doméstico, descascamento, fritura ou cozimento da batata tem levado alguns países a aumentar a sua industrialização. O armazenamento dos tubérculos a baixas temperaturas é realizado para inibir a brotação, reduzir a infecção por microorganismos e diminuir a perda de massa fresca (Burton, 1982; Isherwood, 1973). Porém, quando a temperatura é inferior a 8°C, ocorrem incrementos nos níveis de açúcares solúveis totais que os tornam impróprios à fritura (Burton, 1989), uma vez que a glicose e a frutose podem reagir com os aminoácidos, em altas tem-

peraturas (reação de Maillard), resultando num produto de coloração escura e sabor amargo, de baixa qualidade e aceitação comercial. No Brasil, não é realizado, em escala comercial, o armazenamento controlado da batata sob baixas temperaturas, em virtude de condições econômicas, logísticas e de infra-estrutura inadequada (Pereira e Campos, 1999). Contudo, durante o armazenamento a nível de propriedade rural no período do inverno, nas principais regiões produtoras do sul do Brasil, os tubérculos são submetidos normalmente a baixas temperaturas, podendo provocar o adoçamento dos mesmos.

O acúmulo de açúcares durante o adoçamento, está associado, principalmente, com aumentos nos teores de hexoses (Hill *et al.*, 1996) e de hexoses-fosfato (Trevanion e Kruger, 1991), e com aumentos na atividade de algumas enzimas degradadoras do amido (Cottrell *et al.*, 1993), na atividade de enzimas envolvidas na síntese da sacarose (Sowokinos, 1990), bem como com o aumento na atividade da invertase. O amido de tubérculos de batata pode ser degradado por amilases e fosforilases. Duwening *et al.* (1997) concluíram que em batata, as amido

<sup>1</sup>Parte da tese de doutorado em Fisiologia Vegetal, do primeiro autor, apresentada à Universidade Federal de Viçosa.

fosforilases estão envolvidas no alongamento de glicanas específicas da molécula de amilopectina. Por outro lado, Smith e Denyer (1992) e Zeeman *et al.* (1998) sugerem que é possível que essas enzimas degradem o amido, produzindo oligossacarídeos de baixos pesos moleculares, que serão utilizados pelas amido sintases. Quanto à via amidolítica, foram isolados em batata cinco cDNAs para proteínas das amilases (Gausing e Kreiberg, 1989), que talvez tenham diferentes funções nos tecidos vegetais. Em batata, uma nova forma de amilase é aparentemente induzida pelo fenômeno de “cold-sweetening” (adoçamento), no período de degradação ativa do amido, e esta nova forma parece ser de  $\beta$ -amilase (Hill *et al.*, 1996; Nielsen *et al.*, 1997). Uma longa controvérsia existe sobre a importância das amilases, visto que o transporte da maltose, produto de sua reação, não tinha ainda comprovação. Mas recentemente a existência de um transportador de maltose nos cloroplastos e amiloplastos foram demonstradas (Niittyta *et al.*, 2004). Este fato restabelece definitivamente a importância desta enzima na degradação de amido. A degradação do amido também está associada com seu grau de fosforilação. A repressão da expressão da proteína  $R_1$ , envolvida na fosforilação do grão de amido (Yu *et al.*, 2001), reduziu a degradação do amido, resultando em maior acumulação de amido nas folhas e diminuição no adoçamento de tubérculos.

A sacarose pode ser degradada pela ação das enzimas sacarose sintase ou invertase. Pressey (1970) mostrou que a atividade da sacarose sintase diminui após a colheita do tubérculo e permanece baixa após o armazenamento tanto a 4°C como a 18°C. Zhou (1994) também verificou que em batata armazenada a 1°C, a atividade da sacarose sintase não foi alterada. Por outro lado, Marangoni *et al.*, (1997) e Chapper (2000) observaram aumento na atividade da invertase ácida solúvel em genótipos armazenados sob baixas temperaturas. O processo de adoçamento da batata armazenada sob baixa temperatura parece também envolver a enzima UDP-glicose pirofosforilase (UDPGase), e foi sugerido que um alelo específico da UDPGase seja associado ao adoçamento (Sowokin, 2001). A sacarose fosfato

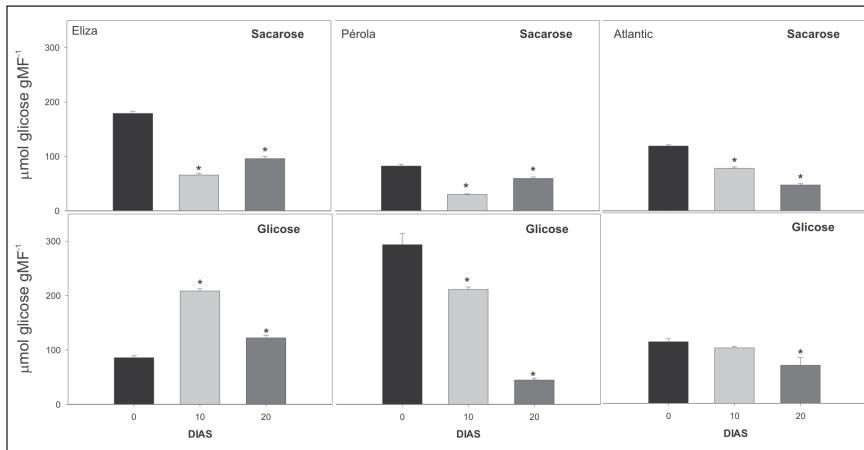
sintase (SPS) é uma enzima que contribui para o ciclo de síntese e degradação da sacarose em tubérculos de batata (Geigenberger *et al.*, 1997). A SPS de plantas de batata contém quatro polipeptídios que apresentam funções diferentes. Reimholz *et al.* (1997) observaram aumento nos níveis da isoforma SPS-1b em tubérculos armazenados a 4°C, quando comparados com os armazenados a 20°C, os quais expressaram, principalmente, a isoforma SPS-1a.

Um dos procedimentos que vêm sendo testados em batata, a fim de reduzir os altos teores de açúcares provocados pelo armazenamento a baixas temperaturas, é o recondicionamento. Este processo é caracterizado pelo armazenamento da batata, previamente exposto a baixas temperaturas, do que aquelas em que os tubérculos foram previamente armazenados. Burton (1982) verificou que no recondicionamento, cerca de 80% do teor de açúcares redutores foi convertido em amido e o restante foi consumido pela respiração. Porém, nem sempre o resultado deste processo é positivo, porque depende do tempo que os tubérculos estiveram expostos ao frio e de cada genótipo (Burton, 1982). O “cold-sweetening” vem sendo estudado há mais de um século, porém as pesquisas realizadas com as cultivares nacionais são muito recentes. Assim, o objetivo desse trabalho foi verificar o efeito do recondicionamento sobre o nível de açúcares solúveis resultantes do armazenamento sob baixa temperatura, e verificar a sua eficiência em diferentes cultivares cultivados no Brasil.

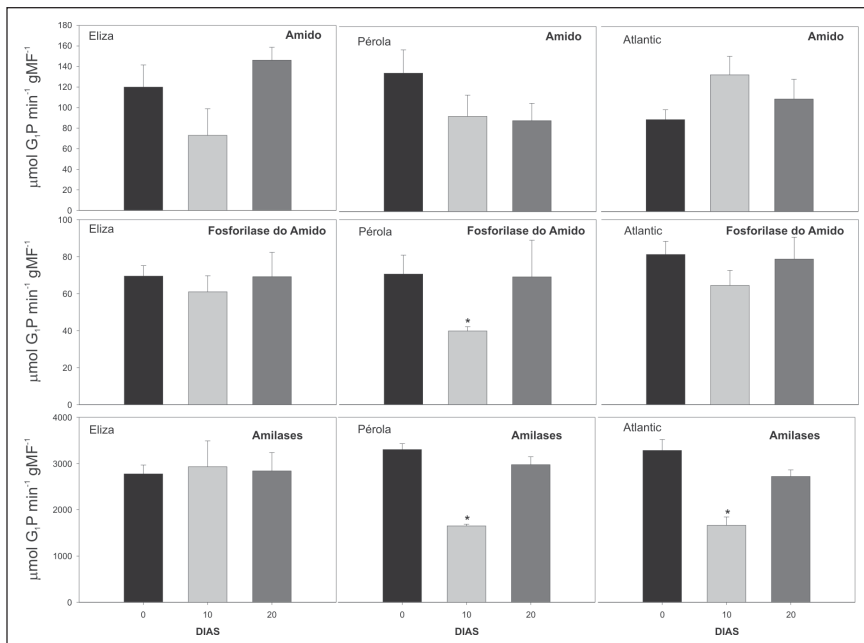
## MATERIAL E MÉTODOS

Nos experimentos de recondicionamento foram utilizados os tubérculos de batata das cultivares Pérola, Atlantic e Eliza, provenientes da Embrapa Clima Temperado, Pelotas (RS), os quais apresentam teores diferenciados de açúcares e são utilizados preferencialmente em diferentes tipos de processamento industrial: Eliza, maiores níveis de açúcares, processada principalmente na forma de purê e saladas; Atlantic, níveis intermediários de açúcar, processada principalmente por fritura na forma de fatias e batata palha (Melo, 1999); Pérola, baixo teor de açúcares, utilizada para produção de batata palha (Pereira

e Campos, 1999). Os tubérculos, depois de brotados, foram cultivados na horta da Universidade Federal de Viçosa (20°45', 650 m de altitude), e imediatamente após a colheita, foram curados por 15 dias. Após a cura, eles foram armazenados a 2°C por 10 dias em uma câmara de crescimento. A umidade relativa dentro da câmara foi mantida acima de 70%, através do contínuo umedecimento de uma bandeja plástica contendo papel filtro umedecido com água, de forma a evitar mudanças metabólicas que poderiam ser associadas com umidades relativas baixas. O recondicionamento foi feito pela transferência dos tubérculos das três cultivares por 10 e 20 dias, em uma mesma câmara climática, com temperatura controlada em torno de 15°C. As amostras foram retiradas com um cortador de rocha, de 1 cm de diâmetro, atravessando o tubérculo transversalmente na região mediana, de forma a reduzir a variação associada aos gradientes metabólicos ao longo do eixo axial dos tubérculos (Merlo *et al.*, 1993). Após a retirada da amostra, a mesma foi imediatamente fatiada e congelada em nitrogênio líquido e armazenadas a -80°C, de forma a evitar qualquer alteração metabólica durante a coleta das amostras. Cada tratamento foi composto por 5 repetições, sendo cada amostra composta de subamostras originadas de três diferentes tubérculos. A extração e determinação dos teores de açúcares solúveis totais e de amido seguiram a metodologia descrita por Trethewey *et al.* (1998). A confecção dos extratos enzimáticos foi realizada de acordo com a metodologia de Geigenberger e Stitt (1993). A determinação da atividade da invertase ácida solúvel (E.C. 3.2.1.2.6) foi baseada na metodologia de Zrenner *et al.* (1995), em que as amostras foram agitadas por 15 minutos a 4°C, a fim de eliminar a interferência da proteína inibidora da invertase (Pressey, 1966). Foram determinadas também as atividades das enzimas sacarose sintase (SuSy; E.C. 2.4.1.13; Geigenberger e Stitt, 1993), sacarose fosfato sintase ( $V_{sel}$ ) e ( $V_{máx}$ ) (SPS; E.C. 2.4.1.14; Huber *et al.*, 1989), fosforilase do amido (E.C. 2.4.1.1; Sweetlove *et al.*, 1996), atividade amidolítica total (E.C. 3.2.1.2;  $\alpha$  e  $\beta$  amilases; Robinson *et al.*, 1988),



**Figura 1.** Teor de sacarose e glicose em tubérculos de batata dos cultivares Eliza, Pérola e Atlantic, armazenados por 10 dias a 2°C (■) e reconicionados por 10 (□) e 20 dias a 15°C (▒). As barras indicam o erro padrão das médias. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o reconicionamento e o armazenamento a 2°C, detectadas pelo teste *t* ( $P < 0,05$ ).



**Figura 2.** Teor de amido, atividade da fosforilase do amido e atividade amidolítica total ( $\alpha$  e  $\beta$ -amilases) em tubérculos de batata dos cultivares Eliza, Pérola e Atlantic, armazenados por 10 dias a 2°C (■) e reconicionados por 10 (□) e 20 dias a 15°C (▒). As barras indicam o erro padrão das médias. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o reconicionamento e o armazenamento a 2°C, detectadas pelo teste *t* ( $P < 0,05$ ).

Aldolase (E.C. 4.1.2.13; Gerhardt *et al.*, 1987 e UDGase (E.C. 2.7.7.9; Zrenner *et al.*, 1993). A significância das diferenças entre as médias foi avaliada com o Teste *t*, utilizando o algoritmo contido no programa Microsoft Excell.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

O reconicionamento a 15°C de tu-

bérculos de batata previamente armazenados a 2°C, foi eficiente em inibir a acumulação de açúcares solúveis. O teor de sacarose teve reduções significativas em todas as cultivares analisadas já a partir de 10 dias de reconicionamento (Fig. 1). Os teores de glicose também tiveram reduções significativas, as quais foram evidentes em dois genótipos (Pérola e Atlantic), a partir de 20 dias de

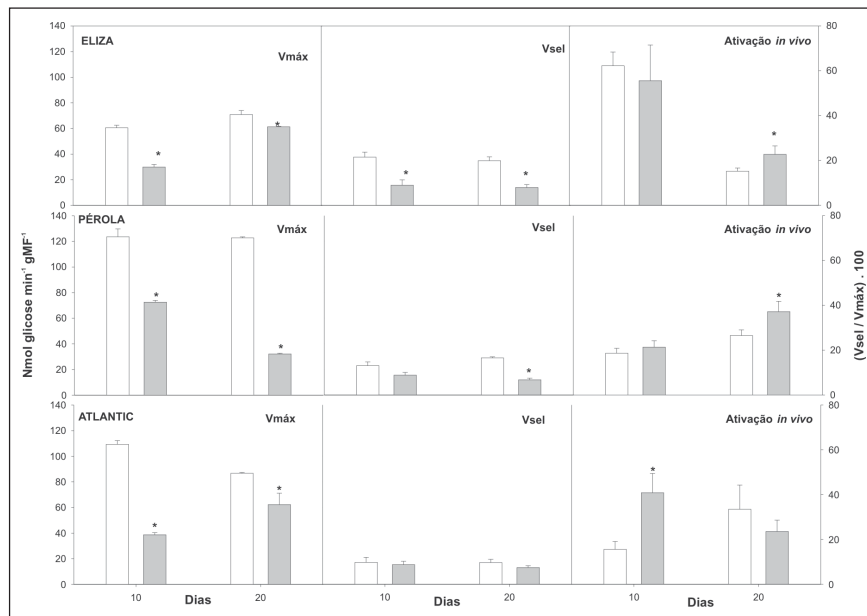
reconicionamento (Fig. 1). Observa-se uma gradativa redução do teor de açúcar com o aumento do período de reconicionamento nestas duas cultivares, o que sugere que períodos maiores de reconicionamento possam resultar em reduções mais significativas nos teores de açúcares redutores nos tubérculos. Estes resultados indicam que o reconicionamento a 15°C, mesmo que realizado em um curto período (20 dias), é eficiente em reduzir o adoçamento dos tubérculos. É possível que o reconicionamento a temperaturas maiores que 15°C produzam maiores reduções no adoçamento, como sugerido por outros autores (Burton, 1982; Deiting *et al.*, 1998).

Durante o reconicionamento, observa-se um declínio significativo da atividade da sacarose sintase (SuSy) em dois genótipos (Eliza e Atlantic; Fig. 2). Esta enzima é a principal enzima responsável pela degradação da sacarose em tubérculos de batata (Zrenner *et al.*, 1995). Este aumento na atividade desta enzima contrasta com os resultados de experimentos feitos com o reconicionamento de outra cultivar a 10°C (Illeperuna *et al.*, 1998). Este contraste indica que distintas respostas metabólicas ao reconicionamento podem estar associadas a diferentes genótipos, períodos ou temperaturas utilizadas nestes tratamentos. A redução na atividade da SuSy na cultivar Atlantic ocorreu paralelamente à redução nos teores de glicose (Fig. 1), o que pode explicar a redução no teor deste açúcar. Este resultado sugere que diferentes níveis de redução na atividade desta enzima são necessários para que seja observada alteração nos seus teores de hexoses. Esta redução na atividade da SuSy também pode estar ligada à redução nos teores de sacarose observados (Fig. 1), visto que esta enzima tem sua expressão gênica promovida na presença de altos níveis de sacarose (Loureiro, 1999). A atividade da invertase apresentou um comportamento bifásico durante o reconicionamento: redução aos 10 dias de reconicionamento em duas cultivares (Eliza e Pérola; Fig. 2), seguida de um aumento aos 20 dias em todos os genótipos (Fig. 2), fenômeno este observado em todos os genótipos. A causa para este comportamento bifásico é des-

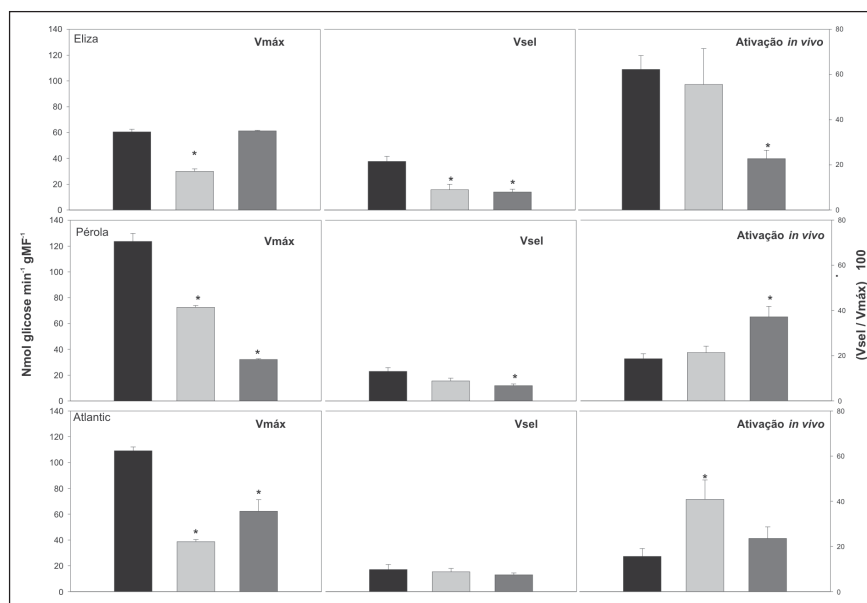
conhecida, e poucos estudos metabólicos sobre esta enzima têm sido feitos durante o recondicionamento de tubérculos de batata.

Não foram observadas alterações significativas nos teores de amido nos tubérculos, embora uma tendência de aumento possa ser observada após 20 dias de recondicionamento na cultivar Eliza e Atlantic (Fig. 3). Esta tendência foi paralela a uma redução significativa, mas transitória, na atividade amidolítica total (cultivares Pérola e Atlantic, Fig. 3), e à tendência de redução da amido fosforilase, a qual foi significativa para a cultivar Pérola após 10 dias de recondicionamento. É possível que mudanças mais significativas nos teores de amido possam ser observadas, ou sob temperaturas mais altas, ou durante períodos mais longos de recondicionamento. Illeperuna *et al.* (1998) também sugeriram que, sob temperaturas mais altas, possa haver maior redução na atividade de enzimas envolvidas no acúmulo de açúcares, e um maior aumento na atividade de enzimas que convertem sacarose em amido. Estas duas enzimas são responsáveis pelo incremento da degradação do amido durante o armazenamento a baixas temperaturas (Isherwood, 1973; Claassen *et al.*, 1993). Estes resultados sugerem que já possa estar ocorrendo uma redução na degradação do amido durante o recondicionamento a 15°C, o que explicaria a redução nos teores de açúcares discutida anteriormente.

Nas três cultivares foi observado um declínio constante e significativo na atividade catalítica máxima ( $V_{max}$ ) da sacarose fosfato sintase (SPS; Fig. 4). A atividade catalítica máxima está associada ao teor da enzima, e esta redução indica que o recondicionamento reduz o nível desta enzima em tubérculos de batata. Esta significativa alteração está em sintonia com a redução observada na síntese da sacarose, a qual também foi reduzida de forma constante e significativa em todos os genótipos (Fig. 1). A enzima SPS é regulada por fosforilação (Huber *et al.*, 1997), a qual diminui a sua afinidade pelos substratos, e a torna mais sensível à inibição por Pi (inibidor alostérico), e menos sensível à ação do ativador alostérico (glicose-6-fosfato).



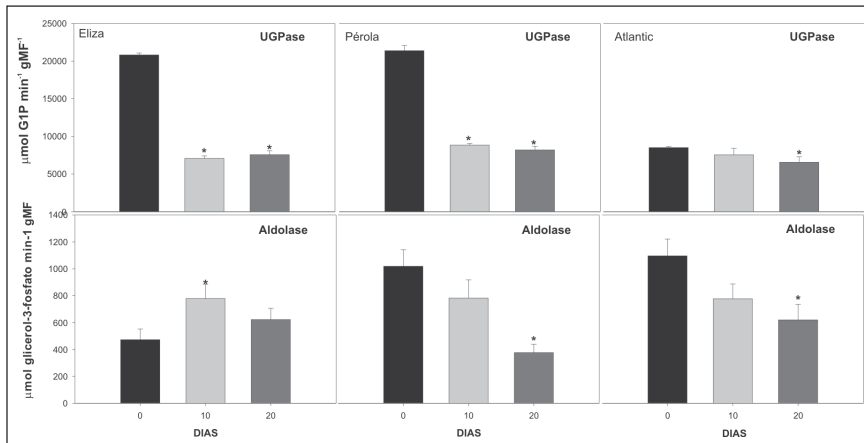
**Figura 3.** Atividade de invertase ácida solúvel e de sacarose sintase em tubérculos de batata das cultivares Eliza, Pérola e Atlantic, armazenados por 10 dias a 2°C (■) e recondicionados por 10 (□) e 20 dias a 15°C (▨). As barras indicam o erro padrão das médias. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o recondicionamento e o armazenamento a 2°C, detectadas pelo teste *t* ( $P < 0,05$ ).



**Figura 4.** Atividade de sacarose fosfato sintase em tubérculos de batata das cultivares Eliza, Pérola e Atlantic, armazenados por 10 dias a 2°C (■) e recondicionados por 10 (□) e 20 dias a 15°C (▨). As barras indicam o erro padrão das médias. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o recondicionamento e o armazenamento a 2°C, detectadas pelo teste *t* ( $P < 0,05$ ).

O grau de ativação da enzima é avaliado no ensaio enzimático denominado atividade seletiva ( $V_{sel}$ ). Neste ensaio são utilizadas uma alta concentração do inibidor, e baixas concentrações do ativador e dos substratos enzimáticos.

Neste trabalho foi observada uma redução na atividade seletiva da SPS, a qual foi mais significativa nas cultivares Eliza e Pérola. Este resultado indica que esta enzima provavelmente esteja mais fosforilada in vivo, sendo então mais



**Figura 5.** Atividade de UGPase e de aldolase em tubérculos de batata das cultivares Eliza, Pérola e Atlantic, armazenados por 10 dias a 2°C (■) e recondicionados por 10 (□) e 20 dias a 15°C (■). As barras indicam o erro padrão das médias. Os asteriscos indicam diferenças significativas entre o recondicionamento e o armazenamento a 2°C, detectadas pelo teste *t* ( $P < 0,05$ ). Pelota, UFPel, 2003.

sensível a inibição pelo Pi, e menos sensível a estimulação pela glicose 6-P. Entretanto, apesar de observarmos uma redução na ativação (proporção entre  $V_{sel}$  e  $V_{max}$ ) da enzima na cultivar Eliza, observamos um aumento discreto na ativação nas cultivares Pérola e Atlantic. Este aumento está relacionado à maior redução observada na  $V_{max}$  em relação à redução observada na  $V_{sel}$ . Em conjunto, estes dados indicam que a redução no teor de sacarose provavelmente é devida a uma redução tanto no nível da enzima como de sua ativação alostérica.

A enzima UGPase é envolvida principalmente na síntese de sacarose em tubérculos de batata (Sowokinos, 2001; Zrenner *et al.*, 1993). Em concordância com o observado acima para a SPS, também pode-se observar uma redução na atividade desta enzima concomitantemente com a redução no teor de sacarose dos tubérculos (Fig. 5).

Visto que a degradação de amido está ligada principalmente à exportação de hexoses ou maltoses pelo amiloplasto em tubérculos armazenados, a enzima aldolase estaria, nestas condições fisiológicas, associada principalmente ao consumo destes açúcares na glicólise, catalisando a reação de frutose-1,6-bifosfato a trioses-fosfato e, portanto, relacionada à respiração. A atividade desta enzima apresentou um comportamento heterogêneo nas diferentes cultivares: enquanto que um acréscimo significativo na atividade desta enzima foi

observado no cultivar Eliza, um decréscimo significativo foi observado nas outras duas cultivares. Uma heterogeneidade nas respostas metabólicas também pode ser observada no teor de glicose nos tubérculos (Fig. 1), e também na cultivar Eliza foi observada uma mudança oposta àquela observada nas outras cultivares. Estes dados indicam que é possível que esteja ocorrendo uma maior taxa de glicólise na cultivar Eliza, e que as diferentes cultivares apresentam diferenças marcantes em suas alterações metabólicas em resposta ao recondicionamento.

Em suma, os resultados acima discutidos indicam que o recondicionamento a 15°C por 20 dias foi eficiente em reverter parcialmente o adoçamento dos tubérculos nas cultivares Atlantic e Pérola, o qual foi associado ao armazenamento dos mesmos a -2°C. Entretanto, este tratamento não foi suficiente para reverter este processo na cultivar Eliza. É possível que um maior período ou temperatura de recondicionamento seja necessário para observar maiores reduções no teor de açúcares. O recondicionamento a 15°C pode ser mais interessante do que um recondicionamento a temperaturas maiores, devido a menor taxa de respiração dos tubérculos e menor redução do peso dos tubérculos observado sob baixas temperaturas (Dixon e ap Rees, 1980), o que pode, por sua vez, permitir um maior período de armazenamento

pós-colheita da batata, com uma redução simultânea no adoçamento. Entretanto os resultados apresentados também indicam a heterogeneidade nas respostas metabólicas em resposta ao recondicionamento em diferentes genótipos, o que salienta a necessidade de que estudos semelhantes sejam feitos para diferentes cultivares. Assim sendo, concluímos que o recondicionamento a 15°C pode ser recomendado para a redução na acumulação de açúcares redutores nas cultivares Atlantic e Pérola durante o armazenamento de tubérculos de batata.

## AGRADECIMENTOS

À CAPES e FAPEMIG, pelo suporte financeiro desta pesquisa.

## LITERATURA CITADA

- BURTON, W.G. *Post-harvest physiology of food crops*. Longman, London, 1982, 339 p.
- BURTON, W.G. *The Potato*. Longman Scientific and Technical, Harlow, 1989, 742 p.
- CHAPPER, M. *Alterações bioquímicas em tubérculos de batata armazenados sob duas condições de temperatura*. 2000. 44 f. (Tese mestrado) UFPel, Pelotas.
- CLAASSEN, P.A.M.; BUDDE, M.A.W.; van CALKER, M.H. Increase in phosphorylase activity during cold-induced sugar accumulation in potato tubers. *Potato Research*, v.36, p.205–217, 1993.
- COTTRELL, J.E.; DUFFUS, C.M.; PATERSON, L.; MACKAY, G.R.; ALLISON, M.J.; BAIN, H. The effect of storage temperature on reducing sugar concentration and the activities of three amylolytic enzymes in tubers of the cultivated potato, *Solanum tuberosum* L. *Potato Research*, v.36, p.107–117, 1993.
- DEITING, U.; ZRENNER, R.; STITT, M. Similar temperature requirement for sugar accumulation and for the induction of new forms of sucrose phosphate synthase and amylase in cold-stored potato tubers. *Plant, Cell and Environment*, v.21, p.127–138, 1998.
- DIXON, W.L.; ap REES, T. Carbohydrate metabolism during cold-induced sweetening of potato tubers. *Phytochemistry*, v.19, p.1653–1656, 1980.
- DUWENIG, E.; STEUP, M.; WILLMITZER, L.; KOSSMANN, J. Antisense inhibition of cytosolic phosphorylase in potato plants (*Solanum tuberosum* L.) affects tuber sprouting and flower formation with only little impact on carbohydrate metabolism. *Plant Journal*, v.12, p.323–333, 1997.
- GAUSING, K.; KREIBERG, J. Potato  $\alpha$ -amylase genes. International Patent Application WO 90/12876, 1989.
- GEINGENBERGER, P.; STITT, M. Sucrose synthase catalyses a readily reversible reaction *in vivo* in developing potato tubers and other plant tissues. *Planta*, v.189, p.329–339, 1993.

- GEINGENBERGER, P.; REIMHOLZ, R.; GERGER, M.; MERLO, L.; CANALE, V.; STITT, M. Regulation of sucrose and starch metabolism in potato tubers in response to short-term water deficit. *Planta*, v.201, p.502-518, 1997.
- GERHARDT, R.; STITT, M.; HELDT, H.W. Subcellular metabolite levels in spinach leaves. Regulation of sucrose synthase during diurnal alterations in photosynthetic partitioning. *Plant Physiology*, v.83, p.399-407, 1987.
- HILL, L.M.; REIMHOLZ, R.; SCHRÖDER, R.; NIELSEN, T.H.; STITT, M. The onset of sucrose accumulation in cold-stored potato tubers is caused by an increased rate of sucrose synthesis and coincides with low levels of hexose phosphates, an activation of sucrose phosphate synthase and the appearance of a new form of amylase. *Plant, Cell and Environment*, v.19, p.1223-1237, 1996.
- HUBER, J.L.A.; HUBER, S.C.; NIELSEN, T.H. Protein phosphorylation as a mechanism for regulation of spinach leaf sucrose phosphate synthase activity. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, v.270, p.681-690, 1989.
- ILLEPERUMA, C.; SCHLIMME, D.; SOLOMOS, T. Changes in sugars and activities of sucrose phosphate synthase, sucrose synthase, and invertase during potato tuber (Russet Burbank) reconditioning at 10°C in air and 2.53 kpa oxygen after storage for 28 days at 1°C. *Journal of the American Society for Horticulture Science*, v.123, n.2, p.311-316, 1998.
- ISHERWOOD, F.A. Starch-sugar interconversion in *Solanum tuberosum*. *Phytochemistry*, v.12, p.2579-2591, 1973.
- LOUREIRO, M.E. Role of SNF1 and sucrose synthase in potato tuber metabolism, 1999, 172 p (Tese doutorado) Freie Universität Berlin/Max-Planck Institute für Molekulare Pflanzenphysiologie.
- MARANGONI, A.G.; DUPLESSIS, P.M.; YADA, R.Y. Kinetic model for carbon partitioning in *Solanum tuberosum* tubers stored at 2°C and the mechanism for low temperature stress-induced accumulation of reducing sugars. *Biophysical Chemistry*, v.65, p.211-220, 1997.
- MELO, P.E. Cultivares de batata potencialmente úteis para o processamento na forma de fritura no Brasil e manejo para obtenção de tubérculos adequados. *Informe Agropecuário*, Belo Horizonte, v.20, p.112-119, 1999.
- MERLO, L.; GEINGENBERGER, P.; HAJIREZAEI, M.; STITT, M. Changes of carbohydrates, metabolites and enzyme activities in potato tubers during development, and within a single tuber along a stolon-apex gradient. *Journal of Plant Physiology*, v.142, p.292-402, 1993.
- NIELSEN, T.H.; DEITING, U.; STITT, M. A  $\beta$ -amylase in potato tubers is induced by storage at low temperature. *Plant Physiology*, v.113, p.503-510, 1997.
- NIITTYLA T.; MESSERLI G.; TREVISAN M.; CHEN J.; SMITH A.M.; ZEEMAN S.C. A previously unknown maltose transporter essential for starch degradation in leaves. *Science*, v.303, p.87-89, 2004.
- PEREIRA, A.S.; CAMPOS, A. Teor de açúcar em genótipos de batata (*Solanum tuberosum* L.). *Ciência Rural*, Santa Maria, v.29, p.13-16, 1999.
- PRESSEY, R. Invertase inhibitor from potatoes: purification, characterization, and reactivity with plant invertases. *Plant Physiology*, v. 42, p.1780-1786, 1966.
- PRESSEY, R. Changes in sucrose synthase and sucrose phosphate synthase activities during cold storage of potatoes. *American Potato Journal*, v.47, p.245-251, 1970.
- REIMHOLZ, R.; GEIGER, M.; HAAKE, V.; DEITING, U.; KRAUSE, K.P.; SONNEWALD, U.; STITT, M. Potato plants contain multiple isoforms of sucrose-phosphate synthase that shows differences in their tissue distribution, their response during development, and their response to low temperature. *Plant, Cell and Environment*, v.20, p.291-305, 1997.
- ROBINSON, N.L.; HEWITT, J.D.; BENNETT, A.B. Sink metabolism in tomato fruit. I. Development changes in carbohydrates metabolism enzymes. *Plant Physiology*, v.87, p.727-730, 1988.
- SMITH, A.M.; DENYER, K. Tansley review No. 39: Starch synthesis in developing pea embryos. *New Phytologist*, v.122, p.21-33, 1992.
- SOWOKINOS, J.R. Stress induced alterations in carbohydrate metabolism. In: VADA, M.E.; PARK, W.D. (Eds.). *The molecular and cellular biology of the potato*. CAB International, 1990. 137 p.
- SOWOKINOS, J.R. Allelic and isozyme patterns of UDP-glucose pyrophosphorylase as a marker for cold-sweetening resistance in potatoes. *American Journal of Potato Research*, v.78, p.57-64, 2001.
- SWEETLOVE, L.J.; BURRELL, M.M.; AP REES, T. Characterization of transgenic potato (*Solanum tuberosum*, L.) with increased ADPglucose pyrophosphorylase. *Biochemistry Journal*, v.320, p.487-492, 1996.
- TRETHEWEY, R.N.; GEINGENBERGER, P.; RIEDEL, K.; HAJIREZAEI, M.R.; SONNEWALD, U.; STITT, M.; RIESMEIER, J. W.; WILLMITZER, L. Combined expression of glucokinase and invertase in potato tubers leads to a dramatic reduction in starch accumulation and a stimulation of glycolysis. *The Plant Journal*, v.15, p.109-118, 1998.
- TREVANION, S.J.; KRUGER, N.J. Effect of temperature on the kinetic properties of pyrophosphate: fructose 6-phosphate phosphotransferase from potato tuber. *Journal of Plant Physiology*, v.137, p.753-759, 1991.
- YU, T.S.; KOFLER, H.; HÄUSLER, R.E.; HILLE, D.; FLÜGGE, U.I.; ZEEMAN, S.C.; SMITH, A.M.; KOSSMANN, J.; LLOYD, J.; RITTE, G. **The Arabidopsis *sex1* Mutant Is Defective in the R1 Protein, a General Regulator of Starch Degradation in Plants, and Not in the Chloroplast Hexose Transporter.** *Plant Cell*, v.13, p.1907-1918, 2001.
- ZEEMAN, S.C.; UMEMOTO, T.; LUE, W.L.; AU-YEUNG, P.; MARTIN, C.; SMITH, A.M.; AND CHEN, J. A mutant of Arabidopsis lacking a chloroplastic isoamylase accumulates both starch and phyto glycogen. *Plant Cell*, v.10, p.1699-1711, 1998.
- ZHOU, D. *Biochemical aspects of low oxygen storage of potato tubers at low temperatures and molecular cloning of potato acid invertase*. 1994. (Tese doutorado) University of Maryland
- ZRENNER, R.; WILLMITZER, L.; SONNEWALD, U. Analysis of the expression of potato uridinephosphate-glucose pyrophosphorylase and its inhibition by antisense RNA. *Planta*, v.190, p.247-252, 1993.
- ZRENNER, R.; SALANOUBAT, M.; WILLMITZER, L.; SONNEWALD, U. Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants (*Solanum tuberosum*, L.). *Plant Journal*, v.7, p.97-107, 1995.