

저온 저장 감수성 및 저항성 고구마 품종에서 저온 반응성 단백질체 연구

김윤희 · 지창윤 · 김호수 · 정정성 · 최성환 · 광상수 · 이증주

Proteome analysis of storage roots of two sweet potato cultivars with contrasting low temperature tolerance during storage

Yun-Hee Kim · Chang Yoon Ji · Ho Soo Kim · Jung-Sung Chung · Sung Hwan Choi · Sang-Soo Kwak · Jeung Joo Lee

Received: 30 March 2022 / Revised: 29 April 2022 / Accepted: 29 April 2022
© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract To obtain information on the molecular mechanism underlying the low temperature tolerance of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam], the proteome expressed in the sweet potato cultivar Xushu 15-1 with high cold storage tolerance and in the cultivar Xushu 15-4 with low cold storage tolerance was analyzed using 2-D and MALDI-TOF/TOF analyses. Compared with the control (without cold treatment), four protein spots were newly expressed in Xushu 15-1. The expression level of one protein spot was higher in Xushu 15-4 than in Xushu 15-1. Spot 2, which was

newly expressed in Xushu 15-1, was identified as sporamin. Assessment of the change in protein expression levels over 8 weeks in the storage roots of the two cultivars treated at 4°C revealed no significant difference in the expression levels in Xushu 15-1 over time. However, in Xushu 15-4, the expression level of one protein spot increased, while those of four spots decreased. Of the proteins with reduced expression levels, spots 7 and 8 were identified as actin and spots 9 and 10 were identified as fructokinase-like proteins. The present results are expected to enhance the understanding of the complex mechanism underlying the low temperature tolerance of sweet potatoes during storage and can be used to identify candidate genes for the development of new varieties of sweet potatoes with improved low temperature tolerance during cold storage in the future.

Y.-H. Kim
경상국립대학교 사범대학 생물교육과(농업생명과학연구원)
(Department of Biology Education, College of Education, IALS,
Gyeongsang National University, Jinju, Korea)

C. Y. Ji · H. S. Kim · S.-S. Kwak (✉)
한국생명공학연구원 식물시스템공학연구소
(Plant Systems Engineering Research Center, Korea Research
Institute of Bioscience and Biotechnology, Daejeon, Korea)
e-mail: sskwak@kribb.re.kr

J. S. Chung
경상국립대학교 농업생명과학대학 농학과(농업생명과학연구원)
(Department of Agronomy, College of Agriculture and Life
Sciences, Gyeongsang National University, IALS, Jinju 52828,
Korea)

S. H. Choi
경상국립대학교 농업생명과학대학 원예과학부(농업생명과학연구원)
(Division of Horticulture Science, College of Agriculture and
Life Sciences, Gyeongsang National University, IALS, Jinju
52828, Korea)

J. J. Lee (✉)
경상국립대학교 농업생명과학대학 식물학과(농업생명과학연구원)
(Department of Plant Medicine, College of Agriculture and Life
Sciences, IALS, Gyeongsang National University, Jinju, Korea)
e-mail: jeunglee@gnu.ac.kr

Keywords cold storage, proteome, sweet potato, Xushu 15-1, Xushu 15-4

서론

고구마 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam]는 식량, 사료 및 바이오 소재의 생산을 위해 전 세계적으로 재배되고 있으며 기능성 영양소가 풍부한 경제적 가치가 있는 뿌리작물이다. 또한 다양한 환경조건에 의해 유발되는 비생물적 스트레스에 대하여 내성을 갖는 특성 때문에 열대지역부터 온대지역까지 다양한 기후의 척박한 토양에서도 잘 자라는 특성을 갖는다 (Bovell-Benjamin 2007; Kwak 2019). 그러나, 고구마는 열대지방이 원산지이기 때문에 저온에 민감하여 재배 및 수확 후

품질 유지를 위해 주의해야 한다. 일반적으로 고구마의 최적 보관 조건은 13~16°C의 온도와 80~85%의 상대 습도이다 (Wollfe 1992). 보관 중 이와 같은 조건들이 적절하지 않으면 생리적 장애 및 병이 발생할 수 있다. 특히 10°C 미만의 낮은 온도는 저장뿌리의 다양한 생리적 및 외형적 손상을 초래하는데 가장 일반적인 현상은 외부 표면의 물리적 파괴, 내부의 건조 물질 손실 증가 및 병 발생에 의한 부패 민감성의 증가이다 (Edmunds et al. 2008). 따라서 수확 후 저장 중 뿌리에 나타날 수 있는 냉해에 의한 손상은 고구마의 산업적 이용을 제한하는 심각한 요인이다.

작물 수확 후 저온 저장은 양호한 품질의 유지를 위해 다양한 작물들에 적용되고 있다. 그러나 고구마를 포함한 일부 작물종은 저온에서 냉해에 의한 손상을 받기 쉬운 문제점을 가지고 있다 (Sevillano et al. 2009). 일반적으로 냉장보관시 고구마의 저장뿌리는 내부 조직의 흑변 (Lieberman et al. 1958; Minamikawa et al. 1961), 액포 및 미토콘드리아 막의 변화 (Yamaki and Uritani 1972), 표면외부의 함몰 및 부패 (Edmunds et al. 2008), 전분 함량의 감소 (Xie et al. 2019) 등과 같은 품질을 저하시키는 다양한 변화를 나타낸다. 그러나, 최근에 저온과 관련이 있는 애기장대 리보솜의 P3 (AtP3B) 유전자를 과발현시킨 형질전환 고구마를 개발한 결과 실제로 저온 저장 능력이 증가하는 것으로 알려졌다 (Ji et al. 2017b). 또한 저온 저장조건에서 국내 고구마 품종인 울미의 전사체 분석을 통하여 저온과 관련된 기초 자료들이 수집되었으며 (Ji et al. 2017a), 저온저장성이 높은 고구마 품종인 Xushu 15-1과 저장성이 낮은 품종인 Xushu 15-4에서 저온 저장성과 관련된 전사체 분석도 수행되었다 (Ji et al. 2020). 그러나 수확 후 저온에서 저장하는 동안 고구마 저장뿌리에서 나타나는 분자적 변화에 대한 연구는 매우 제한적이며 저온 저장을 용이하게 하는 추가적인 핵심 유전자의 동정이 필요한데, 이와 같은 연구는 저온 저장 능력이 높은 새로운 품종의 개발에 도움이 될 것으로 생각된다.

단백질체학은 유전체에서 발견되어 만들어지는 단백질의 총체를 의미하는 프로테오믹스를 연구하는 방법과 기술을 포괄적으로 의미하며, 일반적인 과정은 추출된 단백질을 2차원 전기영동 (two-dimensional electrophoresis, 2-D)으로 전개하고 유의미한 각각의 단백질 spot을 분리한 다음 질량 분석을 통하여 동정하는 것이다. 이러한 단백질체의 연구를 통하여 단백질 전체의 대량 분석과 상호기능관계 지도의 작성, 구조 분석 등이 가능하며, 이를 통해 궁극적으로 특정 단백질과 그 유전자의 기능을 동시에 밝혀낼 수 있다 (Chen and Harmon 2006). 현재까지 단백질체의 연구는 다양한 작물들에서 수행되었다 (Andrade et al. 2012; Manaa et al. 2013; Palma et al. 2011; Wu et al. 2013; Zeng et al. 2011). 선행연구에서 고구마의 품종별 특성, 뿌리 발달과정 및 선충 저항성 반응 등과 관련하여 단백질체 연구가 진행된 바 있지만 (Ha et al. 2017; Lee et al. 2012, 2015), 아직까지 저온 저장성과 관련된 단백질

체에 대한 분석은 보고된 바가 없다. 따라서, 본 연구의 목적은 선행 연구에 의해 저온 저장 능력이 높거나 낮은 것으로 각각 밝혀진 Xushu 15-1과 Xushu 15-4 고구마 품종에서 단백질체를 분석하여 저온저장 반응성 단백질의 분리·분석 및 분자적 기작을 연구하는 것이다. 본 연구를 통하여 구명된 단백질체에 관한 결과는 고구마의 저온저장 반응성에 관련된 분자적 기작의 해명에 중요한 정보를 제공할 것으로 기대된다.

재료 및 방법

식물 재료

고구마 품종인 Xushu 15-1과 Xushu 15-4는 중국 Xushu의 중국농업과학원 고구마 연구소에서 분양 받아 한국생명공학 연구원에서 재배되었다. 수확된 저장뿌리(괴근)는 35°C 및 85% 상대 습도에서 3일 동안 큐어링 처리를 하였다. 각 품종의 대조구 시료(0주)는 큐어링 종료 후 채취 하였으며, 저온 처리구의 시료는 보관온도를 4°C로 하고 8주 후에 채취 하였다 (Ji et al. 2020). 각 시료들은 채취 후 즉시 액체 질소에서 동결 분쇄하고 단백질을 추출할 때까지 -70°C에서 보관하였다.

단백질 추출 및 이차원 전기영동

(two-dimensional electrophoresis, 2-D)

단백질은 액체질소로 마쇄된 각 품종의 저장뿌리 10 g을 이용하여 phenol법으로 추출하였으며 (Hurkman and Tanaka 1986), Bradford법으로 정량하였다 (Bradford 1976). 이차원 전기영동은 Lee et al. (2012)의 방법에 따라 실시되었다. 등전점 (isoelectronic-focusing, IEF) 전기영동은 17 cm immobilized pH gradient gel (IPG) strip (pH4-7, Bio-rad, CA)에 400 μ g의 단백질 (300 μ L)을 로딩하고 PROTEAN IEF Cell (Bio-rad, CA)에서 실시하였다. Sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis (SDS-PAGE)는 13% polyacrylamide gel을 이용하여 PROTEAN® II xi Cell (Bio-rad, CA)에서 실시하였다. 2-D가 끝난 gel은 Coomassie Brilliant Blue G-250 (CBBG-250, Bio-rad, CA)로 염색하고 (Matsui et al. 1999), GS-800 Calibrated Densitometer (Bio-Rad)를 이용하여 스캔하였다. 2-D는 각 단백질 샘플 당 5번 실시하였으며, 가장 고화질의 이미지를 갖는 gel을 master gel로 정한 후, 반복적이고 뚜렷하게 발현량의 차이가 나는 단백질 spot들을 선정한 후 각각에 고유 번호를 부여하였다.

MALDI-TOF/TOF MS의 측정, 데이터의 분석 및 정리

CBBG로 염색된 gel에서 선정된 각각의 단백질 spot을 coring 하고, 탈색, reduction, alkylation 및 In gel digestion을 하였다

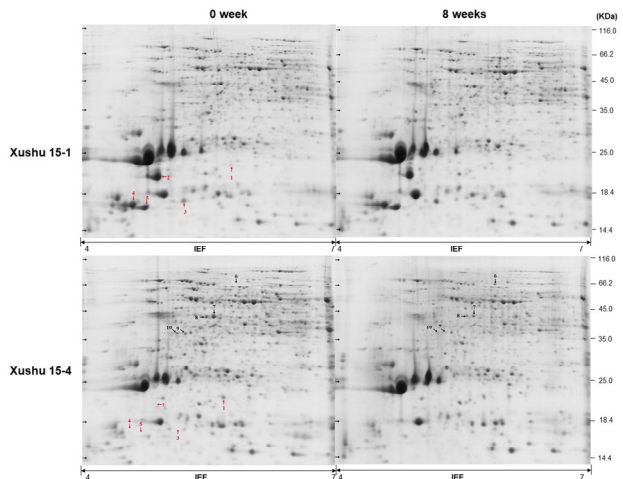


Fig. 1 High-resolution 2-D analysis of total protein extracted from storage roots of two cultivars of sweet potatoes with contrasting low temperature tolerance during storage. The proteins were first separated on IPG strips (pH 4-7), following which SDS-PAGE was performed on 13.0% polyacrylamide gels. Gels were stained with colloidal CBB. Spot numbers indicate proteins that were differentially expressed in Xushu 15-1 (with high cold storage tolerance) and Xushu 15-4 (with low cold storage tolerance). Red arrows indicate spots expressed in both Xushu 15-1 and Xushu 15-4 during low temperature storage, while black arrows indicate spots specific to Xushu 15-4 during low temperature storage. Ten gels per biological replicate were assessed

(Kim et al. 2004). 전처리된 완료된 단백질 시료는 355 nm의 200 Hz ND: YAG laser를 사용하는 ABI 4800 Plus TOF-TOF Mass Spectrometer (Applied Biosystems, Framingham, MA, USA)를 사용하여 MALDI-TOF/TOF MS 분석을 실시하였다. MS/MS spectra는 검색엔진으로서 MASCOT (<http://www.matrixscience.com>)와 ProteinPilot v.3.0을 사용하여 NCBI nr database (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)에서 50 ppm의 peptide와 fragment ion mass tolerance로 검색하였으며, 동정된 단백질은 ‘GO-MIPS funcat conversion table’ (<http://geneontology.org/external2go/mips2go>)의 기준에 따라 분류하였다.

결과 및 고찰

저장 시기에 따른 고구마 품종의 단백질체 비교

저온 저장성이 높은 고구마 품종 Xushu 15-1과 저온 저장성이 낮은 Xushu 15-4의 저장뿌리를 4°C의 온도조건에서 8주간 보관한 후 단백질을 추출하였다. 2-D를 위해 pH 4-7 범위의 IPG strip으로 IEF를 수행하였으며 SDS-PAGE로 단백질체를 분리하였다(Fig. 1). 대조구(0주)의 전기영동 이미지에서 Xushu 15-1은 Xushu 15-4에 비하여 4개 spot (spot 2, 3, 4 및 5)이 새롭게 발현되었고 1개 spot (spot 1)은 발현량은 현저하

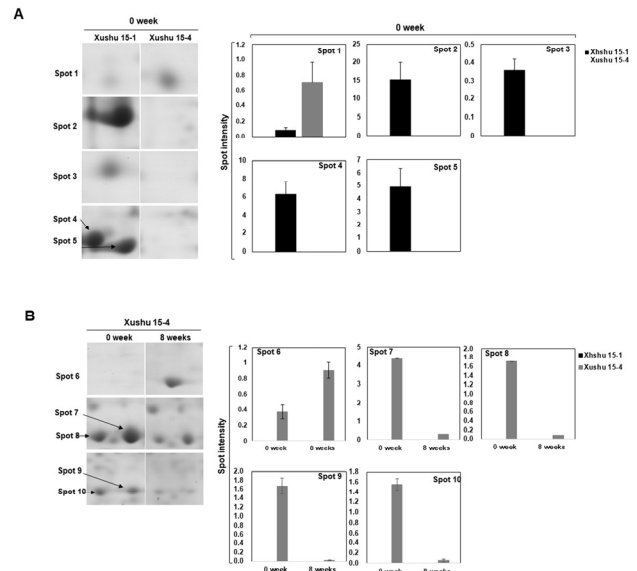


Fig 2 Enlarged views of 2-D maps of differentially expressed proteins marked in Fig. 1. (A) Spots indicated by red arrows in Fig. 1. (B) Spots indicated by black arrows in Fig. 1

게 적은 것으로 나타났다. 또한 8주간의 저온 저장 후 Xushu 15-1은 각각의 단백질 spot들의 발현량에 별다른 변화가 없었으나, Xushu 15-4의 경우에는 4개 spot (spot 7, 8, 9 및 10)의 발현량이 감소하였고 1개 spot (spot 6)의 발현량은 증가하였다.

상기 단백질 spot들은 이미지 분석을 통해 발현량의 정량적 차이를 비교하였다. 대조구의 spot 2-5는 Xushu 15-4에 비해 높은 저온 저장성을 갖는 Xushu 15-1의 저장뿌리에서만 품종 특이적으로 다량 발현되었으나, spot 1은 Xushu 15-1에 비해 Xushu 15-4에서 약 8배 가량 더 높게 발현되었다(Fig. 2A). 그러나 이들 단백질 모두는 8주간의 저온 저장에 의해서 별다른 발현량의 변동이 없었다. 한편 8주간의 저온 저장 동안 spot 6-10의 발현량은 낮은 저장성을 갖는 Xushu 15-4에서만 현저하게 차이가 났는데, 대조구와 비교하여 spot 6은 약 6.4배 증가하였으나 spot 7-10은 각각 14.8, 21.3, 83.4 및 27.1배 감소하였다(Fig. 2B).

동정된 단백질의 기능 분석

분리된 10개의 단백질을 동정한 결과, spot 2는 sporamin A, spot 7 및 8은 actin 4와 actin, spot 9-10은 fructokinase-like protein으로 동정되었으며, spot 1, 3, 4, 5 및 6은 미동정되었다(Table 1). 최근 선행연구를 통해 저장성이 높은 Xushu 15-1과 저장성이 낮은 Xushu 15-4 고구마 품종의 저장뿌리로부터 저온저장 후 전사체 분석이 진행된 바 있다(Ji et al. 2020). 그 전사체 변화의 데이터를 이용하여 저온저장 동안 단백질 발현량의 큰 차이가 확인된 sporamin, actin 및 fructokinase 유전자들의 발현 변화를 비교하였다(Fig. 3). 그 결과, 단백질 발현량의 감소가 확인된 sporamin, actin 및 fructokinase들은 그

Table 1 Differentially expressed in Xushu 15-1 and/or Xushu 15-4 sweetpotato lines, identified by MALDI-TOF MS analysis

Spot No ^a	Protein name	NCBI accession No.	Organism	Mr ^b /pI ^c	Score	SC ^d (%)
2	Sporamin A	Gi404351739	<i>Ipomoea batatas</i>	24.2/5.38	538	41
7	Actin4	Gi312231911	<i>Ipomoea nil</i>	41.8/5.38	114	43
8	Actin	Gi357057404	<i>Lactuca sativa</i>	32.1/4.92	91	49
9	Fructokinase	Gi20975618	<i>Cicer arietinum</i>	23.0/5.65	173	25
10	Fructokinase	Gi20975618	<i>Cicer arietinum</i>	23.0/ 5.65	153	23

^aNumbers correspond to those in 2-DE gels in Fig. 1; ^bmolecular weight; ^cisoelectric point; ^dsequence coverage.

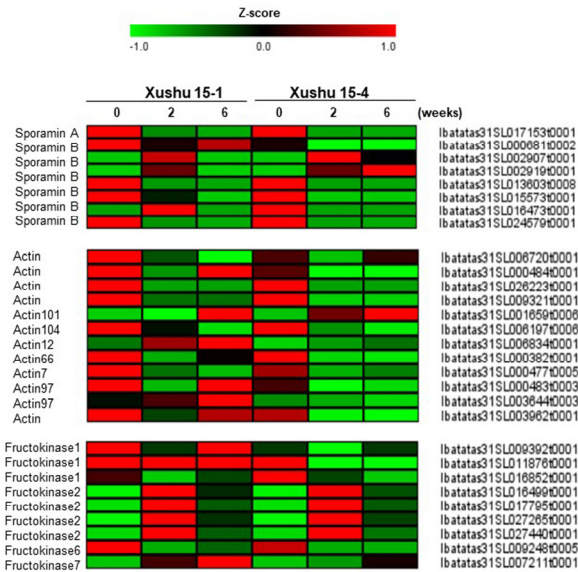


Fig. 3 Transcriptome-based DEG analysis of genes encoding sporamin, actin, and fructokinase. A heatmap was constructed using MultiExperiment Viewer (MeV)

유전자군들의 발현도 대체적으로 감소되었으나, 일부의 fructokinase 유전자군들은 발현이 증가하는 경향이였다.

Maeshima et al. (1985)에 의해 처음 보고된 sporamin은 고구마 저장뿌리의 주요 저장 단백질로 전체 수용성 단백질의 60~80%를 차지하고 있다. Sporamin은 주로 저장뿌리에 많이 발현되며, 줄기에는 매우 적고 잎에는 없는 것으로 보고되었다(Hattori et al. 1989). Sporamin은 또한 nucleotide의 상동성을 기준으로 2개의 유전자 그룹인 sporamin A와 B로 구분된다(Hattori et al. 1989). 많은 연구들에서 고구마 저장뿌리에는 다량의 trypsin 억제제의 활성이 존재하는데, 가장 다량으로 존재하는 sporamin이 trypsin 억제제로서의 활성을 갖는 것으로 보고되었다(Yeh et al. 1997). 그러므로 본 실험에서와 같이 sporamin이 다량 발현된 X15-1은 이 단백질이 발현되지 않은 X15-4에 비하여 trypsin 억제제의 활성이 더 높아서(Fig. 2 spot 2), 장기간의 저온저장 동안 미생물 등에 의한 뿌리의 부패에 저항성을 발휘하였을 것으로 예상되었다.

Actin의 주요 역할은 세포의 구조 유지 및 복합체 형성, 세포 및 세포소기관의 이동 및 복제에서 다양한 기능을 수행하

는 미세섬유인 선형 중합체를 형성하는 것이다(Lodish et al. 2016). 일반적으로 actin의 네트워크는 세포에 기계적 특성과 세포질을 통한 신호 전달의 경로를 제공하며 신속한 조립 및 분해가 이루어진다. Actin 단백질은 세포질과 핵 모두에서 발견되는데(Grummt 2006), 그 위치는 세포가 받는 자극을 통합하는 세포막 신호전달경로에 의해 조절되며, 이에 반응하여 actin 네트워크의 재구성이 자극된다(Eckert et al. 2002). 유전자 분석을 통해 식물의 유전체에는 많은 종류의 actin 유전자군이 있음이 확인되었는데, 모델식물인 애기장대에서는 10가지 유형의 actin 유전자들이 보고되었다(Gunning et al. 2015). Actin은 식물 세포에서 소기관의 이동과 세포분열 뿐만 아니라 세포의 신장 및 분화와 관련된 형태 형성에도 관여하는 것으로 보고되었다(Higaki et al. 2007). 그러므로 저온 저장 조건에서 actin 단백질의 발현 감소가 확인된 Xushu 15-4는 (Fig. 2, spot 7 및 8) Xushu 15-1에 비하여 actin 단백질이 관여하는 세포의 제반 기능들이 광범위하게 손상되고, 더 심한 감수성을 나타내는 것으로 사료되었다.

일반적으로 식물에서 sucrose는 sucrose합성효소에 의해 UDG-glucose와 fructose로 분해되거나 추가 당 대사를 위해 invertase에 의해 glucose와 fructose로 분해된다(Dennis and Blakeley 2000). 여기서 fructokinase는 기질 특이성과 친화성이 높은 유리된 fructose를 인산화 한다(Renz and Stitt 1993). 따라서 fructokinase에 의한 fructose의 인산화는 sucrose의 분해와 당 대사에 필수적이며, 이러한 작용은 특히 유관속 조직의 발달에 필수적이라고 알려져 있다(Damari-Weissler et al. 2009; German et al. 2003). Fructokinase는 완두콩의 종자, 아보카도의 과일, 옥수수의 낱알 등과 같은 다양한 식물 종의 조직에서 작용하는 특성을 갖는다(Odanaka et al. 2002). 특히, 감자와 같은 식물의 수용부(sink) 조직에서 작용하는 sucrose 합성효소와 함께 전분 합성을 조절하는 기능도 있는 것으로 알려져 있다(Odanaka et al. 2002). 그러므로 저온 저장 조건에서 fructokinase-like protein의 발현량이 현저하게 감소된 X15-4는 X15-1에 비하여 전분대사에 관여하는 광범위한 제 기능들이 손상되고 감수성이 더 커지는 것으로 생각된다. 상기와 같은 연구 결과를 통해 저온 저장 조건에서 저장성이 우수한 고구마 품종과 저장성이 낮은 품종 간에는 sporamin, actin 및 fructokinase-like protein 등과 같은 주요 대사적 활성

을 제어하는 단백질들의 발현에 차이가 있음이 확인되었다. 추가적인 연구를 통하여 미동정된 단백질들도 동정한다면 저온저장성에 관련된 단백질들의 종류 및 그 역할을 보다 명확히 구명하는데 기여할 수 있을 것으로 사료되었다.

적 요

고구마의 저온 내성 반응의 분자적 기작에 대한 정보를 얻기 위해 저온 저장 내성이 높은 고구마 품종 Xushu 15-1과 저온 저장 내성이 낮은 Xushu 15-4에서 발현되는 단백질체를 2-D와 MALDI-TOF/TOF를 이용하여 분석하였다. 저온 처리가 되지 않은 대조구 간의 분석 결과, Xushu 15-1에서는 4개의 단백질 spot이 새롭게 발현되었으며, Xushu 15-4에서는 1개 단백질 spot의 발현량이 Xushu 15-1에 비하여 더 높았다. 이들 중 Xushu 15-1에서 새롭게 발현된 spot 2는 sporamin으로 동정되었다. 4°C 처리된 2개 품종의 저장뿌리에서 8주 동안의 단백질 발현량의 변화를 조사한 결과, Xushu 15-1에서는 별다른 차이가 없었다. 그러나, Xushu 15-4에서는 1개 단백질 spot의 발현량이 증가하였고 4개 spot들의 발현량은 감소하였다. 발현량이 감소된 단백질 중 spot 7 및 8번은 actin, spot 9 및 10번은 fructokinase-like protein으로 동정되었다. 본 연구의 결과는 저장 중 고구마의 저온 내성과 관련된 복잡한 반응성 기작에 대한 이해를 높이고, 향후 저온 저장 능력이 향상된 신품종 고구마의 개발을 위한 후보 유전자를 특정하는데 이용될 수 있을 것으로 사료된다.

사 사

본 연구는 한국연구재단 중견연구자지원사업(2021R1A2C400188711)의 지원으로 수행되었다.

References

- Andrade Jde M, Toledo TT, Nogueira SB, Cordenunsi BR, Lajolo FM, do Nascimento JR (2012) 2D-DIGE analysis of mango (*Mangifera indica* L.) fruit reveals major proteomic changes associated with ripening. *J Proteomics* 75:3331-3341
- Bovell-Benjamin AC (2007) Sweetpotato: a review of its past, present, and future role in human nutrition. *Adv Food Nutr Res* 52:1-59
- Bradford MM (1976) A rapid sensitive methods for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principles of protein-dye binding. *Anal Biochem* 72:248-255
- Chen S, Harmon AC (2006) Advances in plant proteomics. *Proteomics* 6:5504-5516
- Damari-Weissler H, Rachamilevitch S, Aloni R, German MA, Cohen S, Zwieniecki MA, Holbrook NM, Granot D (2009) LeFRK2 is required for phloem and xylem differentiation and the transport of both sugar and water. *Planta* 230:795-805
- Dennis D, Blakeley S (2000) Carbohydrate metabolism. *Biochem Mol Biol Plant* 2000:630-675
- Eckert R, Randall D, Burggren WW, French K (2002) Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations. New York: W.H. Freeman and CO.
- Edmunds B, Boyette M, Clark C, Ferrin D, Smith T, Holmes G (2008) Postharvest handling of sweetpotato. North Carolina Coop Ext Serv.
- German MA, Dai N, Matsevitz T, Hanael R, Petreikov M, Bernstein N, Ioffe M, Shahak Y, Schaffer AA, Granot D (2003) Suppression of fructokinase encoded by LeFRK2 in tomato stem inhibits growth and causes wilting of young leaves. *Plant J* 34:837-846
- Grummt I (2006) Actin and myosin as transcription factors. *Curr Opin Gene Dev* 16:191-196
- Gunning PW, Ghoshdastider U, Whitaker S, Popp D, Robinson RC (2015) The evolution of compositionally and functionally distinct actin filaments. *J Cell Sci* 128:2009-2019
- Ha J, Won JC, Jung YH, Yang JW, Lee HU, Nam KJ, Park SC, Jeong JC, Lee SW, Lee DW, Chung JS, Lee JJ, Kim YH (2017) Comparative proteomic analysis of the response of fibrous roots of nematode-resistant and -sensitive sweet potato cultivars to root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Acta Physiol Plant* 39:262
- Hattori T, Yoshida N, Nakamura K (1989) Structural relationship among the members of multigene family coding for the sweetpotato tuberous roots storage proteins. *Plant Mol Biol* 13:563-572
- Higaki T, Sano T, Hasezawa S (2007) Actin microfilament dynamics and actin side-binding proteins in plants. *Curr Opin Plant Biol* 10:549-556
- Hurkman WJ, Tanaka CK (1986) Solubilization of plant membrane proteins for analysis by to-dimensional gel electrophoresis. *Plant Physiol* 81:802-806
- Ji CY, Chung WH, Kim HS, Jung WY, Kang L, Jeong JC, Kwak SS (2017a) Transcriptome profiling of sweetpotato tuberous roots during low temperature storage. *Plant Physiol Biochem* 112:97-108
- Ji CY, Jin R, Xu Z, Kim HS, Lee CJ, Kang L, Kim SE, Lee HU, Lee JS, Kang CH, Chi YH, Lee SY, Xie Y, Li H, Ma D, Kwak SS (2017b) Overexpression of *Arabidopsis P3B* increases heat and low temperature stress tolerance in transgenic sweetpotato. *BMC Plant Biol* 17:139
- Ji CY, Kim HS, Lee CJ, Kim SE, Lee HU, Nam SS, Lie Q, Mae D, Kwak SS (2020) Comparative transcriptome profiling of tuberous roots of two sweetpotato lines with contrasting low temperature tolerance during storage. *Gene* 727:144244
- Kim ST, Kim SG, Hwang DH, Kang SY, Kim HJ, Lee BH, Lee JJ, Kang KY (2004) Proteomic analysis of pathogen-responsive proteins from rice leaves induced by rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *Proteomics* 4:3569-3578.
- Kwak SS (2019) Biotechnology of the sweetpotato: ensuring

- global food and nutrition security in the face of climate change. *Plant Cell Rep* 38:1361-1363
- Lee JJ, Kim YH, Kwak YS, An JY, Kim PJ, Lee BH, Kumar V, Park K, Chang ES, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2015) A comparative study of proteomic differences between pencil and storage roots of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) *Plant Physiol Biochem* 87:92-101
- Lee JJ, Park KW, Kwak YS, Ahn JY, Jung YH, Lee BH, Jeng JC, Lee HS, Kwak SS (2012) Comparative proteomic study between tuberous roots of light orange- and purple-fleshed sweetpotato cultivars. *Plant Sci*. 19:120-129
- Lodish HF, Berk A, Kaiser C, Krieger M, Bretscher A, Ploegh H, amon A, Martin KC (2016) *Cell Organization and Movement I: Microfilaments*. Molecular Cell Biology (Eighth ed.). New York: W.H. Freeman
- Lieberman M, Craft CC, Audia W, Wilcox M (1958) Biochemical studies of chilling injury in sweetpotatoes. *Plant Physiol* 33: 307-311
- Maeshima M, Sasaki T, Asahi T (1985) Characterization of major proteins in sweet potato tuberous roots. *Phytochemistry* 24: 1899-1902
- Manaa A, Faurobert M, Valot V, Bouchet JP, Grasselly D, Causse M, Ahmed HB (2013) Effect of salinity and calcium on tomato fruit proteome. *OMICS* 17:338-352
- Matsui NM, Smith-Beckerman DM, Epstein LB (1999) Staining of preparative 2-D (2-D proteome analysis protocols). *Methods Mol Biol* 112:370-311
- Minamikawa T, Akazawa T, Uritani I (1961) Mechanism of cold injury in sweet potatoes II. Biochemical mechanism of cold injury with special reference to mitochondrial activities. *Plant Cell Physiol* 2:301-309
- Odanaka S, Bennett AB, Kanayama Y (2002) Distinct physiological roles of fructokinase isozymes revealed by gene-specific suppression of Frk1 and Frk2 expression in tomato. *Plant Physiol*. 129:1119-1126
- Palma MJ, Corpas FJ, del Río LA (2011) Proteomics as an approach to the understanding of the molecular physiology of fruit development and ripening. *J Proteomic* 74:1230-1243
- Renz A, Stitt M (1993) Substrate specificity and product inhibition of different forms of fructokinases and hexokinases in developing potato tubers. *Planta* 190:166-175
- Sevillano L, Sanchez-Ballesta MT, Romojaro F, Flores FB (2009) Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. Postharvest technologies applied to reduce its impact. *Sci Food Agri* 89: 555-573
- Wollfe JA (1992) *Sweet Potato: an Untapped Food Resource*. Cambridge University Press
- Wu Z, Cheng J, Qin C, Hu Z, Yin C, Hu K (2013) Differential proteomic analysis of anthers between cytoplasmic male sterile and maintainer lines in *Capsicum annuum* L. *Int J Mol Sci* 14:22982-22996
- Xie Z, Zhou Z, Li H, Yu J, Jiang J, Tang Z, Ma D, Zhang B, Han Y, Li Z (2019) High throughput sequencing identifies chilling responsive genes in sweetpotato (*Ipomoea batatas* Lam.) during storage. *Genomics* 111:1006-1017
- Yamaki S, Uritani I (1972) Mechanism of chilling injury in sweet potato VII. Changes in mitochondrial structure during chilling storage. *Plant Cell Physiol* 13:795-805
- Yeh KW, Chen JC, Lin MI, Chen YM, Lin CY (1997) Functional activity of sporamin from sweetpotato (*Ipomoea batatas* Lam.): a tuber storage protein with trypsin inhibitory activity. *Plant Mol Biol* 33:565-570
- Zeng Y, Pan Z, Ding Y, Zhu A, Cao H, Xu Q, Deng X (2011) A proteomic analysis of the chromoplasts isolated from sweet orange fruits [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck]. *J Exp Bot* 62: 5297-5309