



植物遗传资源学报

Journal of Plant Genetic Resources

ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目：甘薯 IbSAUR76 基因表达特征及互作蛋白筛选
作者：白楠楠, 曹艳东, 郑亚婷, 罗状, 赵彩良, 唐锐敏, 吴宇浩, 武小平, 贾峥嵘, 陈伟, 贺立恒, 贾小云
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20241113001
收稿日期: 2024-11-13
网络首发日期: 2025-02-12
引用格式: 白楠楠, 曹艳东, 郑亚婷, 罗状, 赵彩良, 唐锐敏, 吴宇浩, 武小平, 贾峥嵘, 陈伟, 贺立恒, 贾小云. 甘薯 IbSAUR76 基因表达特征及互作蛋白筛选 [J/OL]. 植物遗传资源学报. <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20241113001>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式 (包括网络呈现版式) 排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊 (光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊 (网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊 (网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物 (ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

甘薯 *IbSAUR76* 基因表达特征及互作蛋白筛选

白楠楠¹, 曹艳东¹, 郑亚婷², 罗状², 赵彩良², 唐锐敏¹, 吴宇浩³, 武小平⁴, 贾峥嵘⁵,
陈伟⁴, 贺立恒², 贾小云¹

(¹山西农业大学生命科学学院/山西省特用作物遗传和代谢工程研究中心, 太谷 030801; ²山西农业大学农学院/山西省特用作物遗传和代谢工程研究中心, 太谷 030801; ³山西农业大学棉花研究所, 运城 044000; ⁴山西农业大学玉米研究所, 忻州 034000; ⁵山西农业大学高粱研究所, 晋中 030600)

摘要: 甘薯 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] 在整个生长发育过程中容易遭受各种各样的生物胁迫和非生物胁迫, 这些胁迫严重影响其生长发育, 进而导致其品质下降和产量锐减。因此, 挖掘甘薯抗逆相关基因并深入探究其功能与作用机制, 进而培育抗逆性强的甘薯新品种对于提升甘薯的耐盐耐旱性、保障甘薯产业的可持续发展具有重要意义。*SAUR* (*small auxin up RNA*) 基因作为生长素信号传导途径中的关键成员, 在调控植物生长发育和响应非生物胁迫方面发挥着重要作用。为了深入探究 *IbSAUR76* 基因在甘薯中的功能及其作用机制, 本研究成功克隆了 *IbSAUR76* 基因, 并构建了 35::*IbSAUR76*::GFP 融合表达载体, 亚细胞定位结果显示 *IbSAUR76* 蛋白定位于细胞核。为了进一步揭示 *IbSAUR76* 基因在甘薯逆境胁迫中的作用机制, 我们克隆了 *IbSAUR76* 基因的启动子序列。顺式作用元件预测结果表明, *IbSAUR76* 中包含多个逆境和激素响应元件。在干旱和盐处理条件下, *IbSAUR76* 的表达量均显著升高, 表明该基因在甘薯的逆境应答中发挥作用。此外, 本研究构建了 *IbSAUR76* 的诱饵载体, 通过 mating 法从甘薯 cDNA 酵母文库中筛选得到 27 个与 *IbSAUR76* 相互作用的候选蛋白, 并对其中两个与非生物胁迫相关的互作蛋白 *IbERF2* 及 *IbHOS15* 进行酵母双杂交回转变验证。本研究丰富了对 *IbSAUR76* 基因功能的认识, 为深入解析 *IbSAUR76* 在甘薯中的功能和作用机制提供了理论基础。

关键词: 甘薯; *IbSAUR76*; 生长素; 互作蛋白

Identification of *IbSAUR76* Gene Expression Profiles and Screening of Interacting Proteins in Sweetpotato

BAI Nannan¹, CAO Yandong¹, ZHENG Yating², LUO Zhuang², ZHAO Cailiang², TANG Ruimin¹,
WU Yuhao³, WU Xiaoping⁴, JIA Zhengrong⁵, CHEN Wei⁴, HE Liheng², JIA Xiaoyun¹

(¹College of Life Sciences, Shanxi Agricultural University/Shanxi Engineering Research Center for Genetics and Metabolism of Special Crops, Taigu 030801;

²College of Agriculture, Shanxi Agricultural University/Shanxi Engineering Research Center for Genetics and Metabolism of Special Crops, Taigu 030801;

收稿日期: 2024-11-13

第一作者研究方向为植物重要功能基因的挖掘与应用, E-mail: yonuoqianjin@163.com

通信作者: 贾小云, 研究方向为薯类作物遗传育种, E-mail: jiaxiaoyun@sxau.edu.cn

基金项目: 山西省研究生科研创新项目 (2023KY321); 中央引导地方科技发展资金项目 (YDZJSX2024B007); 山西农业大学科技创新提升工程 (CXGC2023051, CXGC2023074); 山西省回国留学人员科研资助项目 (2021-074); 山西省基础研究计划 (202403021212098); 山西农业大学杂粮研究院项目 (Z120220502)

Foundation projects: The Graduate Research and Innovation Projects of Shanxi Province (2023KY321); The Central Guidance for Local Science and Technology Development Fund Project (YDZJSX2024B007); Science and Technology Innovation Enhancement Programs of Shanxi Agricultural University (CXGC2023051, CXGC2023074); Research Funding Project for Returned Overseas Students in Shanxi Province (2021-074); Shanxi Province Basic Research Program (202403021212098); Projects of the Millet Research Institute of Shanxi Agricultural University (Z120220502)

Abstract: Sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] is highly susceptible to a variety of biotic and abiotic stresses during its growth and development. These stresses can severely disrupt its growth and development, which in turn causes a significant decline in quality and yield. Therefore, identifying stress-resistance-related genes in sweetpotato, exploring their functions and mechanisms, and breeding new varieties with enhanced stress resistance are crucial for improving salt and drought tolerance and ensuring the sustainable development of the sweetpotato. *SAUR* (*small auxin up RNA*) genes are key components of the auxin signaling pathway and play essential roles in regulating plant growth and development as well as in responding to abiotic stresses. To investigate the function and mechanism of the *IbSAUR76* gene in sweetpotato, we cloned this gene and constructed an *IbSAUR76*-GFP fusion expression vector. Our results showed that the *IbSAUR76* protein is localized in the nucleus. To gain deeper insights into the role of the *IbSAUR76* gene in the stress response of sweetpotato, we then cloned its promoter sequence. The prediction of *cis*-acting elements revealed that the *IbSAUR76* promoter contains multiple stress and hormone response elements. Under drought and salt treatments, the expression level of *IbSAUR76* was significantly upregulated, indicating that this gene plays a role in the stress response of sweetpotato. Moreover, a bait vector for *IbSAUR76* was constructed and used to screen the sweetpotato cDNA yeast library, identifying 27 candidate proteins that interact with *IbSAUR76*. Among these, two interaction proteins related to abiotic stress, *IbERF2* and *IbHOS15*, were verified using yeast two-hybrid back-transformation. In summary, this study not only enriches our understanding of the *IbSAUR76* gene in sweetpotato but also provides a solid theoretical foundation for further in-depth analysis of its function. The identification and characterization of *IbSAUR76* and its interacting proteins are significant steps toward developing more stress-resistant sweetpotato varieties. Among these, two interaction proteins related to abiotic stress, *IbERF2* and *IbHOS15*, were verified by yeast two-hybrid (Y2H). In summary, this study not only enriches our knowledge of the *IbSAUR76* gene in sweetpotato but also provides a theoretical basis for further in-depth analysis of its function.

Key words: sweetpotato; *IbSAUR76*; auxin; interacting protein

甘薯 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] 隶属于旋花科番薯属，是一种广泛种植的一年生蔓生草本植物^[1]。甘薯作为世界上重要的粮食、饲料及工业原料作物，因具有适应性强、产量高、营养价值高等优良特性而备受瞩目^[2]。甘薯含有丰富的碳水化合物（淀粉、单糖及膳食纤维）和生物活性物质（如胡萝卜素、花青素与抗坏血酸等）等营养成分^[3-4]。在人类饮食体系中，甘薯不仅是能量与营养的重要来源，还具有降低血糖、预防心血管疾病及提升机体免疫等功效^[5]。中国是世界上最大的甘薯生产国^[6]，然而，土壤盐度与干旱等环境因素严重制约了甘薯的生长、生产力及品质提升。特别是当甘薯种植于边际土地等次优环境下时，这一问题尤为突出^[7]。因此，挖掘甘薯抗逆相关基因并深入探究其功能与作用机制，对于提升甘薯的耐盐耐旱性、保障甘薯产业可持续发展具有重要意义。

生长素 (IAA, auxin) 是最早被发现的一类植物激素, 在植物生长发育过程中发挥着重要的调节作用^[8]。生长素早期响应基因家族是生长素信号转导途径中的重要组成部分, 包括生长素/吲哚乙酸 (*Aux/IAA*, *auxin/indole-3-acetic acid*)、酰基酰胺合成酶 (*GH3*, *gretchen hagEN 3*) 和生长素上调小 RNA 基因 (*SAUR*, *small auxin up RNA*)。其中, *Aux/IAA* 基因家族编码短暂存在的核蛋白, 通过特定结构域与生长素响应因子 (ARFs, *auxin response factors*) 相互作用, 进而抑制由 ARFs 激活基因的转录活性^[9]。*GH3* 基因家族通过编码具有生长素氨基酸化合成酶活性的 GH3 蛋白, 参与维持植物生长素的动态平衡, 并在植物生长素信号途径、光信号途径及防卫反应中发挥重要作用^[10]。*SAUR* 基因家族是植物特有的最大的生长素响应因子家族, 包含众多成员, 在植物响应生长素信号过程中各自发挥着不同的功能^[11]。

SAUR 基因的发现可追溯至 McClure 等^[12]在大豆下胚轴中的研究, 他们推测该基因是由生长素诱导的转录本。在大多数高等植物中, *SAUR* 基因家族成员众多, 且在染色体相邻位置呈串联重复状态存在, 可能与家族基因复制有关^[13]。此外, *SAUR* 基因通常不含内含子, 编码的蛋白质相对分子质量较小, 介于 9×10^3 到 3×10^4 之间, 易于在细胞内扩散和运输, 从而快速到达作用位点发挥生物学功能^[14-17]。随着对 *SAUR* 基因家族研究的持续深入, 我们对该家族成员功能的认识也越发清晰。首先, *SAUR* 基因参与植物生长发育及次级代谢物的合成。例如, Peng 等^[18]通过对枇杷 *SAUR* 基因家族进行全基因组鉴定分析, 确定了 *EjSAUR22* 基因与果实大小相关; 拟南芥中过表达 *SAUR8*、*SAUR10* 和 *SAUR16* 可促使角果增长^[19], 而 *SAUR50* 可通过抑制蛋白磷酸酶 2C D1 型 (PP2C-D1, *protein phosphatase 2c d-clade 1*) 蛋白磷酸酶的活性进而引起细胞生长^[20]; 拟南芥中异位表达甜樱桃 *PavSAUR55* 会导致拟南芥根伸长及花瓣延迟脱落^[21]; *OsSAUR39* 正调控水稻中花青素的积累^[22]; 龙眼 *DISAUR63* 和 *DISAUR64* 通过响应赤霉素 (GA3, *gibberellins*)、水杨酸 (SA, *salicylic acid*)、茉莉酸甲酯 (MeJA, *methyl jasmonate*) 等激素信号而在龙眼体胚发生早期发挥功能^[23]。除了在植物生长发育及次级代谢物合成方面的功能, *SAUR* 基因还在植物应对非生物胁迫方面发挥着重要的调控能力。植物在生长过程中面临着干旱、盐胁迫等多种非生物胁迫, *SAUR* 基因在植物适应这些胁迫环境中起到了不可或缺的作用, 如拟南芥 *AtSAUR32*、*AtSAUR41* 及花生 *AhSAUR3/79*、*AhSAUR30/96* 等在干旱、盐胁迫及低温处理下表现出显著表达变化^[24-26]。尽管对 *SAUR* 基因在许多植物中的功能有一定的了解, 但有关 *SAUR* 基因在甘薯中的研究仍相对匮乏。目前, 仅有 Mathura 等^[27]对甘薯基因组进行分析, 鉴定出 200 条 *SAUR* 基因家族成员序列。

本研究聚焦于甘薯中的 *IbSAUR76* 基因, 旨在通过分析其在甘薯不同组织、不同生长发育阶段及盐和干旱胁迫下的表达特征, 结合亚细胞定位、启动子克隆分析和酵母双杂交技术筛选并鉴定与 *IbSAUR76* 互作的蛋白, 为进一步揭示 *IbSAUR76* 在甘薯逆境响应过程中的功能和作用机制奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

酵母双杂交菌株 Y2HGold 和 Trizol 试剂购自北京酷来搏公司；反转录及定量试剂购自武汉莫纳生物科技有限公司；Axygen DNA 片段纯化试剂盒购自苏州康宁生命科学公司；pMD19-T 载体购自 TaKaRa 公司；大肠杆菌感受态 (DH5 α)、农杆菌感受态 (GV3101)、诱饵载体 (pGBKT7) 和植物表达载体 (pC1301-35SN) 均由本实验室保存。甘薯品种 ‘栗子香’ (简写 ‘LZX’) 种植于山西农业大学试验田及温室。

1.2 试验方法

1.2.1 *IbSAUR76* 基因的克隆及过表达载体的构建 利用 Trizol 试剂提取 ‘LZX’ 的总 RNA，反转录成 cDNA 后以其为模板，以 *IbSAUR76_SalI_F* 和 *IbSAUR76_XbaI_R* 为引物扩增 *IbSAUR76* 的开放阅读框 (ORF) 序列 (引物序列见表 1)，利用 Axygen DNA 片段纯化试剂盒纯化回收。双酶切回收产物和 pC1301-35SN 载体，16 °C 连接 12 h，连接产物转化 DH5 α 感受态细胞，以 *IbSAUR76_SalI_F* 和 *IbSAUR76_XbaI_R* 为引物，通过菌落 PCR 筛选得到阳性克隆，提质粒，送生工生物工程公司进行测序验证。

表 1 本研究中引物序列

Table 1 Primer sequences in this study

引物名称	引物序列 (5'-3')	用途
Primer name	Primer sequences (5'-3')	Purpose
<i>IbSAUR76_SalI_F</i>	GCGTCGACACAGGCGTAAAAATCGA	过表达载体构建
<i>IbSAUR76_XbaI_R</i>	GCTCTAGAATGGCTAAAGGAGGGAAG	
<i>IbSAUR76_EcoRI_F</i>	GGAATTCATGGCTAAAGGAGGGAAG	诱饵载体构建
<i>IbSAUR76_PstI_R</i>	AACTGCAGACAGGCGTAAAAATCGA	
<i>IbActin_F</i>	TCTCCTTGTACGCCAGTGGT	内参基因
<i>IbActin_R</i>	GGTCAAGACGGAGGATGGCA	
<i>IbSAUR76_F</i>	CCCGGTGTACGTGGGAAAGT	实时荧光定量
<i>IbSAUR76_R</i>	CTCGTCCAAGGATTCGGCT	
T7_F	TAATACGACTCACTATAGGGCGAGC	酵母阳性质粒鉴定
3'AD_R	TTTTCGTTTTTAAAACCTAAGAGTC	
Pro- <i>IbSAUR76-F</i>	TGAGGCGTGCTCTGAAATCT	启动子克隆
Pro- <i>IbSAUR76-R</i>	TGAAGAAATGAGTTTGAGG	

1.2.2 *IbSAUR76* 的亚细胞定位分析 将含有 EGFP 的 pC1301-*IbSAUR76* 融合载体和 pC1301-35SN 空载体采用液氮冻融法将其分别转化到农杆菌 GV3101 中，将阳性单克隆在含有卡那霉素和利福平的 LB 液体培养基

中培养至 OD₆₀₀ 为 0.6, 用等体积的悬浮液 (10 mmol/L 氯化镁, 10 mmol/L 2-吗啉乙磺酸和 100 μmol/L 乙酰丁香酮) 重悬菌体, 室温静止 4 h 后注射烟草叶片, 经过 72 h 培养后, 使用激光共聚焦显微镜进行观察。

1.2.3 *IbSAUR76* 在不同生长时期和组织部位的表达分析 从田间采集生长 60、75、90 和 105 d 的 ‘LZX’ 块根, 以及生长 90 d 的根、茎、叶、叶柄、茎尖。Trizol 试剂提取总 RNA 并反转录为 cDNA。以 *IbActin* 为内参基因, 通过 qRT-PCR 分析 *IbSAUR76* 基因在这些样本中的表达量 (引物序列见表 1)。所有实验进行 3 次重复, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算相对表达量。

1.2.4 *IbSAUR76* 在盐和干旱胁迫下的表达分析 从田间剪取生长 60 d, 长度约 10 cm 的 ‘LZX’ 枝条, 置于 1/2 霍格兰营养液中进行培养 (25 °C/16 h 光照和 22 °C/8 h 黑暗), 培育 2 周待生长状态一致, 将其分为两组, 一组置于添加 30% PEG6000 的 1/2 霍格兰营养液中, 另一组置于含有 200 mmol/L NaCl 的 1/2 霍格兰营养液中, 分别用以进行干旱胁迫和盐胁迫处理。于处理后的 0、1、3、6、12、24 h 采集样本, 且所有处理均设置 3 个生物重复。采集的样本在液氮中速冻备用, 提取所有样本的 RNA 并反转录为 cDNA。运用 qRT-PCR 方法分析 *IbSAUR76* 基因在 PEG 和 NaCl 处理 (0、1、3、6、12、24 h) 下 ‘LZX’ 叶片中的表达模式。所有实验均重复 3 次, 采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算相对表达量。

1.2.5 *IbSAUR76* 启动子的克隆及分析 *IbSAUR76* 启动子序列 (*IbSAUR76* 基因上游 2000 bp 的 DNA 序列) 取自甘薯参考基因组数据库 (https://sweet_potato.uga.edu/)。根据所提取的序列设计 *IbSAUR76* 启动子序列的扩增引物 (引物序列见表 1), 扩增产物纯化、回收后连接至 pMD19-T 载体, 转化 DH5α, 提取质粒后测序。通过网站 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 分析启动子的顺式作用元件。

1.2.6 *IbSAUR76* 基因诱饵载体的构建及转化 Y2HGold 酵母菌株 以 1.2.1 中的阳性质粒为模板, 用 *IbSAUR76_EcoRI_F* 和 *IbSAUR76_PstI_R* 为引物进行 PCR 扩增 (引物序列见表 1)。将 PCR 回收产物和空载体 pGBKT7 质粒双酶切后连接转化至 DH5α, 挑取阳性菌落, 提取质粒后进行 PCR 鉴定和 *EcoRI* 和 *PstI* 双酶切重组验证。将 pGBKT7-*IbSAUR76* 重组质粒转入 Y2HGold 感受态中, 培养 2~3 d 后, 挑 3~6 个单克隆, 分别接种到 3 mL SD/-Trp 液体培养基中, 30 °C、220 r/min 过夜培养, 裂解酵母菌液进行 PCR 阳性鉴定, 选择阳性菌液进行后续实验。

1.2.7 检测诱饵载体毒性及自激活 将空载体 pGBKT7 与重组质粒 pGBKT7-*IbSAUR76* 分别转入 Y2HGold 酵母感受态中, 涂布于 SD/-Trp 培养基, 30 °C 倒置培养 2~3 d, 根据酵母菌落的生长状态分析诱饵载体是否具有毒性。将组合一 (阳性对照: pGBKT7-53+pGADT7-T)、组合二 (阴性对照: pGBKT7-Lam+pGADT7-T) 和组合三 (pGBKT7-*IbSAUR76*+pGADT7) 分别转入 Y2HGold 酵母菌株中, 涂布 DDO (SD/-Leu-Trp) 和 TDO/X (SD/-His-Leu-Trp+X-α-gal) 酵母培养基, 30 °C 倒置培养 2~3 d, 通过菌落生长情况判断诱饵蛋白是否具有自激活活性。

1.2.8 *IbSAUR76* 互作蛋白的筛选、鉴定及功能分析 将 Y2H[pGBKT7-*IbSAUR76*]菌株与甘薯酵母文库菌株共培养，30 °C、35 r/min 培养 24 h，通过显微镜观察酵母结合子状况。随后将菌液涂布于 DDO/X (SD/-Leu-Trp+X- α -gal) 和 TDO (SD/-His-Leu-Trp) 培养基，30°C 倒置培养 3~7 d。挑取 DDO/X 培养基上变蓝和 TDO 培养基上生长正常的酵母菌落接种至 QDO/X (SD/-His-Leu-Trp-Ade+X- α -gal) 培养基上进行复筛，最终得到的蓝色菌落即为候选互作蛋白。

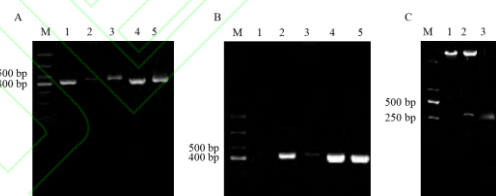
提取复筛所得阳性克隆的酵母质粒，将其转化至 DH5 α 感受态细胞。挑取单菌落，在含 50 mg/mL 氨苄青霉素的 LB 液体培养基中过夜培养，提取质粒，用引物 T7_F 和 3'AD_R 检测条带大小（引物序列见表 1）。选择有条带的质粒测序，将测序所得序列在 NCBI 网站 (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi?PROGRAM=blastn&PAGE_TYPE=BlastSearch&LINK_LOC=blasthome) 进行比对，获取候选基因注释。

1.2.9 互作蛋白的回转验证 将筛选得到的质粒分别与诱饵载体 pGBKT7-*IbSAUR76* 质粒共转至 Y2HGold 感受态中，将阴性对照、阳性对照以及共转化的重组质粒同时点板于 DDO 和 QDO/X 平板，30 °C 倒置培养 2~3 d 后观察菌落生长状况。

2 结果与分析

2.1 *IbSAUR76* 基因克隆和过表达载体的构建

扩增得到长度为 408 bp 的 *IbSAUR76* 基因的 ORF 序列，与预期目的片段大小相符（图 1A）。重组质粒 pC1301-*IbSAUR76* 的菌落 PCR 条带单一且大小为 408 bp（图 1B）。*SalI* 和 *XbaI* 双酶切重组质粒后的片段与 *IbSAUR76* 的 PCR 条带大小一致，且为 408 bp（图 1C），表明过表达载体构建成功。



A: *IbSAUR76* 基因 ORF 序列的扩增，M: DL1000，1~5: *IbSAUR76* 基因的 PCR 产物；B: pC1301-*IbSAUR76* 菌液 PCR 鉴定，M: DL1000，1: 阴性对照：水，2: 阳性对照：*IbSAUR76* 的 PCR 产物；3~5: pC1301-*IbSAUR76* 菌液 PCR 产物；C: pC1301-*IbSAUR76* 重组质粒的酶切验证，M: DL2000，1: pC1301-*IbSAUR76* 重组质粒，2: pC1301-*IbSAUR76* 重组质粒双酶切，3: *IbSAUR76* 的 PCR 片段

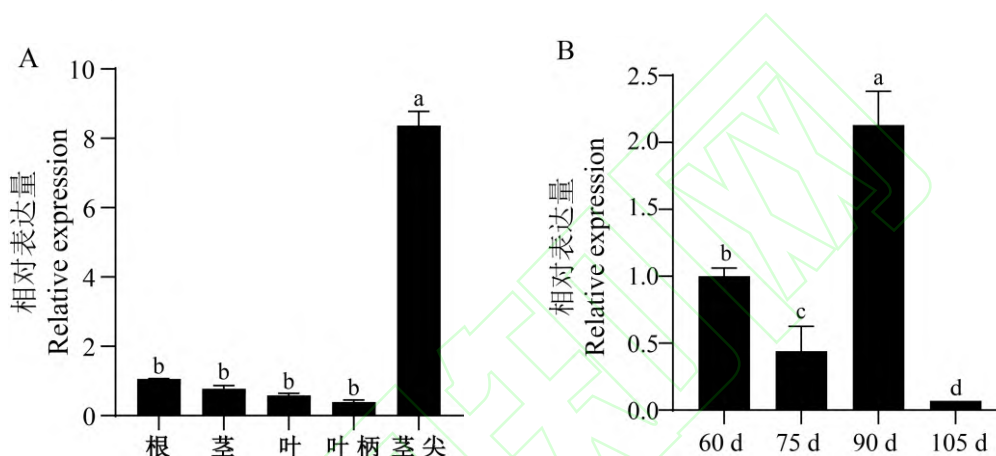
A: ORF sequence of the *IbSAUR76* gene, M:DL1000, 1-5: PCR product of the *IbSAUR76* gene; B: PCR identification of the pC1301-*IbSAUR76* bacterial solution, M: DL1000, 1: Negative control: water, 2: Positive control: the PCR product of *IbSAUR76*, 3-5: PCR product of pC1301-*IbSAUR76* bacterial solution; C: Verification by the enzyme digestion of the pC1301-*IbSAUR76* recombinant plasmid, M:DL2000, 1: pC1301-*IbSAUR76* recombinant plasmid, 2: Double digestion of the pC1301-*IbSAUR76* recombinant plasmid, 3: PCR fragment of *IbSAUR76*

图 1 *IbSAUR76* 基因的克隆和 pC1301-*IbSAUR76* 载体的构建

Fig. 1 Cloning of the *IbSAUR76* gene and construction of the pC1301-*IbSAUR76* vector

2.2 *IbSAUR76* 基因在甘薯不同组织及不同发育时期的表达分析

为深入探究 *IbSAUR76* 在甘薯中的功能，首先对其在甘薯不同组织中的表达进行分析。结果表明，*IbSAUR76* 基因在甘薯根、茎、叶、叶柄中的表达没有显著性差异，在茎尖中的表达量最高（图 2A），而茎尖是分生组织最为活跃的区域，预测 *IbSAUR76* 基因在细胞分裂过程中发挥作用。此外，我们着重分析了 *IbSAUR76* 基因在块根不同发育时期的表达量，发现其表达量在 90 d 时达到峰值，而甘薯此时正处于细胞分裂与块根膨大的高峰期，推测可能是 *IbSAUR76* 的高表达影响细胞膨压或者细胞壁的合成与松弛促进块根生长发育；而在 105 d 时，随着块根发育接近成熟，其表达量降低，推测该时期甘薯的生长发育过程如细胞分裂和块根膨大已基本完成。



A: *IbSAUR76* 的组织特异性; B: *IbSAUR76* 在块根不同发育时期的表达分析; 对组织特异性及不同发育时期的显著性差异以不同小写字母 ($P<0.05$)

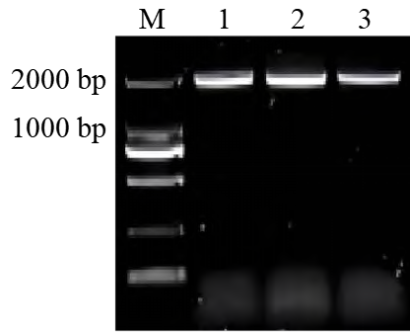
A: Tissue-specific characteristics of *IbSAUR76*; B: The expression levels of *IbSAUR76* in tubers of LZX at different developmental stages; Significant differences in tissue-specificity and different developmental stages are marked with different lowercase letters ($P<0.05$)

图 2 *IbSAUR76* 在不同组织和不同发育时期的表达分析

Fig. 2 Analysis of the expression properties of *IbSAUR76* in different tissues and different developmental stages of sweetpotato

2.3 *IbSAUR76* 启动子的克隆及分析

为进一步分析 *IbSAUR76* 基因可能参与的生物学过程,通过 PCR 扩增获得 *IbSAUR76* 基因上游约 2000 bp 的目标条带 (图 3), 顺式作用元件分析结果表明, *IbSAUR76* 启动子中主要包含光信号响应元件、激素响应元件及胁迫响应元件等 (表 2), 预测 *IbSAUR76* 基因可能在甘薯激素响应和逆境胁迫应答等生物学过程中发挥功能。



M: DL2000, 1~3: *IbSAUR76* 启动子的 PCR 产物

M: DL2000, 1-3: PCR product of the *IbSAUR76* promoter

图 3 *IbSAUR76* 启动子序列的扩增

Fig. 3 Amplification of the promoter sequence of the *IbSAUR76*

表 2 *IbSAUR76* 启动子序列的顺式作用元件分析

Table 2 *Cis*-element in the sequence of *IbSAUR76* promoter

元件名	序列	功能	数量
Element	Sequence	Function	Number
WRE3	CCACCT	参与水分胁迫反应的顺式作用元件	1
WUN-motif	AAATTTCTT	损伤响应元件	2
STRE	AGGGG	应激响应元件	6
box S	AGCCACC	响应发育与环境	1
ERE	ATTCATA	雌激素反应元件	1
FP56	TCCCCATTTACCCCT	调控生长素相关基因的表达	1
TCA-element	CCATCTTTTT	参与水杨酸反应性的顺式作用元件	2
TGACG-motif	TGACG	参与 MeJA 响应性的顺式作用调节元件	1
ABRE	ACGTG	参与脱落酸反应性的顺式作用元件	1
MRE	AACCTAA	金属响应元件	1
Box 4	ATTAAT	参与光响应性的保守 DNA 模块的一部分	3

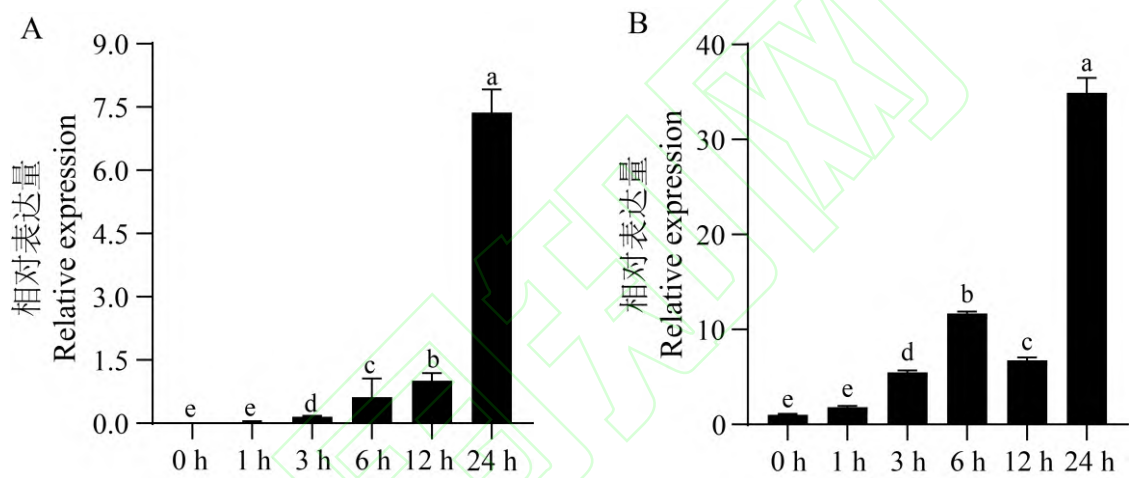
表 2 (续)

元件名	序列	功能	数量
Element	Sequence	Function	Number
G-box	CACGTC	参与光反应性的顺式作用调节元件	1

MYB	TAACCA/TAACTG	MYB 转录因子的结合位点	9
MBS	CAACTG	参与干旱诱导的 MYB 结合位点	1
W box	TTGACC	WRKY 结合位点	2
as-1	TGACG	TGA 结合位点	1
MYC	CATTG	MYC 转录因子结合位点	4

2.4 干旱和盐胁迫诱导甘薯 *IbSAUR76* 的表达

为了探究 *IbSAUR76* 基因在甘薯逆境胁迫中的功能，分析了 *IbSAUR76* 基因在盐和干旱胁迫下的表达水平。结果显示，*IbSAUR76* 基因在两种胁迫下的表达量均增加，且在 24 h 达到峰值，分别约为对照 0 h 的 14.6 倍和 34.9 倍（图 4A、B），表明 *IbSAUR76* 可能在甘薯的抗逆性中发挥作用。



A: *IbSAUR76* 在盐胁迫不同时间段下的表达量；B: *IbSAUR76* 在干旱胁迫不同时间段下的表达量；对于干旱和盐胁迫处理不同时间的显著性差异以不同小写字母 ($P < 0.05$) 标记

同小写字母 ($P < 0.05$) 标记

A: The expression levels of *IbSAUR76* at different time periods under salt stress; B: The expression levels of *IbSAUR76* at different time periods under drought stress; Significant differences at different times of drought and salt stress treatments are marked with different lowercase letters ($P < 0.05$)

图 4 *IbSAUR76* 在盐和干旱胁迫下的表达分析

Fig. 4 *IbSAUR76* expression under salt and drought of sweetpotato

2.5 *IbSAUR76* 蛋白定位于细胞核

为了分析 *IbSAUR76* 蛋白的定位情况，将重组质粒 pC1301-*IbSAUR76* 和 pC1301-35SN 空载质粒转化农杆菌后，通过烟草瞬时侵染，在激光共聚焦显微镜下观察荧光分布情况，结果表明，注射 35S::GFP 载体的烟草细胞内广泛存在绿色荧光，而注射 35S::*IbSAUR76*::GFP 载体的烟草细胞仅在细胞核的位置显示绿色荧光（图 5），表明 *IbSAUR76* 蛋白定位在细胞核中。

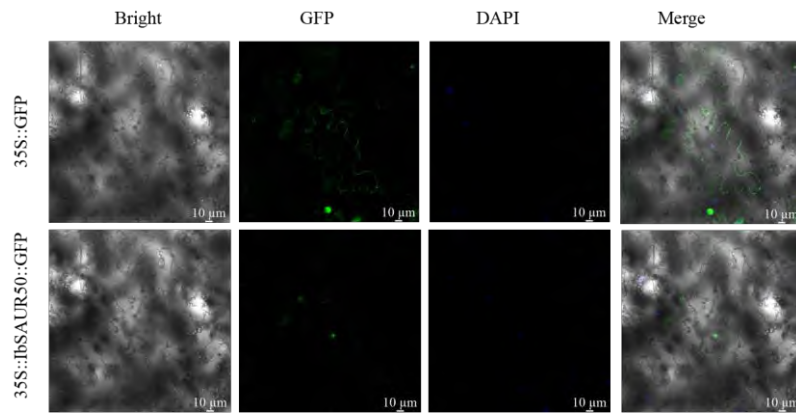
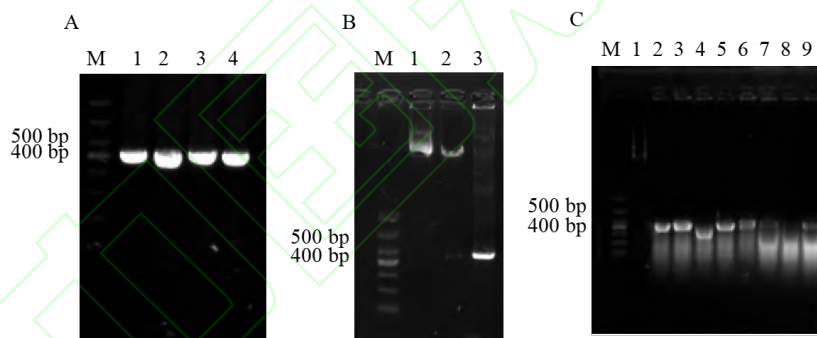


图 5 IbSAUR76 蛋白在烟草中的亚细胞定位

Fig. 5 Subcellular localization of IbSAUR76 protein in tobacco

2.6 *IbSAUR76* 诱饵载体的构建及 Y2HGold 酵母菌株的转化

重组质粒 pGBKT7-*IbSAUR76* 的 PCR 条带单一且大小为 408 bp (图 6B), *EcoRI* 和 *PstI* 双酶切重组质粒后的片段与 *IbSAUR76* 的 PCR 条带大小一致, 且为 408 bp (图 6C), 表明诱饵载体构建成功。之后将诱饵载体转化至 Y2HGold 酵母感受态中, 摇菌破壁后扩增出与阳性对照大小一致的条带, 说明诱饵载体成功转化到 Y2HGold 酵母感受态中 (图 6C)。



A: pGBKT7-*IbSAUR76* 重组质粒的 PCR 鉴定, 1-4: *IbSAUR76* 的 PCR 片段; B: pGBKT7-*IbSAUR76* 重组质粒的酶切验证, 1: pGBKT7-*IbSAUR76* 重组质粒, 2: pGBKT7-*IbSAUR76* 重组质粒双酶切, 3: *IbSAUR76* 的 PCR 片段; C: 阳性诱饵菌株的 PCR 鉴定, 1: PCR 无菌水为模板, 2: pGBKT7-*IbSAUR76* 重组质粒为模板的 PCR 片段, 3~9: 转化后诱饵菌株 Y2H[pGBKT7-*IbSAUR76*]的 PCR 产物; M: DL1000

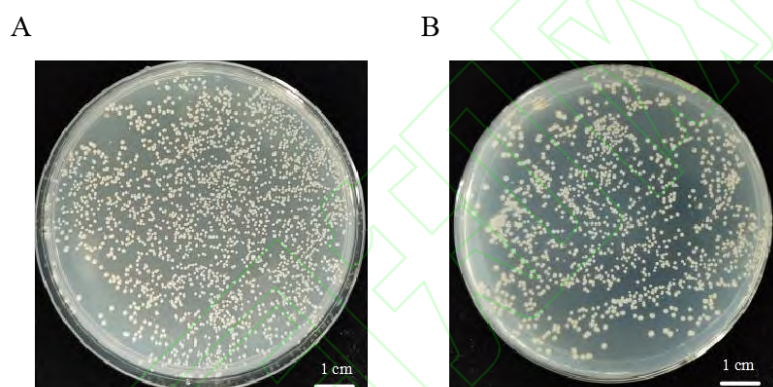
A: PCR characterization of the pGBKT7-*IbSAUR76* recombinant plasmid, 1-4: PCR fragment of *IbSAUR76*; B: Restriction enzyme digestion verification of pGBKT7-*IbSAUR76* recombinant vector, 1: pGBKT7-*IbSAUR76* recombinant plasmid, 2: Double enzyme digestion of pGBKT7-*IbSAUR76* recombinant vector, 3: PCR fragment of *IbSAUR76*; C: PCR identification of positive bait strains 1: PCR with sterile water as the template, 2: PCR fragment with pGBKT7-*IbSAUR76* plasmid as the template, 3-9: PCR products of the bait strain Y2H[pGBKT7-*IbSAUR76*] after transformation; M: DL1000,

图 6 pGBKT7-*IbSAUR76* 诱饵载体的构建及阳性酵母菌株的 PCR 鉴定

Fig. 6 Construction of the pGBKT7-*IbSAUR76* bait vector and PCR identification of the positive yeast strains

2.7 诱饵载体的毒性和自激活检测

为检测诱饵载体的毒性和自激活效应，将 pGBKT7-*IbSAUR76* 菌株和空载体 pGBKT7 菌株分别涂布于 SD/-Trp 平板上培养。结果显示，两个酵母菌株均能在 SD/-Trp 平板上正常生长，且菌落大小和数目无明显差别（图 7），说明诱饵载体表达的融合蛋白对酵母细胞没有毒性。将阳性对照质粒（pGBKT7-53+pGADT7-T）、阴性对照质粒（pGBKT7-Lam+pGADT7-T）以及诱饵载体（pGBKT7-*IbSAUR76*+pGADT7）的酵母菌株分别涂布于 DDO 和 TDO/X 酵母固体培养基。结果显示，转入诱饵载体的酵母菌株在 DDO 固体培养基上可以生长，而在 TDO/X 固体培养基上不生长，阳性对照在 DDO 和 TDO/X 培养基上均能正常生长且能在 TDO/X 培养基上变蓝，阴性对照在 DDO 上正常生长，而在 TDO/X 上不能生长（图 8），表明（pGBKT7-*IbSAUR76*+pGADT7）质粒成功转入 Y2HGold 酵母感受态细胞，且诱饵载体无自激活活性。

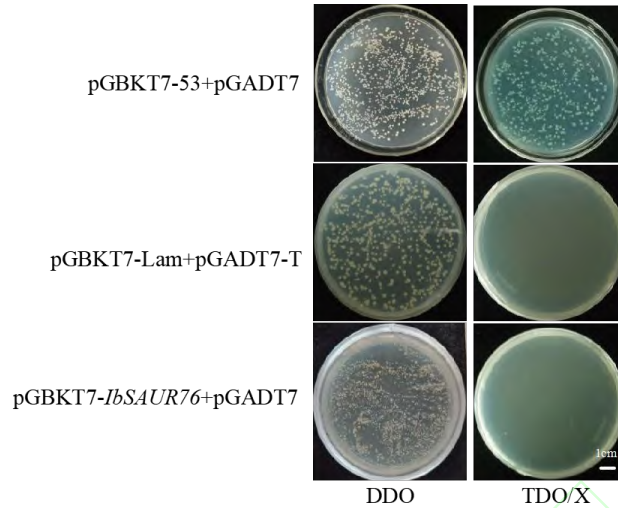


A: pGBKT7-*IbSAUR76* 诱饵菌株涂布的生长情况；B: pGBKT7 空载体菌株涂布的生长情况

A: Growth of the coated pGBKT7-*IbSAUR76* bait strain; B: Growth of the coated pGBKT7 empty vector strain

图 7 pGBKT7-*IbSAUR76* 诱饵载体毒性检测

Fig. 7 Toxicity detection of pGBKT7-*IbSAUR76* bait vector



阴性对照质粒 (pGBKT7-Lam+pGADT7-T)、阳性对照质粒 (pGBKT7-53+pGADT7-T) 和试验组质粒 (pGBKT7-IbSAUR76+pGADT7) 分别共转化酵母菌株 Y2HGGold 后在 DDO 和 TDO/X 酵母培养基上的生长情况

The growth situations of the negative control plasmids (pGBKT7-Lam+pGADT7-T), the positive control plasmids (pGBKT7-53+pGADT7-T) and the experimental group plasmid (pGBKT7-IbSAUR76+pGADT7) plasmids respectively co-transformed into the yeast strain Y2HGGold on DDO and TDO/X yeast culture media.

图 8 pGBKT7-IbSAUR76 诱饵载体自激活检测

Fig. 8 Detection of self-activation of the bait vector pGBKT7-IbSAUR76

2.8 IbSAUR76 互作蛋白的筛选及功能注释

将 pGBKT7-IbSAUR76 酵母菌株与甘薯 cDNA 酵母文库菌株共培养，显微镜观察酵母结合子的细胞形态。结果显示，大部分酵母结合子细胞呈现“米奇头”或“三叶草”形状 (图 9A)。将 mating 菌液涂布于 DDO/X、TDO 培养基进行初筛，QDO/X 培养基复筛，共获得 27 个候选基因 (图 9B)。

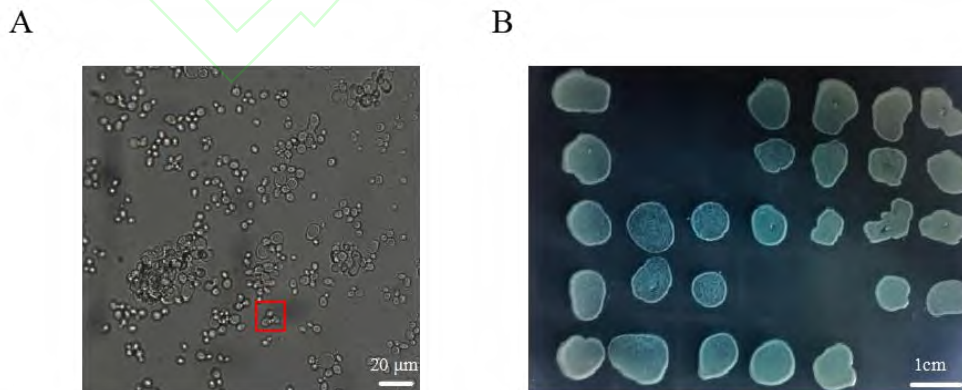
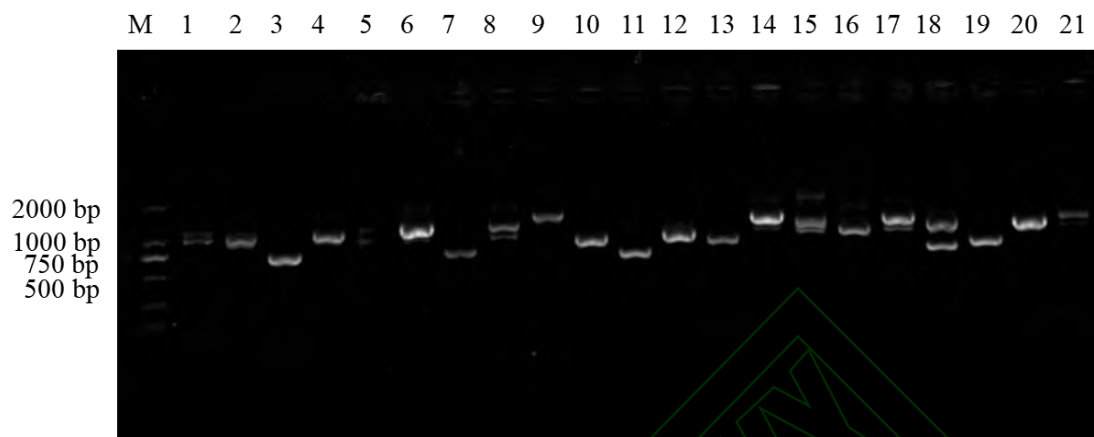


图 9 酵母结合子细胞 (A) 及复筛结果 (B)

Fig. 9 Yeast zygote cells (A) and the rescreening result (B)

提取筛选得到的 27 个互作酵母质粒，转入 DH5 α 大肠感受态进行扩繁，以 pGADT7 载体上的 T7_F 和 3'AD_R 为引物进行 PCR 鉴定（如图 10），选择阳性质粒测序。测序结果在 NCBI 网站中比对，得到 27 个与植物的生长发育、逆境响应、次生代谢以及细胞基础生命活动相关的蛋白（表 3）。



M: DL2000, 1~21: 酵母阳性质粒的 PCR 片段

M: DL2000, 1-21: PCR fragments of yeast positive plasmid

图 10 酵母阳性质粒 PCR 鉴定

Fig. 10 PCR identification of positive plasmids

表 3 IbSAUR76 部分候选互作蛋白功能注释

Table 3 Functional annotation of partial candidate IbSAUR76-interacting proteins

编号	蛋白名称	蛋白登记号	功能注释
Number	Protein name	Protein number	Function annotations
1	烯醇化酶-1	XM_031266955.1	参与糖酵解途径
2	磷酸-2-脱氢-3-脱氧庚糖酸醛缩酶 1	XM_031260192.1	参与糖代谢途径
3	磷酸葡萄糖变位酶	XM_031261241.1	参与糖代谢途径
4	NADH 氧化还原酶 1 β 亚复合物亚基 9	XM_019331359.1	参与电子传递，维持能量代谢
5	E3 泛素-蛋白连接酶 RMA1H1 蛋白	XM_031242048.1	调控蛋白质降解与信号转导
6	含锌指 CCCH 结构域蛋白 55 蛋白	XR_002054885.1	参与细胞内应激反应
7	钙调蛋白结合蛋白 25	XM_031246399.1	参与钙信号传导及细胞生长、分化、运动
8	光依赖性短下胚轴 10 样蛋白	XM_031237619.1	调控植物光形态建成及生长发育

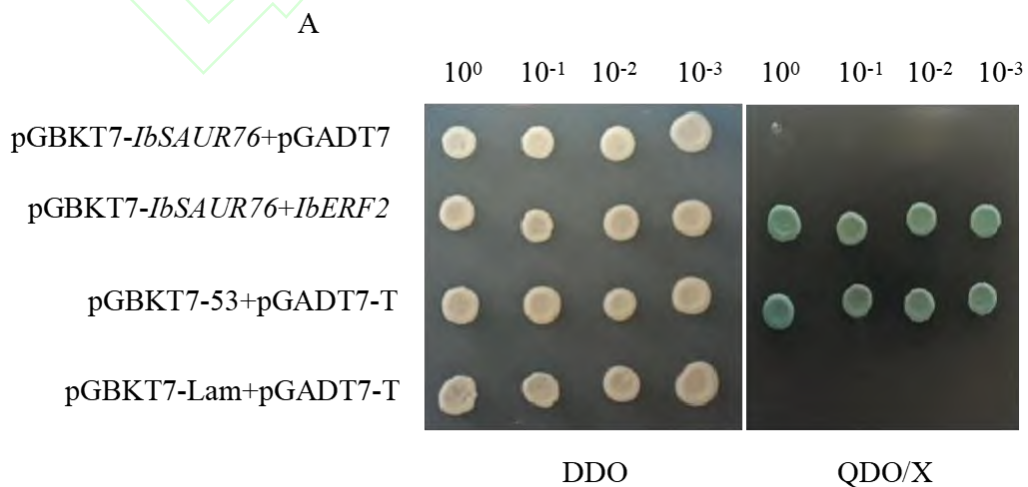
表 3 (续)

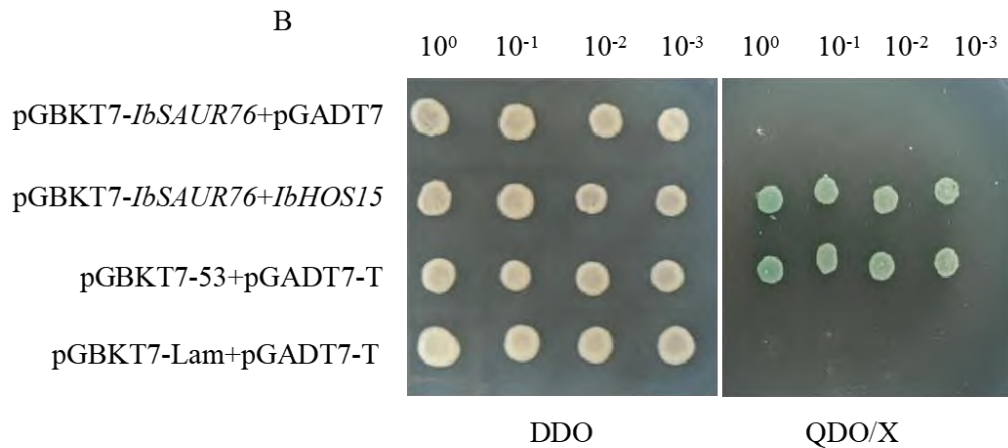
编号	蛋白名称	蛋白登记号	功能注释
----	------	-------	------

Number	Protein name	Protein number	Function annotations
9	金属硫蛋白	MG001450.1	参与重金属解毒、维持微量元素平衡、抗氧化
10	乙烯响应转录因子 2	XM_031258555.1	参与植物生长发育及响应胁迫反应
11	螺旋-环-螺旋 4	KU744525.1	参与细胞分化及信号通路的过程
12	高表达渗透响应基因 15	XM_031269105.1	调节渗透压保护细胞免受损伤
13	SCR1 蛋白	XM_031265932.1	参与植物生长发育及响应胁迫反应
14	泛素-结合酶 E2 28 酶	XM_031257686.1	调控蛋白质稳态
15	锰超氧化物歧化酶	L77078.1	清除超氧阴离子, 维持细胞代谢与生存
16	谷氧还蛋白-C9	XM_031235466.1	调控氧化还原反应保护细胞
17	NADH 脱氢酶[泛醌]黄素蛋白 2	XM_031265566.1	参与电子链传递, 调节细胞内氧化还原平衡
18	类囊体膜蛋白 slr0575 蛋白	XM_031253362.1	参与膜结构稳定和光合电子传递
19	细胞色素 c 氧化酶亚基 5b	XM_031234624.1	参与电子传递为细胞产生能量

2.9 互作蛋白的酵母双杂交验证

选择与非生物胁迫相关的 2 个候选蛋白 *IbERF2* 和 *IbHOS15* 进行酵母双杂交回转变验证。结果显示, 转化后的酵母细胞在 DDO 培养基上均能生长, 说明诱饵和猎物质粒均成功转入酵母细胞, 在 TDO/X 培养基上, 阴性对照 (pGBKT7-Lam+pGADT7-T) 不能生长, 而分别转化了含候选基因 *IbERF2* 和 *IbHOS15* 的酵母细胞均能生长且变蓝 (图 11), 进一步验证了 *IbERF2* 和 *IbHOS15* 两个候选蛋白与 *IbSAUR76* 的互作关系。





A: pGBKT7-*IbSAUR76* 与 pGADT7-*IbERF2* 质粒的回交验证结果; B: pGBKT7-*IbSAUR76* 与 pGADT7-*IbHOS15* 质粒的回交验证结果;

pGBKT7-53+pGADT7-T: 阳性对照; pGBKT7-Lam+pGADT7-T、pGBKT7-*IbSAUR76*+pGADT7: 阴性对照

A: Verification results of backcrossing of pGBKT7-*IbSAUR76* with pGADT7-*IbERF2* plasmid.; B: Verification results of the backcrossing of

pGBKT7-*IbSAUR76* with the pGADT7-*IbHOS15* plasmid; pGBKT7-53+pGADT7-T: Positive control; pGBKT7-Lam+pGADT7-T,

pGBKT7-*IbSAUR76*+pGADT7: Negative control

图 11 *IbSAUR76* 与 *IbERF2* 和 *IbHOS15* 的酵母双杂交验证

Fig. 11 Yeast two-hybrid validation of *IbSAUR76* with *IbERF2* and *IbHOS15*

3 讨论

甘薯作为一种重要的粮食和经济作物，因适应性强、营养丰富而在农业生产中占据重要地位。在长期的自然选择和人工培育过程中，甘薯积累了大量的抗逆基因，*IbBBX24* 通过激活过氧化物酶基因 *IbPRX17* 的表达来清除活性氧从而增强甘薯对盐和干旱胁迫的耐受性^[7]；*IbC3H18* 通过调控脱落酸（ABA, abscisic acid）信号传导、光合作用和离子运输等途径提高甘薯的抗逆性^[28]；在烟草过表达 *IbMYB330* 可通过提高超氧化物歧化酶（SOD, superoxide dismutase）、过氧化物酶（POD, peroxidase）、抗坏血酸（APX, ascorbate peroxidase）等胁迫相关基因的转录水平和活性来提高其抗盐和抗旱能力^[29]；在拟南芥中过表达 *IbMYB48* 可通过上调与 ABA 生物合成、茉莉酸（JA, jasmonic acid）生物合成等相关基因的表达来增强其耐盐性和耐旱性^[30]，这些抗逆基因的存在为甘薯在复杂多变的环境中生存和发展提供了重要的遗传基础，也为进一步开展甘薯的抗逆性研究以及品种改良提供了关键的基因资源。早期响应生长素 SAUR 基因家族大部分成员是植物生长素信号转导途径的关键调节因子，同时在调控植物的生长发育及非生物胁迫过程中同样发挥着重要作用。例如，SAUR15 与细胞表面受体样激酶油菜素内酯不敏感 1（BRI1, brassinosteroid-insensitive 1）相互作用促进了拟南芥的器官发育^[31]，Zhang 等^[32]利用 RT-qPCR 分析发现，*AcoSAUR12/24/50* 在盐和干旱处理应答中发挥着积极作用。然而，目前有关甘薯中 SAUR 基因功能的研究还很少。

本研究聚焦于甘薯中的 *IbSAUR76* 基因。在分析 *IbSAUR76* 的组织特异性时发现 *IbSAUR76* 在茎尖中含量最高。茎尖作为分生组织最为活跃的区域，其内生长素含量相对较高，鉴于 *SAUR* 基因的表达通常受生长素诱导而上调，我们推测在甘薯茎尖分生组织中，高浓度的生长素可能诱导 *IbSAUR76* 基因的表达，从而来满足细胞快速分裂、伸长和分化的需求。而在不同发育时间的表达分析中发现 *IbSAUR76* 在 90 d 的甘薯块根中的表达量最高，暗示其可能在甘薯块根的生长发育、水分养分吸收以及与土壤环境的相互作用中扮演重要角色。为进一步研究 *IbSAUR76* 的功能，克隆并分析了其启动子序列，发现 *IbSAUR76* 启动子中包含多个逆境和激素响应元件，暗示 *IbSAUR76* 可能与甘薯的生长发育和逆境胁迫响应相关。进一步的胁迫实验发现，在干旱和盐处理下，*IbSAUR76* 的表达量均增加，且均在 24 小时达到峰值，表明该基因在甘薯的抗逆性中发挥一定的作用。进而构建了 *IbSAUR76* 的诱饵载体并利用 mating 法从甘薯 cDNA 酵母文库中筛选到了 27 个与 *IbSAUR76* 相互作用的候选蛋白。这些互作蛋白涉及植物生长发育、逆境响应及细胞基础活动等多个方面，进一步丰富了我们对 *IbSAUR76* 基因功能的认识。

特别地，我们注意到一些已被证实的与植物抗逆性相关的蛋白，如高表达渗透响应基因 15（HOS15, high expression of osmotically responsive gene 15）、乙烯反应转录因子 2（ERF2, ethylene-responsive transcription factor 2）、E3 泛素-蛋白连接酶 RMA1H1 蛋白（Rma1H1, E3 ubiquitin-protein ligase RMA1H1）、SCR1（Scarecrow protein 1）、谷氧还蛋白-C9（GRX-C9, glutaredoxin-C9）和锰超氧化物歧化酶（MnSOD, manganese superoxide dismutase）等。HOS15 在植物中是一个多功能的蛋白，有关 *HOS15* 基因在植物中的研究主要聚焦于拟南芥。*HOS15* 不仅能通过抑制 *GI*（*GIGANTEA*）基因的转录来调控拟南芥的开花时间^[33-34]，而且还能调控拟南芥的耐旱性^[35]和耐冻性^[36]。然而，截止目前，尚未见有关甘薯中 *IbHOS15* 基因功能的研究。*ERF* 作为一种乙烯响应因子，已有很多研究报道其参与果实的成熟、衰老及脱落等发育过程，同时也响应生物和非生物胁迫^[37-40]。有关甘薯 *IbERF2* 的相关研究仅有一项，即 Kim 等^[41]从甘薯悬浮培养细胞和脱水处理的纤维根的表达序列标签（EST, expressed sequence tags）文库中分离并鉴定了 *IbERF1* 和 *IbERF2* 基因，它们响应盐和干旱等胁迫并能激活烟草叶片中防御基因的表达。*Rma1H1* 通过抑制水通道蛋白的运输和蛋白酶体降解增强拟南芥的抗旱性^[42]。*SCARECOW*、*GRX-C9* 和 *MnSOD* 主要通过氧化还原稳态、清除细胞内活性氧自由基来保护细胞免受氧化损伤^[43-45]。通过回转验证实验进一步表明 *IbSAUR76* 与 *IbERF2* 和 *IbHOS15* 互作，因此推断 *IbSAUR76* 可能通过与这些蛋白的相互作用，直接或间接参与植物对环境胁迫的响应，但是具体的调控机制还需要进一步研究。

此外还发现了一些与植物代谢相关的蛋白，如烯醇化酶-1（*ENO1*, enolase 1）、核苷二磷酸激酶 1（*NDPK1*, nucleoside diphosphate kinase 1）和磷酸葡萄糖变位酶（*PGM*, phosphoglucosmutase）等。这些蛋白在糖酵解、莽草酸合成及细胞周期调控等过程中发挥重要作用^[46-48]。特别是 *PGM* 参与糖代谢途径，可以间接影响植物对环境胁迫的响应^[49]。

综上所述, 这些研究结果不仅有助于我们深入解析 *IbSAUR76* 参与植物生长发育和逆境响应的分子调控网络和作用机制, 还为培育甘薯抗逆新品种提供了理论基础和基因资源。未来将进一步探讨 *IbSAUR76* 与这些互作蛋白的具体作用机制, 以及如何利用这些基因资源提高甘薯的抗逆性。同时也将继续挖掘甘薯中的其他抗逆基因, 为甘薯的遗传改良和抗逆性育种提供新的思路和方法。

参考文献

- [1] 叶欣. 因地制宜发展甘薯产业. 新农业, 2023(24): 13-14
Ye X. Develop the sweet potato industry according to local conditions. New Agriculture, 2023(24): 13-14
- [2] 郭慧慧, 潘祥华, 蒋元斌, 林丛发, 徐绍翔. 甘薯耐盐性研究进展. 江苏农业科学, 2024, 52(8): 23-31
Guo H H, Pan X H, Jiang Y B, Ling C F, Xu S X. Research progress of salt tolerance of sweet potato. Jiangsu Agricultural Sciences, 2024, 52(8): 23-31
- [3] Lee H, Kim H S. Isolation and physicochemical property of individual parenchyma cells from mealy sweet potato. Food Science and Biotechnology, 2019, 29(4): 521-529
- [4] Wang A, Li R, Ren L, Gao X, Zhang Y, Ma Z, Ma D, Luo Y. A comparative metabolomics study of flavonoids in sweet potato with different flesh colors (*Ipomoea batatas* (L.) Lam). Food Chemistry, 2018, 260: 124-134
- [5] 陈锐. 甘薯活性成分的功能及提取方法研究进展. 中国食品工业, 2023 (8): 90-92
Chen R. Progress on function and extraction methods of active ingredients of sweet potato. China Food Industry, 2023(8): 90-92
- [6] 王欣, 李强, 曹清河, 马代夫. 中国甘薯产业和种业发展现状与未来展望. 中国农业科学, 2021, 54(3): 483-492
Wang X, Li Q, Cao Q H, Ma D F. Current status and future prospective of sweetpotato production and seed industry in China. Scientia Agricultura of Sinica, 2021, 54(3): 483-492
- [7] Zhang H, Wang Z, Li X, Gao X, Dai Z, Cui Y, Zhi Y, Liu Q, Zhai H, Gao S, Zhao N, He S. The *IbBBX24-IbTOE3-IbPRX17* module enhances abiotic stress tolerance by scavenging reactive oxygen species in sweet potato. New Phytologist, 2022, 233(3): 1133-1152
- [8] 季雨佳, 赵琳. 植物生长素响应基因 *SAUR* 的功能及其在大豆中的研究进展. 大豆科技, 2024(1): 32-38
Ji Y J, Zhao L. The function of plant Auxin response gene *SAUR* and its research progress in soybean. Soybean Science Technology, 2024 (1): 32-38
- [9] Luo J, Zhou J J, Zhang J Z. *Aux/IAA* gene family in plants: molecular structure, regulation, and function. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(1): 259
- [10] Wang H, Tian C E, Duan J, Wu K. Research progresses on *GH3s*, one family of primary auxin-responsive genes. Plant Growth Regulation, 2008, 56: 225-232
- [11] 刘超逸, 王宇航. 植物生长素响应基因 *SAUR* 研究进展. 中国农学通报, 2024, 40(18): 83-89
Liu C Y, Wang Y H. Plant auxin responsive gene *SAUR*: A review. China Agricultural Science Bulletin, 2024, 40 (18): 83-89
- [12] McClur B A, Guilfoyle T. Characterization of a class of small auxin-inducible soybean polyadenylated RNAs. Plant Molecular Biology, 1987, 9(6): 611-623

- [13] 朱宇斌, 孔莹莹, 王君晖. 植物生长素响应基因 *SAUR* 的研究进展. 生命科学, 2014, 26(4): 407-413
- Zhu Y B, Kong Y Y, Wang J H. Research advances in auxin-responsive *SAUR* genes. Life Sciences, 2014, 26(4): 407-413
- [14] Ma X, Dai S, Qin N, Zhu C, Qin J, Li J. Genome-wide identification and expression analysis of the *SAUR* gene family in foxtail millet (*Setaria italica* L.). BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 31
- [15] 翟含含, 翟宇杰, 田义, 张叶, 杨丽, 温陟良, 陈海江. 桃 *SAUR* 家族基因分析及 *PpSAUR5* 功能鉴定. 园艺学报, 2023, 50(1): 1-14
- Zhai H H, Zhai Y J, Tian Y, Zhang Y, Yang L, Wen Z L, Chen H J. Genome-wide identification of peach *SAUR* gene family and characterization of *PpSAUR5* gene. Acta Horticulturae Sinica, 2023, 50(1): 1-14
- [16] Chen Y, Ma X, Xue X, Liu M, Zhang X, Xiao X, Lai C, Zhang Z, Lai Z, Lin Y. Genome-wide analysis of the *SAUR* gene family and function exploration of *DISAUR32* during early longan somatic embryogenesis. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 195: 362-374
- [17] Wang M, Manzoor M A, Wang X, Feng X, Zhao Y, He J, Cai Y. Comparative genomic analysis of *SAUR* gene family, cloning and functional characterization of two genes (*PbrSAUR13* and *PbrSAUR52*) in *Pyrus bretschneideri*. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(13): 7054
- [18] Peng Z, Li W, Gan X, Zhao C, Paudel D, Su W, Lv J, Lin S, Liu Z, Yang X. Genome-wide analysis of *SAUR* gene family identifies a candidate associated with fruit size in Loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.). International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(21): 13271
- [19] van Mourik H, van Dijk A D J, Stortenbeker N, Angenent G C, Bemer M. Divergent regulation of Arabidopsis *SAUR* genes: A focus on the *SAUR10*-clade. BMC Plant Biology. 2017, 17(1):245
- [20] Wang J, Sun N, Zhang F, Yu R, Chen H, Deng X W, Wei N. *SAUR17* and *SAUR50* differentially regulate PP2C-D1 during apical hook development and cotyledon opening in Arabidopsis. Plant Cell, 2020, 32(12): 3792-3811
- [21] Hou Q D, Hong Y, Wen Z, Shang C Q, Li Z C, Cai X W, Qiao G, Wen X P. Molecular characterization of the *SAUR* gene family in sweet cherry and functional analysis of *PavSAUR55* in the process of abscission. Journal of Integrative Agriculture, 2023, 22(6): 1720-1739
- [22] Kant S, Rothstein S. Auxin-responsive *SAUR39* gene modulates auxin level in rice. Plant Signaling & Behavior, 2009, 4(12): 1174-1175
- [23] 傅卓然, 李卓蕴, 陈燕, 张舒婷, 赖钟雄, 林玉玲. 龙眼体胚发生早期 *SAUR63/64* 基因克隆及表达分析. 西北植物学报, 2022, 42(12): 1991-2002
- Fu Z R, Li Z Y, Chen Y, Zhang S T, Lai Z X, Lin Y L. Cloning and expression analysis of *SAUR63/64* during the early somatic embryogenesis of dimocarpus longan. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2022, 42(12): 1991-2002
- [24] He Y, Liu Y, Li M, Lamin-Samu A T, Yang D, Yu X, Izhar M, Jan I, Ali M, Lu G. The Arabidopsis SMALL AUXIN UP RNA32 protein regulates ABA-mediated responses to drought stress. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 625493
- [25] Qiu T, Qi M, Ding X, Zheng Y, Zhou T, Chen Y, Han N, Zhu M, Bian H, Wang J. The *SAUR41* subfamily of *SMALL AUXIN UP RNA* genes is abscisic acid inducible to modulate cell expansion and salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* seedlings. Annals of Botany, 2020, 125(5): 805-819
- [26] Liu Y, Xiao L, Chi J, Li R, Han Y, Cui F, Peng Z, Wan S, Li G. Genome-wide identification and expression of *SAUR* gene family in peanut (*Arachis hypogaea* L.) and functional identification of *AhSAUR3* in drought tolerance. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 178
- [27] Mathura S R, Sutton F, Bowrin V. Genome-wide identification, characterization, and expression analysis of the sweet potato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.)

ARF, *Aux/IAA*, *GH3*, and *SAUR* gene families. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 622

- [28] Zhang H, Gao X, Zhi Y, Li X, Zhang Q, Niu J, Wang J, Zhai H, Zhao N, Li J, Liu Q, He S. A non-tandem CCCH-type zinc-finger protein, IbC3H18, functions as a nuclear transcriptional activator and enhances abiotic stress tolerance in sweet potato. *New Phytologist*, 2019, 223(4): 1918-1936
- [29] Wang C, Lei J, Jin X, Chai S, Jiao C, Yang X, Wang L. A sweet potato MYB transcription factor *IbMYB330* enhances tolerance to drought and salt stress in transgenic tobacco. *Genes (Basel)*. 2024, 15(6): 693
- [30] Zhao H, Zhao H, Hu Y, Zhang S, He S, Zhang H, Zhao N, Liu Q, Gao S, Zhai H. Expression of the sweet potato MYB transcription factor *IbMYB48* confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Genes (Basel)*, 2022, 13(10): 1883
- [31] Li M, Liu C, Hepworth S R, Ma C, Li H, Li J, Wang S M, Yin H. SAUR15 interaction with BRI1 activates plasma membrane H⁺-ATPase to promote organ development of *Arabidopsis*. *Plant Physiologist*, 2022, 189(4): 2454-2466
- [32] Zhang Y, Ye T, She Z, Huang S, Wang L, Aslam M, Qin R, Wang X, Qin Y, Niu X. *Small Auxin Up RNA (SAUR)* gene family identification and functional genes exploration during the floral organ and fruit developmental stages in pineapple (*Ananas comosus* L.) and its response to salinity and drought stresses. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2023, 237: 124061
- [33] Ahn G, Park H J, Jeong S Y, Shin G I, Ji M G, Cha J Y, Kim J, Kim M G, Yun D J, Kim W Y. HOS15 represses flowering by promoting GIGANTEA degradation in response to low temperature in *Arabidopsis*. *Plant Communication*, 2023, 4(4): 100570
- [34] Park H J, Baek D, Cha J Y, Liao X, Kang S H, McClung C R, Lee S Y, Yun D J, Kim W Y. HOS15 interacts with the histone deacetylase HDA9 and the evening complex to epigenetically regulate the floral activator GIGANTEA. *Plant Cell*, 2019, 31(1): 37-51
- [35] Ali A, Yun D J. HOS15: A missing link that fine-tunes ABA signaling and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(7): 1770964
- [36] Lim C J, Park J, Shen M, Park H J, Cheong M S, Park K S, Baek D, Bae M J, Ali A, Jan M, Lee S Y, Lee B H, Kim W Y, Pardo J M, Yun D J. The histone-modifying complex PWR/HOS15/HD2C epigenetically regulates cold tolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 184(2): 1097-1111
- [37] Yang H, Sun Y, Wang H, Zhao T, Xu X, Jiang J, Li J. Genome-wide identification and functional analysis of the *ERF2* gene family in response to disease resistance against *Stemphylium lycopersici* in tomato. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 72
- [38] 许世达, 耿兴敏, 王露露. 植物乙烯响应因子(ERF)的结构、功能及表达调控研究进展. *浙江农林大学学报*, 2021, 38(3): 624-633
- Xu S D, Geng X M, Wang L L. A review of the structure, function and expression regulation of ethylene response factors (ERF) in plant. *Journal of Zhejiang Agriculture & Forestry University*, 2021, 38(3): 624-633
- [39] Li S J, Xie X L, Liu S C, Chen K S, Yin X R. Auto- and mutual-regulation between two *CitERFs* contribute to ethylene-induced citrus fruit degreening. *Food Chemistry*, 2019, 299: 125163
- [40] Koyama T, Sato F. The function of *ETHYLENE RESPONSE FACTOR* genes in the light-induced anthocyanin production of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Biotechnology*, 2018, 35(1): 87-91
- [41] Kim Y H, Jeong J C, Park S, Lee H S, Kwak S S. Molecular characterization of two ethylene response factor genes in sweet potato that respond to stress

and activate the expression of defense genes in tobacco leaves. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(11): 1112-20

- [42] Lee H K, Cho S K, Son O, Xu Z, Hwang I, Kim W T. Drought stress-induced Rma1H1, a RING membrane-anchor E3 ubiquitin ligase homolog, regulates aquaporin levels via ubiquitination in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant Cell*, 2009, 21(2): 622-641
- [43] Fu J, Zhang X, Liu J, Gao X, Bai J, Hao Y, Cui H. A mechanism coordinating root elongation, endodermal differentiation, redox homeostasis and stress response. *Plant Journal*, 2021, 107(4): 1029-1039
- [44] Cassier-Chauvat C, Marceau F, Farci S, Ouchane S, Chauvat F. The glutathione system: A journey from cyanobacteria to higher eukaryotes. *Antioxidants* (Basel), 2023, 12(6): 1199
- [45] Candas D, Li J J. MnSOD in oxidative stress response-potential regulation via mitochondrial protein influx. *Antioxidants and Redox Signaling*, 2014, 20(10): 1599-617
- [46] Andriotis V M, Kruger N J, Pike M J, Smith A M. Plastidial glycolysis in developing *Arabidopsis* embryos. *New Phytologist.*, 2010, 185(3): 649-662
- [47] Herrmann K M. The shikimate pathway as an entry to aromatic secondary metabolism. *Plant Physiology*, 1995, 107(1): 7-12
- [48] Prabu G, Thirugnanasambantham K, Mandal A K. Structural and docking studies of a nucleoside diphosphate kinase 1 (CsNDPK1) from tea [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze]. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2012; 168(7): 1907-16
- [49] 李丽杰, 胥佳静, 吴雯霏, 陈鑫, 朱林慧, 徐增富, 倪军. 拟南芥葡萄糖磷酸变位酶(*PGM*)基因调控植株耐盐性的功能研究. *基因组学与应用生物学*, 2023, 42(5): 471-480
- Li L J, Xu J J, Wu W F, Chen X, Zhu L H, Xu Z F, Ni J. Functional study on the regulation of salt tolerance by glucose-phosphate mutase (*PGM*) gene in *Arabidopsis thaliana*. *Genomics and Applied Biology*, 2023, 42(5): 471-480