

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2022)02-0097-14

遗传育种

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2022.02.001

# 马铃薯 *StPEBP* 基因家族成员鉴定及其在块茎中的表达分析

张文哲<sup>1</sup>, 荐红举<sup>1,2</sup>, 尚丽娜<sup>1</sup>, 张梅花<sup>1</sup>, 王季春<sup>1,2</sup>, Ahmed Mahmoud<sup>3</sup>, 吕典秋<sup>1,2\*</sup>

(1. 西南大学农学与生物科技学院, 重庆 400715; 2. 薯类生物学与遗传育种重庆市重点实验室, 重庆 400715;

3. Department of Vegetable Crops, Faculty of Agriculture, Cairo University, Giza 12613, Egypt)

**摘要:** 马铃薯作为世界上主要的粮食作物之一, 其营养价值高, 抗逆性强, 在全球各地广泛种植。磷脂酰乙醇胺结合蛋白(Phosphatidyl ethanolamine-binding protein, PEBP)家族成员 *StSP6A* 和 *StSP5G* 在块茎形成中起着重要作用, 但其他 *StPEBP* 家族基因成员在块茎形成中的作用尚未解析。研究利用拟南芥 PEBP 基因家族蛋白序列在马铃薯全基因组内进行 Blastp 比对, 并对马铃薯 *StPEBP* 基因家族的保守基序、基因结构、顺式作用元件、染色体位置、共线性关系以及该家族在不同组织中特别是块茎发育中的表达模式进行分析。马铃薯 *StPEBP* 基因家族成员共有 10 个基因, 该家族大部分成员含有 4 个外显子和 3 个内含子以及保守基序 motif 5。系统进化分析表明 *StPEBP* 家族基因分为 4 个亚家族。顺式作用元件预测发现 *StPEBP* 家族基因含有大量光响应、激素响应和防御及应激反应元件。染色体定位分析发现 *StPEBP* 家族基因定位在 6 条染色体上, 共线性分析检测到马铃薯中 2 对 *StPEBP* 基因间为重复基因。非同义/同义置换率的比率说明马铃薯 *StPEBP* 基因家族受到了纯化选择。qRT-PCR 结果表明, *StPEBP* 家族基因是诱导马铃薯块茎形成的潜在调控分子。研究结果可为进一步开展马铃薯结薯性状基因的筛选提供理论参考。

**关键词:** 马铃薯; 块茎形成; *StPEBP*; 基因家族; 表达

## Genome-wide Identification of *StPEBP* Genes in *Solanum tuberosum* L. and Their Expression Analysis in Tuber

ZHANG Wenzhe<sup>1</sup>, JIAN Hongju<sup>1,2</sup>, SHANG Lina<sup>1</sup>, ZHANG Meihua<sup>1</sup>, WANG Jichun<sup>1,2</sup>, Ahmed Mahmoud<sup>3</sup>, LU Dianqiu<sup>1,2\*</sup>

(1. College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715, China;

2. Chongqing Key Laboratory of Biology and Genetic Breeding for Tuber and Root Crops, Chongqing 400715, China;

3. Department of Vegetable Crops, Faculty of Agriculture, Cairo University, Giza 12613, Egypt)

**Abstract:** The potato is one of the main food crops with high nutritional value and strong stress resistance, and widely cultivated all over the world. The phosphatidyl ethanolamine-binding protein (PEBP) family members, *StSP6A* and *StSP5G*, play important roles in tuber formation, but the roles of other *StPEBP* genes in tuber formation have not been elucidated. In this study, protein sequences of *Arabidopsis* PEBP gene family were used for Blastp alignment in the

收稿日期: 2022-03-22

基金项目: 国家重点研发计划项目(2018YFE0127900); 对发展中国家科技援助项目(KY201904016); 国家自然科学基金资助项目(32101659); 西南大学人才引进项目(SWU019008)。

作者简介: 张文哲(1999-), 女, 硕士研究生, 从事马铃薯遗传育种研究。

\*通信作者(Corresponding author): 吕典秋, 博士, 教授, 主要从事马铃薯遗传育种研究, E-mail: smallpotatoes@126.com。

potato genome. The conserved motifs, gene structure, cis-acting element, chromosomal localization, synteny analysis and gene expression patterns in different tissues of *StPEBP* gene family in potato were analyzed. In total, 10 *StPEBP* genes were identified from the potato genome. Most of the members of *StPEBPs* contained four exons, three introns and conserved motif 5. Phylogenetic analysis showed that *StPEBP* family genes were divided into four subfamilies. *StPEBP* genes contained cis-acting element associated with light responsiveness, hormone responsiveness and defense and stress responsiveness. The identified 10 *StPEBPs* were unevenly distributed on six chromosomes. Synteny analysis showed that two pairs of *StPEBP* genes were duplicated in potato. The ratio of non-synonymous/synonymous replacement rate indicated that the *StPEBP* gene family in potato was purified by selection. The results of qRT-PCR revealed that *StPEBP* family genes were potential regulatory molecules to induce potato tuber formation. These results could provide theoretical reference for further screening of genes involved in potato tuberization.

**Key Words:** *Solanum tuberosum* L.; tuber formation; *StPEBP*; gene family; expression

马铃薯是全球第四大粮食作物, 种植面积仅次于小麦、水稻和玉米, 在食品和工业中具有重要用途<sup>[1]</sup>。马铃薯作为主粮, 其块茎中富含淀粉、维生素、矿质元素和纤维素, 且脂肪类物质少, 提高马铃薯产量和质量可保障国家粮食安全。但马铃薯产量和品质易受环境因素影响, 因此, 鉴定马铃薯块茎形成相关基因对于解析马铃薯块茎形成机制进而提高马铃薯产量和品质至关重要。

磷脂酰乙醇胺结合蛋白(Phosphatidyl ethanolamine-binding protein, PEBP)基因家族广泛存在于细菌、酵母、真菌和动植物中。在植物中, PEBP基因家族根据功能主要分为3个亚家族: FT(FLOWERING LOCUS T)、TFL1(TERMINAL FLOWER 1)和MFT(MOTHER OF FT AND TFL1), MFT亚家族是FT亚家族和TFL1亚家族的祖先, 最先被挖掘出, 随后鉴定出具有功能的FT和TFL1亚家族<sup>[2]</sup>。MFT-like亚家族主要在种子的萌发中发挥重要作用<sup>[3]</sup>。在拟南芥中, FT-like亚家族和TFL1-like亚家族具有高度的氨基酸序列同源性, 他们都在开花过程中发挥调节作用<sup>[2]</sup>, FT-like亚家族通过调节温度和光周期促进花的形成并控制生殖生长阶段的开始, 而TFL1-like亚家族则抑制花的形成<sup>[4]</sup>。同时, TFL1-like亚家族通过维持顶端分生组织和花序分生组织的不确定性来控制营养生长和生殖生长阶段的持续时间<sup>[2,5]</sup>。马铃薯块茎形成与拟南芥开花过程共享相同或相似的调节分子和通路<sup>[6-8]</sup>。在拟南芥中, FT蛋白作为成花素, 可以从叶片运

输到顶端分生组织, 并促进花器官的形成<sup>[9-11]</sup>, 在植物成花诱导过程中发挥重要调控作用。马铃薯*StPEBP*家族基因中*SELF-PRUNING 6A*(*StSP6A*)和*StSP5G*已被鉴定为拟南芥FT蛋白的同源基因, 并参与马铃薯块茎的形成过程<sup>[12]</sup>。随着马铃薯中FT蛋白功能的深入研究, 发现马铃薯开花调节机制和短日照条件促进马铃薯块茎形成机制是由2种不同的FT类型同源基因(*StSP5G*和*StSP6A*)控制<sup>[6,13]</sup>。*StSP5G*和*StSP6A*作为块茎形成的信号, 其在马铃薯块茎形成过程中发挥重要作用, *StSP5G*是块茎形成的负调节因子, 而*StSP6A*是块茎形成的正调节因子<sup>[14-16]</sup>。

已在多个物种中鉴定出PEBP基因家族成员, 如拟南芥、陆地棉、甘蓝型油菜等<sup>[17-21]</sup>, 目前马铃薯中*StPEBP*基因家族成员虽被鉴定<sup>[22]</sup>, 但该家族基因在结薯中的功能分析尚未深入研究。本研究将拟南芥PEBP基因家族的蛋白序列与马铃薯全基因组的蛋白序列通过Blastp方式以及保守结构域鉴定, 获得马铃薯*StPEBP*基因家族基因, 并对其motif序列、基因结构以及启动子元件进行预测和分析, 深入挖掘除*StSP5G*和*StSP6A*外在马铃薯块茎诱导中发挥功能的基因, 为马铃薯结薯基因的筛选提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 序列的获得

从Ensembl Plants数据库(<https://plants.ensembl>).

org/)中获取拟南芥以及马铃薯的全基因组蛋白序列,在拟南芥全基因组蛋白序列中筛选出PEBP基因家族的蛋白序列。将拟南芥PEBP基因家族的蛋白序列与马铃薯的全基因组蛋白序列在NCBI数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)中进行Blastp, 阈值 $E < 10^{-5}$ , 初步筛选拟南芥PEBP基因家族在马铃薯中的同源基因。将初步鉴定的基因输入Pfam数据库(<https://pfam.xfam.org/>)再次进行筛选(Pfam号: PF01161), 最终确定马铃薯中*StPEBP*基因家族的基因, 同时提取马铃薯中*StPEBP*基因家族的蛋白序列和CDS序列。

## 1.2 序列比对及进化分析

利用MEGA 7.0软件对获取的拟南芥、马铃薯、番茄、烟草和辣椒基因组内的PEBP基因家族的序列进行多重序列比对, 番茄、烟草和辣椒的PEBP基因家族的序列均是比对拟南芥PEBP基因家族的蛋白序列鉴定得出。随后使用邻接法(Neighbor joining, NJ)构建基因分子进化树, 参数均为默认, 并利用iTOL(<https://itol.embl.de/>)对进化树进行优化。

## 1.3 马铃薯 *StPEBP* 基因结构和 motif 预测

根据获得的马铃薯*StPEBP*基因家族的基因组DNA和CDS序列, 使用线上工具GSDS(<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)对其基因结构进行分析。利用在线工具MEME(<http://meme-suite.org/>)对马铃薯*StPEBP*基因家族蛋白序列的motif进行预测, motif数量设置为10个, 其余参数为默认。利用TBtools v1.09软件对基因结构和motif分析并作图。

## 1.4 顺式作用元件预测

使用TBtools软件提取马铃薯*StPEBP*基因的CDS序列上游2 000 bp的启动子序列, 提交到PlantCare网站(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)进行顺式作用元件预测。将预测的顺式作用元件位点、类型以及长度放入TBtools v1.09进行可视化。

## 1.5 染色体定位与共线性分析

在马铃薯全基因组注释文件中获得*StPEBP*家族基因的起始位点和终止位点, 使用TBtools

v1.09软件展示*StPEBP*家族基因在染色体上的位置。使用TBtools软件对马铃薯*StPEBP*基因家族成员与番茄和辣椒的PEBP基因家族成员进行共线性分析。利用TBtools软件对几个物种进行全基因组比对, 得到马铃薯与几个物种基因之间的对应关系。对所得到的基因信息、起始位点和终止位点等进行整理归纳, 进而用于进一步可视化分析。

## 1.6 选择压力分析

使用TBtools v1.09软件进行比对得到马铃薯基因对信息, 利用马铃薯*StPEBP*家族基因对信息、CDS序列、蛋白序列进一步计算出非同义替换率(Non-synonymous substitution rate, Ka)和同义替换率(Synonymous substitution rate, Ks)。

## 1.7 马铃薯 *StPEBP* 家族成员的表达分析

利用Potato Genomics Resource数据库([http://SpudDB\(uga.edu\)](http://SpudDB(uga.edu)))中下载的马铃薯DM 1-3 516 R44(DM)材料的不同发育时期以及不同处理的转录组数据, 分析*StPEBP*基因家族的表达情况。并利用在线工具Heatmapper(<http://www2.heatmapper.ca/>)绘制热图。

## 1.8 匍匐茎不同发育时期的基因表达变化

以马铃薯品种‘Desiree’为试验材料, 取弯钩角度为30°、60°、90°、120°、150°的匍匐茎和不同发育时期的块茎。采样后进行RNA提取和实时荧光定量PCR(qRT-PCR)分析。采集的样本在提取RNA之前立即冷冻在液氮中, 并保存在-80℃超低温冰箱。每个样品进行3次生物学重复。RNA提取使用生工生物工程(上海)股份有限公司EZ-10 DNAaway RNA Mini-Preps Kit试剂盒, 具体操作步骤参考试剂盒说明书。使用Taq Universal SYBR Green Supermix试剂盒进行定量, 以*StEfla*为内参基因。反应体系为10 μL: 1 μL cDNA, 上、下游引物各0.2 μL, SYBR(BioRad)5 μL, ddH<sub>2</sub>O补齐至10 μL。qRT-PCR程序为: 95℃预变性30 s, 95℃变性10 s, 60℃退火30 s, 72℃延伸30 s, 34个循环, 重复3次。根据 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法得到*StPEBP*的相对表达量, 使用Graphpad Prism 8绘制表达图。qRT-PCR所用引物见表1。

表1 qRT-PCR引物序列信息  
Table 1 Primers used for qRT-PCR

| 基因名称<br>Gene name | 基因 ID<br>Gene ID            | 上游引物(5'-3')<br>Forward primer | 下游引物(5'-3')<br>Reverse primer |
|-------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| <i>StPEBP1</i>    | <i>PGSC0003DMG400006267</i> | GGACCTAAGTTGCCAAATCATG        | CTTGTTTCCAAGTTTGAGCTCA        |
| <i>StPEBP2</i>    | <i>PGSC0003DMG400007111</i> | CTTTTGGAAGAGAAGTGCTTGG        | CCTCTGGCAATTGAAGAAAACA        |
| <i>StPEBP3</i>    | <i>PGSC0003DMG400011707</i> | TATTCCTGGTTCAACTGATGCT        | CTTGTTACTGGTGGTTTCACTG        |
| <i>StPEBP4</i>    | <i>PGSC0003DMG400011709</i> | TCTCATTGCTTCTAAACCTCGT        | CTGGGTCAGTCATGATAAGTGT        |
| <i>StPEBP5</i>    | <i>PGSC0003DMG400014322</i> | CACCTGCACTAGGGAGAGTAATAGG     | TAAGCAGATCTCATGTCTTCACC       |
| <i>StPEBP6</i>    | <i>PGSC0003DMG400023365</i> | TCACAGATATCCCAGCAACTAC        | CACCTGTTTCACGTCTTGATTGT       |
| <i>StPEBP7</i>    | <i>PGSC0003DMG400005654</i> | CTTGTTGGTGAAGAGTGATTG         | TCCAGGTATGTCTGTCAACAATC       |
| <i>StPEBP8</i>    | <i>PGSC0003DMG400016179</i> | GATTGGAGGAAATGGTCTTTTCG       | GGCCTTGGACTCTCATAACATA        |
| <i>StPEBP9</i>    | <i>PGSC0003DMG400016180</i> | TATCTTATGAGTGCCCAAGACC        | GCTACCGGCAATCCAAAATTAT        |
| <i>StPEBP10</i>   | <i>PGSC0003DMG400040097</i> | GTTCCTCTCAAGCAGAAAAGCA        | GCAACAGGTTGTTCAAGATCAT        |

## 2 结果与分析

### 2.1 马铃薯 *StPEBP* 家族基因成员鉴定

利用6个拟南芥中PEBP家族基因的蛋白序列比对, 最终在马铃薯基因组中鉴定出10个 *StPEBP* 家族基因(表2), 均具有保守结构域

(InterPro:IPR00891)。*StPEBP*家族基因蛋白的分子量最大值为20.01 kDa(*StPEBP9*), 最小值为9.27 kDa(*StPEBP1*); 等电点分布在5.21(*StPEBP4*)~9.07(*StPEBP3*); 亲水性最大值为-0.08(*StPEBP7*), 最小值为-0.47(*StPEBP2*)。亚细胞定位预测结果表明, *StPEBP*家族基因编码蛋白定位在细胞质中。

表2 马铃薯 *StPEBP* 基因家族鉴定与分子特征分析  
Table 2 Genome-wide identification and molecular characterization of *StPEBP* gene family in potato

| 基因名称<br>Gene name | 3.4版本基因ID<br>Gene ID in DM v3.4 | 6.1版本基因ID<br>Gene ID in DM v6.1 | 亚家族<br>Subfamily | 分子量(kDa)<br>MW | 理论等电点<br>pI | 亲水性<br>GRAVY | 亚细胞定位<br>Subcellular localization |
|-------------------|---------------------------------|---------------------------------|------------------|----------------|-------------|--------------|-----------------------------------|
| <i>StPEBP1</i>    | <i>PGSC0003DMG40000626</i>      | <i>Soltu.DM.09G008810.1</i>     | PEBP             | 9.27           | 5.48        | -0.45        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP2</i>    | <i>PGSC0003DMG400007111</i>     | <i>Soltu.DM.06G029780.1</i>     | TFL1             | 16.94          | 9.03        | -0.47        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP3</i>    | <i>PGSC0003DMG400011707</i>     | <i>Soltu.DM.01G007030.1</i>     | TFL1             | 19.61          | 9.07        | -0.32        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP4</i>    | <i>PGSC0003DMG400011709</i>     | <i>Soltu.DM.01G006970.1</i>     | TFL1             | 10.09          | 5.21        | -0.29        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP5</i>    | <i>PGSC0003DMG400014322</i>     | <i>Soltu.DM.03G017110.1</i>     | TFL1             | 19.40          | 8.95        | -0.35        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP6</i>    | <i>PGSC0003DMG400023365</i>     | <i>Soltu.DM.05G026370.1</i>     | FT               | 19.60          | 6.90        | -0.28        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP7</i>    | <i>PGSC0003DMG400005654</i>     | <i>Soltu.DM.03G033490.1</i>     | MFT              | 19.04          | 8.48        | -0.08        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP8</i>    | <i>PGSC0003DMG400016179</i>     | <i>Soltu.DM.11G004040.1</i>     | FT               | 19.83          | 6.83        | -0.30        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP9</i>    | <i>PGSC0003DMG400016180</i>     | <i>Soltu.DM.11G004050.1</i>     | FT               | 20.01          | 6.90        | -0.38        | Cytoplasmic                       |
| <i>StPEBP10</i>   | <i>PGSC0003DMG400040097</i>     | <i>Soltu.DM.09G003550.1</i>     | TFL1             | 19.48          | 7.96        | -0.34        | Cytoplasmic                       |

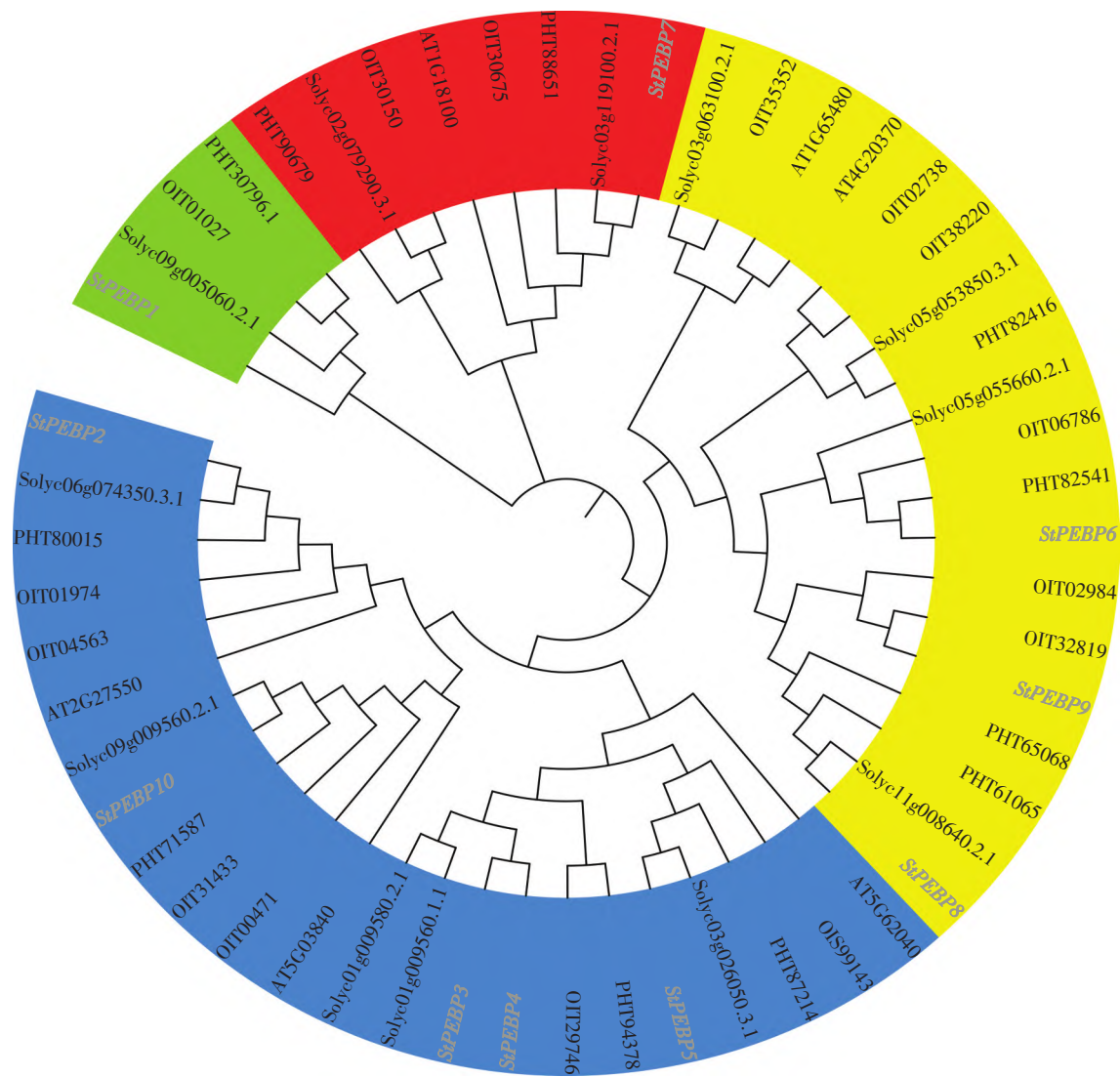
### 2.2 序列比对与进化树构建

利用MEGA 7.0软件将5个物种(拟南芥、番茄、

辣椒、烟草和马铃薯)PEBP基因家族蛋白序列进行多序列比对, 并通过邻接法构建进化树(图1), 该

家族基因可分为4个亚家族, 第一亚家族为PEBP-like 亚家族(*StPEBP1*), 第二亚家族为MFT-like 亚家族(*StPEBP7*), 第三亚家族为FT-like 亚家族包括FT(*StSP6A*)和TSF(*StSP3D*和*StSP5G*), 第四亚家族为TFL-like 亚家族包括ATC(*StPEBP2*)、BFT(*StPEBP3*、*StPEBP4*和*StPBEP5*)和TFL(*StPEBP10*)。 *StSP6A*(*StPEBP6*)属于FT-like 亚家族中的FT小亚家族, *StSP5G*(*StPEBP9*)属于

FT-like 亚家族TSF小亚家族。TFL-like 亚家族是马铃薯 *StPEBP* 家族中基因数量最多的亚家族, 有5个成员, PEBP-like 亚家族和MFT-like 亚家族是 *StPEBP* 基因家族中基因数量最少的亚家族, 均仅有1个成员。同时分析了马铃薯与其他物种PBEP基因家族进化关系, 可见马铃薯PBEP基因家族与茄科植物番茄在进化过程中亲缘关系更为接近。



注: 红色代表MFT-like亚家族, 黄色代表FT-like亚家族, 蓝色代表TFL-like亚家族, 绿色代表PEBP-like亚家族。

Note: Red represents MFT-like subfamily; yellow represents FT-like subfamily; blue represents TFL-like subfamily; and green represents PEBP-like subfamily.

图1 马铃薯、番茄、烟草、辣椒和拟南芥PEBP基因家族进化分析

Figure 1 Relationship analysis of PEBP gene family in potato, tomato, tobacco, pepper and *Arabidopsis thaliana*

### 2.3 基因结构、motif以及domain预测

根据已鉴定的马铃薯 *StPEBP* 基因家族成员的蛋白序列和全基因组的注释序列, 对基因结构进行分析。除 *StPEBP1* (PEBP-like) 和 *StPEBP4* (TFL1-like) 包含 2 个外显子和 1 个内含子, 家族其他成员均包含 4 个外显子和 3 个内含子 (图 2)。结构域分析结果表明, 鉴定出的 10 个 *StPEBP* 基因均具有 PEBP superfamily 保守结构域, 证实他们均为 *StPEBP* 基因家族成员。motif 序列分析, 除 *StPEBP4* 外所有基因均具有特征性的保守 motif

序列 motif 5。除 *StPEBP1* 和 *StPEBP4* 外, 其余所有基因均具有保守的基序 motif 1、motif 2 和 motif 3; 除 *StPEBP1*, *StPEBP2* 和 *StPEBP4* 外, 余下基因均具有保守的基序 motif 1、motif 2、motif 3、motif 4 和 motif 5。*StPEBP1* 属于 PEBP-like 亚家族, *StPEBP2* 和 *StPEBP4* 均属于 TFL1-like 亚家族, 其在进化过程中不仅基因结构发生变异, 基因序列也发生变异。由结果分析可知, 除 PEBP-like 亚家族和 TFL1-like 亚家族外, *StPEBP* 家族基因中其他亚家族的基因序列功能较为保守。

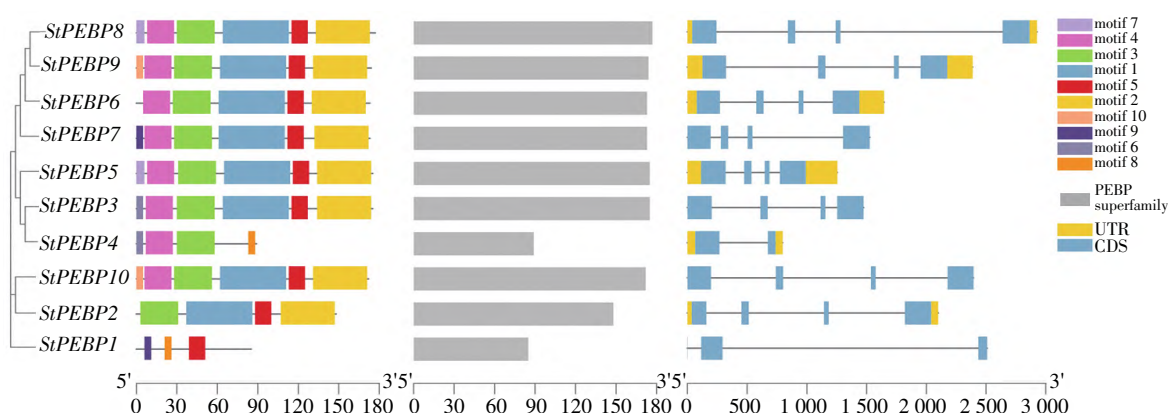


图2 马铃薯 *StPEBP* 基因家族进化树、motif 序列与基因结构

Figure 2 Phylogenetic tree, motif sequence and gene structure of *StPEBP* gene family in potato

### 2.4 顺式作用元件预测分析

使用 PlareCare 对 10 个 *StPEBP* 家族基因起始密码子上游的 2 000 bp 进行顺式作用元件预测, 并用 TBtools 进行展示。结果表明, *StPEBP* 家族基因启动子区域与光响应相关的元件最多。同时, 在 *StPEBP* 基因家族的启动子中存在许多激

素响应元件, 如水杨酸响应元件、茉莉酸响应元件、生长素响应元件和脱落酸响应元件, 其也可能在调控块茎形成中发挥重要作用。*StPEBP* 家族基因启动子中也含有许多低温响应元件、防御元件和应激反应元件, 表明 *StPEBP* 家族基因可能在应激反应防御中发挥作用 (图 3)。

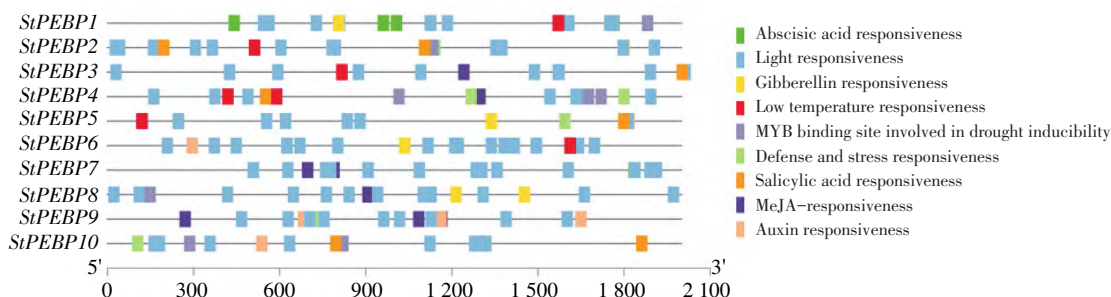


图3 马铃薯 *StPEBP* 基因家族顺式作用元件预测

Figure 3 Prediction of cis-acting elements of *StPEBP* gene family in potato

## 2.5 选择压力分析

以拟南芥 PEBP 基因家族为对照估算马铃薯 *StPEBP* 基因家族在进化过程中的选择压力(表 3)。

马铃薯 *StPEBP* 基因家族的所有基因 Ka/Ks 均小于 1, 受到纯化选择, 马铃薯中 *StPEBP* 基因家族较拟南芥 PEBP 基因家族发生了进化。

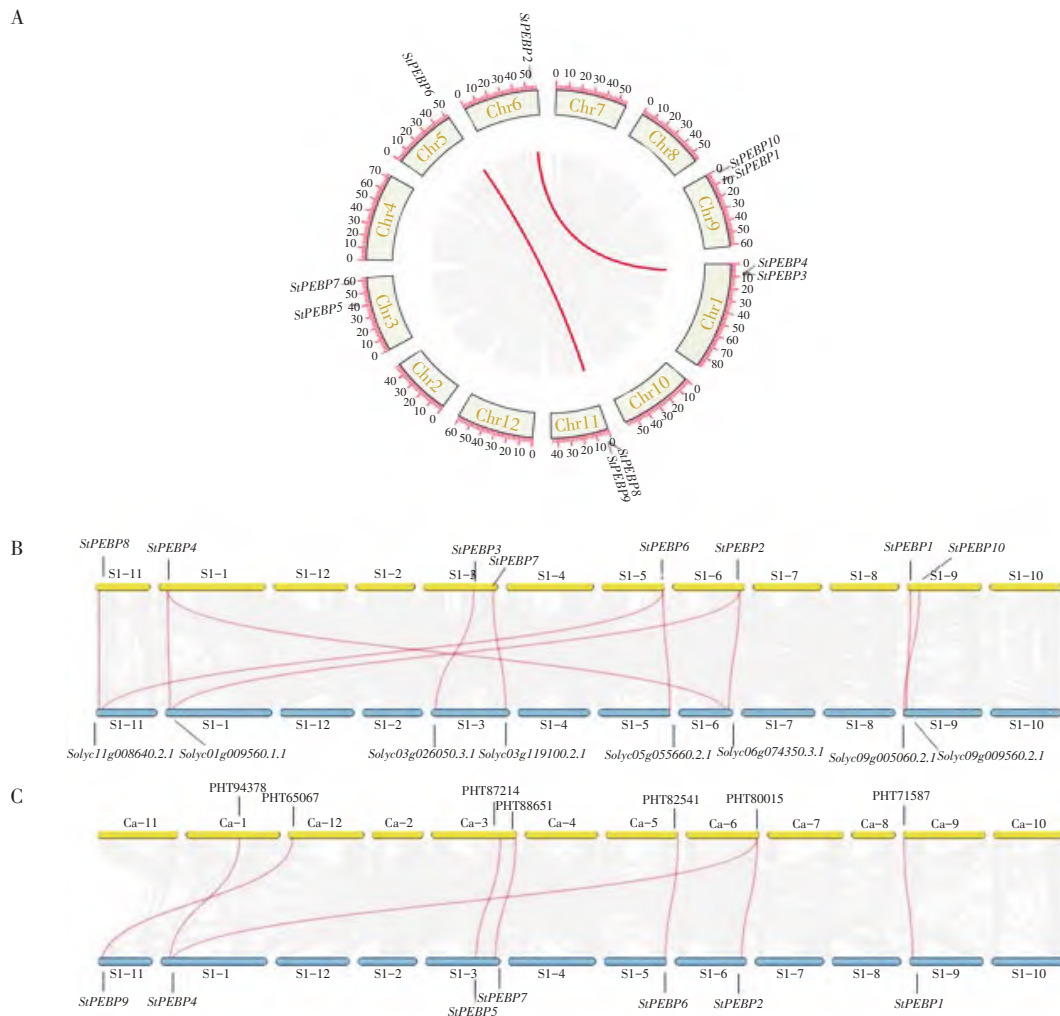
表 3 马铃薯和拟南芥 PEBP 选择压力分析  
Table 3 Selective pressure analysis of PEBP in potato and *Arabidopsis thaliana*

| 拟南芥基因 ID<br>Gene ID in <i>A. thaliana</i> | 马铃薯基因名字<br>Gene name in <i>S. tuberosum</i> | 同义替换率<br>Ka | 非同义替换率<br>Ks | 同义替换率/非同义替换率<br>Ka/Ks |
|-------------------------------------------|---------------------------------------------|-------------|--------------|-----------------------|
| AT2G27550                                 | <i>StPEBP1</i>                              | 1.05        | 3.69         | 0.28                  |
| AT1G18100                                 | <i>StPEBP1</i>                              | 1.12        | 3.21         | 0.35                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP1</i>                              | 1.05        | 1.56         | 0.67                  |
| AT4G20370                                 | <i>StPEBP1</i>                              | 1.04        | 1.42         | 0.73                  |
| AT5G62040                                 | <i>StPEBP1</i>                              | 1.14        | 1.27         | 0.90                  |
| AT1G65480                                 | <i>StPEBP1</i>                              | 1.03        | 1.14         | 0.91                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP2</i>                              | 0.10        | 1.15         | 0.09                  |
| AT1G65480                                 | <i>StPEBP2</i>                              | 0.42        | 1.80         | 0.24                  |
| AT4G20370                                 | <i>StPEBP2</i>                              | 0.45        | 1.67         | 0.27                  |
| AT2G27550                                 | <i>StPEBP3</i>                              | 0.19        | 3.72         | 0.05                  |
| AT5G62040                                 | <i>StPEBP3</i>                              | 0.31        | 2.05         | 0.15                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP3</i>                              | 0.21        | 1.38         | 0.15                  |
| AT1G65480                                 | <i>StPEBP3</i>                              | 0.42        | 2.06         | 0.20                  |
| AT1G18100                                 | <i>StPEBP3</i>                              | 0.56        | 2.19         | 0.26                  |
| AT2G27550                                 | <i>StPEBP4</i>                              | 0.22        | 2.83         | 0.08                  |
| AT4G20370                                 | <i>StPEBP4</i>                              | 0.36        | 2.78         | 0.13                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP4</i>                              | 0.23        | 1.74         | 0.13                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP5</i>                              | 0.24        | 2.80         | 0.09                  |
| AT5G62040                                 | <i>StPEBP5</i>                              | 0.28        | 1.71         | 0.17                  |
| AT1G65480                                 | <i>StPEBP5</i>                              | 0.35        | 1.93         | 0.18                  |
| AT2G27550                                 | <i>StPEBP6</i>                              | 0.44        | 4.87         | 0.09                  |
| AT1G18100                                 | <i>StPEBP7</i>                              | 0.15        | 2.36         | 0.07                  |
| AT1G65480                                 | <i>StPEBP7</i>                              | 0.49        | 1.76         | 0.28                  |
| AT2G27550                                 | <i>StPEBP7</i>                              | 0.47        | 1.40         | 0.34                  |
| AT5G62040                                 | <i>StPEBP7</i>                              | 0.44        | 1.26         | 0.35                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP7</i>                              | 0.51        | 1.08         | 0.47                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP8</i>                              | 0.44        | 3.10         | 0.14                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP9</i>                              | 0.41        | 2.12         | 0.19                  |
| AT1G65480                                 | <i>StPEBP9</i>                              | 0.23        | 1.21         | 0.19                  |
| AT4G20370                                 | <i>StPEBP9</i>                              | 0.22        | 1.12         | 0.20                  |
| AT2G27550                                 | <i>StPEBP9</i>                              | 0.41        | 1.44         | 0.28                  |
| AT5G03840                                 | <i>StPEBP10</i>                             | 0.15        | 2.75         | 0.05                  |
| AT5G62040                                 | <i>StPEBP10</i>                             | 0.30        | 3.18         | 0.09                  |
| AT2G27550                                 | <i>StPEBP10</i>                             | 0.10        | 0.76         | 0.13                  |
| AT1G65480                                 | <i>StPEBP10</i>                             | 0.46        | 3.17         | 0.15                  |
| AT4G20370                                 | <i>StPEBP10</i>                             | 0.45        | 1.37         | 0.33                  |

## 2.6 染色体定位分析及共线性分析

为了进一步分析其基因复制情况, 首先对 *StPEBP* 基因家族进行染色体定位分析(图4), *StPEBP* 基因家族在染色体上分布并不均匀, 仅分布在1、3、5、6、9和11号染色体上, 1、3、9、11号染色体上含有2个 *StPEBP* 基因, 5、6号染色体上各含有1个 *StPEBP* 基因。此外, 进一步分析了马铃薯基因组内 *StPEBP* 基因家族的复制情况(图4A), 马铃薯与茄科植物番茄和辣椒之间的

PEBP基因的共线性情况(图4B, 图4C)。马铃薯基因组内存在两对重复基因, 即 *StSP6A* 和 *StSP3D*、*StPEBP2* 和 *StPEBP4*。将马铃薯分别与茄科植物番茄和辣椒之间PEBP家族基因进行共线性分析, 发现番茄和马铃薯间存在11对共线性基因(图4B, 表4), 辣椒和马铃薯之间存在8对共线性基因(图4C, 表4)。结果表明, 马铃薯 *StPEBP* 家族与番茄PEBP家族共线性较马铃薯 *StPEBP* 家族与辣椒PEBP家族同源性高, 并且在进化过程中更为保守。



注: A. 马铃薯基因组内 *StPEBP* 基因家族的复制情况, B. 番茄与马铃薯间 PEBP 基因家族的复制情况, C. 辣椒与马铃薯间 PEBP 基因家族的复制情况。

Note: A is the replication of *StPEBP* gene family in potato genome; B is the replication of PEBP gene family between tomato and potato; and C is the replication of PEBP gene family between pepper and potato.

图4 马铃薯 PEBP 基因家族共线性分析

Figure 4 Synteny analysis of PEBP gene family in potato

表4 马铃薯 *StPEBP* 和番茄及辣椒共线性基因  
Table 4 Synteny analysis of *StPEBP* gene family in potato, tomato and pepper

| 染色体编号<br>Chromosome number | 番茄或辣椒基因 ID<br>Gene ID in <i>S. lycopersicum</i> or <i>Capsicum annuum</i> | 染色体编号<br>Chromosome number | 马铃薯基因名字<br>Gene name in <i>S. tuberosum</i> |
|----------------------------|---------------------------------------------------------------------------|----------------------------|---------------------------------------------|
| chr12                      | <i>PHT65067</i>                                                           | chr11                      | <i>StPEBP9</i>                              |
| chr9                       | <i>PHT71587</i>                                                           | chr9                       | <i>StPEBP10</i>                             |
| chr6                       | <i>PHT80015</i>                                                           | chr6                       | <i>StPEBP2</i>                              |
| chr6                       | <i>PHT80015</i>                                                           | chr1                       | <i>StPEBP4</i>                              |
| chr5                       | <i>PHT82541</i>                                                           | chr5                       | <i>StPEBP6</i>                              |
| chr3                       | <i>PHT87214</i>                                                           | chr3                       | <i>StPEBP4</i>                              |
| chr3                       | <i>PHT88651</i>                                                           | chr3                       | <i>StPEBP7</i>                              |
| chr1                       | <i>PHT94378</i>                                                           | chr1                       | <i>StPEBP4</i>                              |
| chr1                       | <i>Solyc01g009560.1.1</i>                                                 | chr6                       | <i>StPEBP2</i>                              |
| chr1                       | <i>Solyc01g009560.1.1</i>                                                 | chr1                       | <i>StPEBP4</i>                              |
| chr3                       | <i>Solyc03g026050.3.1</i>                                                 | chr3                       | <i>StPEBP5</i>                              |
| chr3                       | <i>Solyc03g119100.2.1</i>                                                 | chr3                       | <i>StPEBP7</i>                              |
| chr5                       | <i>Solyc05g055660.2.1</i>                                                 | chr5                       | <i>StPEBP6</i>                              |
| chr6                       | <i>Solyc06g074350.3.1</i>                                                 | chr6                       | <i>StPEBP2</i>                              |
| chr6                       | <i>Solyc06g074350.3.1</i>                                                 | chr1                       | <i>StPEBP4</i>                              |
| chr9                       | <i>Solyc09g005060.2.1</i>                                                 | chr9                       | <i>StPEBP1</i>                              |
| chr9                       | <i>Solyc09g009560.2.1</i>                                                 | chr9                       | <i>StPEBP10</i>                             |
| chr11                      | <i>Solyc11g008640.2.1</i>                                                 | chr5                       | <i>StPEBP6</i>                              |
| chr11                      | <i>Solyc11g008640.2.1</i>                                                 | chr11                      | <i>StPEBP8</i>                              |

## 2.7 *StPEBP* 基因家族成员的组织表达分析

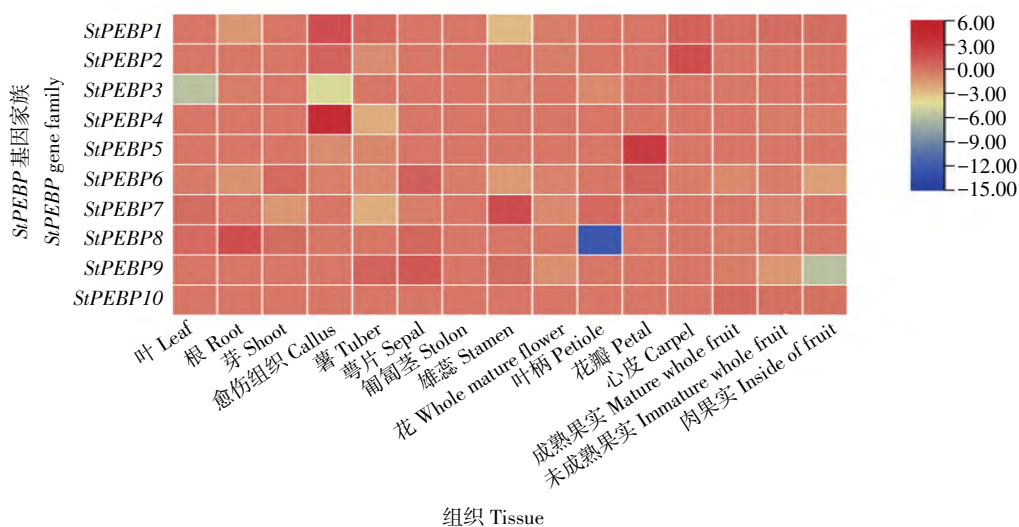
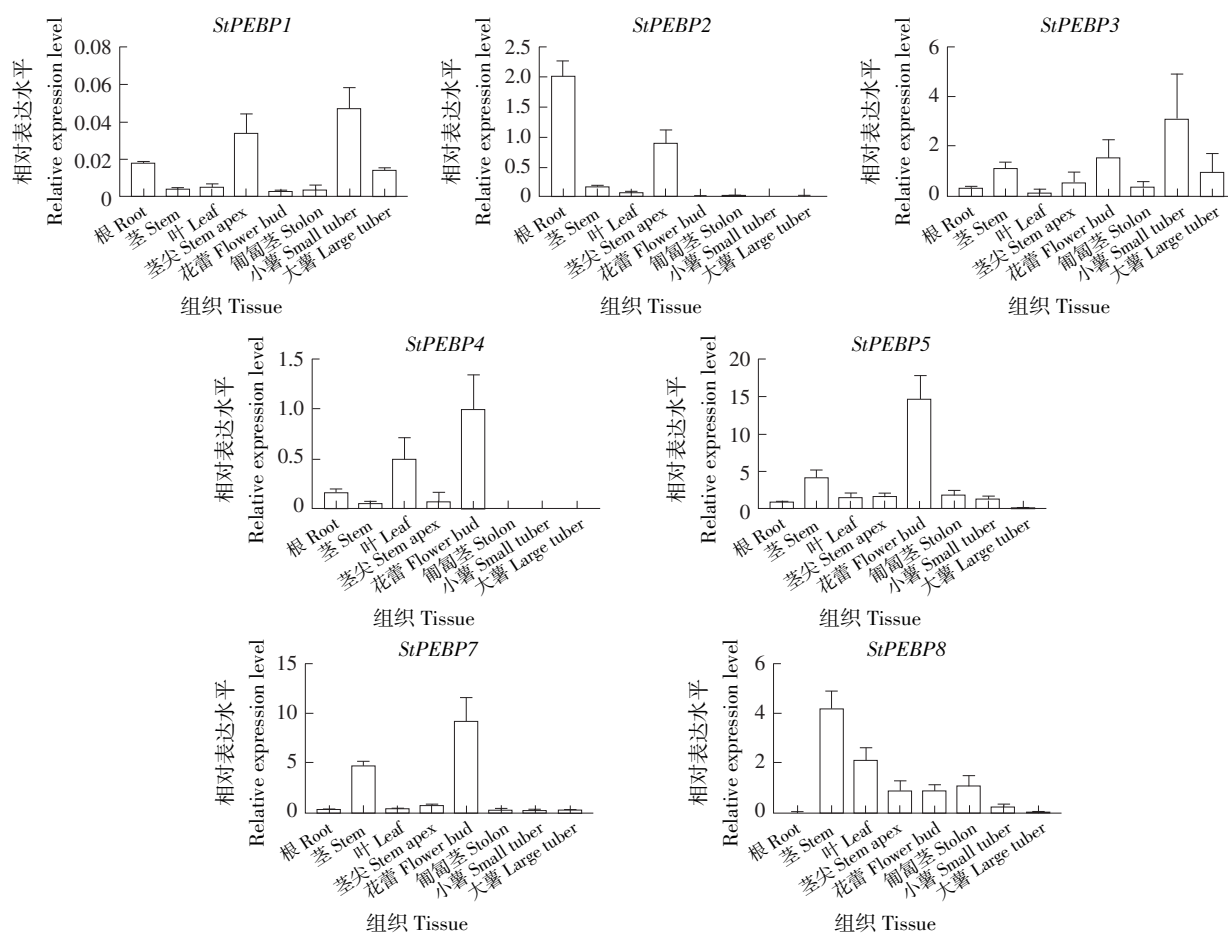
在 Potato Genomics Resource 数据库中 *StPEBP* 基因家族组织表达的转录组数据表明, 7 个 *StPEBP* 家族基因在马铃薯的 15 个组织中均呈现出高表达水平, 而一些基因在 1 或 2 个组织中表达较低(图 5)。例如, *StPEBP3* 在叶片和愈伤组织中分别表现出低表达水平, 而 *StSP3D*(*StPEBP8*) 在叶柄中表现出低表达水平, *StSP5G*(*StPEBP9*) 在果实内部表现出低表达水平。但是大部分基因在马铃薯的各个组织中均高表达, 因此, 推断 *StPEBP*s 基因家族也可能参与马铃薯植株的发育。

为了进一步研究 *StPEBP* 家族基因在马铃薯不同组织中的表达模式, 进行了 qRT-PCR。 *StPEBP1* 在小薯中表达水平最高, 其次茎尖、根和大薯中表达水平较高, 在其他组织中表达水平较低。 *StPEBP2* 仅在根和茎尖表达水平较高, 在其他组

织中表达水平较低。 *StPEBP3* 在小薯中表达水平最高, 在花蕾和茎中表达水平较高, 其次是大薯, 在其他组织中表达水平较低。 *StPEBP4* 在花蕾中表达水平最高, 其次是叶片, 在其他组织部位表达水平较低。 *StPEBP5* 和 *StPEBP7* 在花蕾中表达水平最高, 其次是茎, 在其他组织中表达水平相似且较低。 *StSP3D*(*StPEBP8*) 在茎中表达水平最高, 其次是叶片, 在茎尖、花蕾和匍匐茎表达量相似且较高, 在其他组织部位的表达水平较低(图 6)。

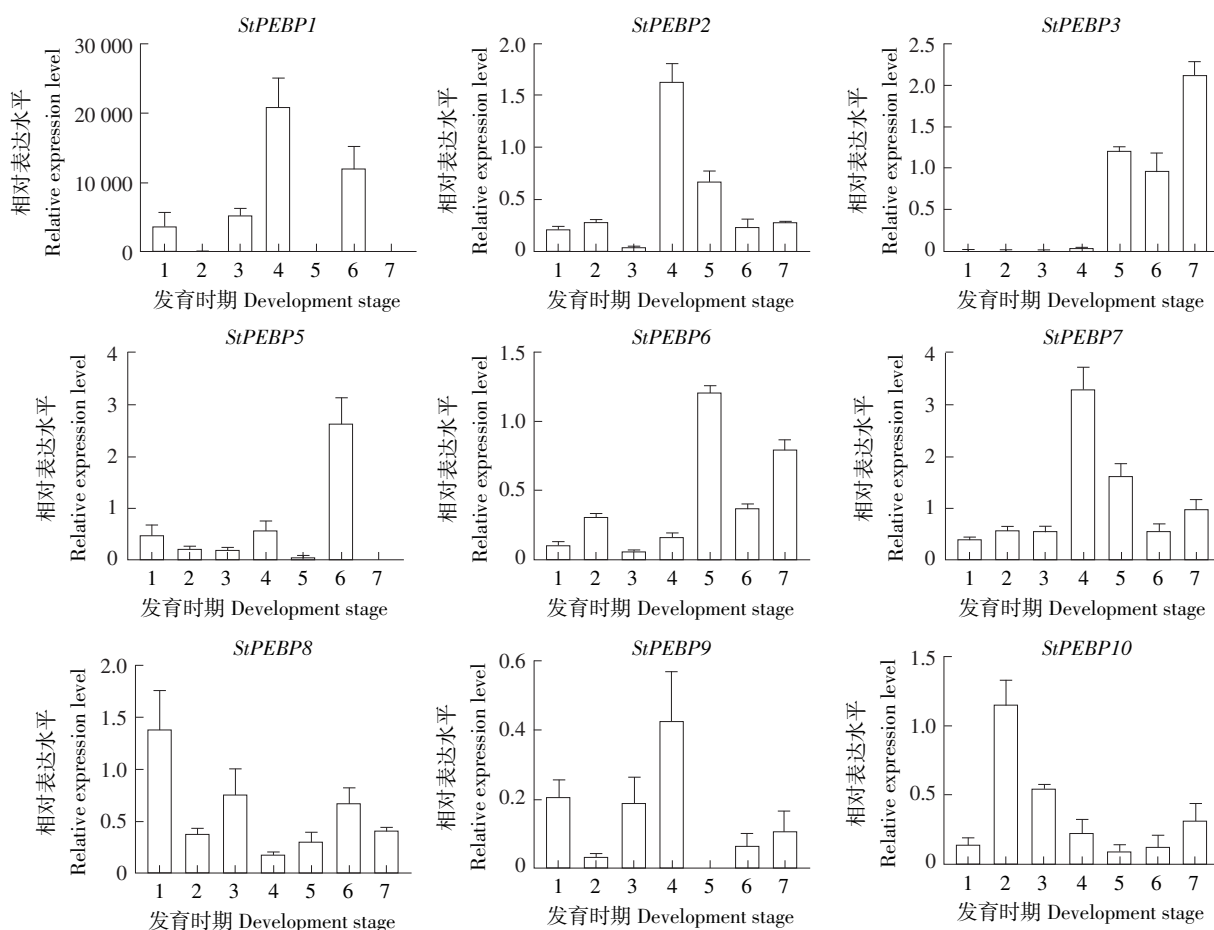
## 2.8 *StPEBP* 基因家族在块茎发育中的表达分析

为了探索 *StPEBP* 基因家族在块茎发育过程中的作用, 使用 qRT-PCR 检测其不同发育阶段的匍匐茎和块茎中的表达水平(图 7)。随着匍匐茎弯钩角度从 60° 到 120° 变化 *StPEBP1* 表达量增加, 在匍匐茎弯钩角度为 150° 时 *StPEBP1* 表达量

图5 *StPEBP* 基因家族在马铃薯不同组织中的表达分析Figure 5 Expression analysis of *StPEBP* gene family in different tissues of potato图6 马铃薯 *StPEBP* 基因家族在不同组织中的表达模式Figure 6 Expression patterns of *StPEBP* gene family in different tissues of potato

急剧下降, 但其在小薯中表达量很高, 大薯中表达量极低。 *StPEBP2* 随着匍匐茎弯钩角度从  $60^{\circ}$  到  $120^{\circ}$  变化表达量增加, 匍匐茎弯钩角度达到  $150^{\circ}$  后 *StPEBP2* 表达量下降并保持稳定。 *StPEBP3* 在大薯中表达量最高, 其次在弯钩角度为  $150^{\circ}$  的匍匐茎和小薯中表达量较高, 在匍匐茎发育的其他阶段表达量极低。 *StPEBP5* 在小薯中表达量最高, 在匍匐茎其他发育阶段表达量极低。在弯钩角度为  $150^{\circ}$  的匍匐茎中, *StSP6A* (*StPEBP6*) 的表达量明显增加, 小薯和大薯中 *StSP6A* 的表达量也较高, 在其他时期表达量较低。 *StPEBP7* 在匍匐

茎弯钩角度为  $120^{\circ}$  时表达量最高, 在大薯中的表达量类似于匍匐茎弯钩角度为  $150^{\circ}$  时的表达量, 低于匍匐茎弯钩角度为  $120^{\circ}$  时表达量。 *StSP3D* (*StPEBP8*) 在匍匐茎弯钩角度为  $30^{\circ}$  时表达量最高, 其次在匍匐茎弯钩角度为  $90^{\circ}$  和小薯中表达量较高, 其他时期表达量较低。 *StSP5G* (*StPEBP9*) 在匍匐茎弯钩角度为  $120^{\circ}$  时表达量最高, 在匍匐茎弯钩角度为  $30^{\circ}$  和  $90^{\circ}$  时表达量较高, 其他时期表达量较低。 *StPEBP10* 在匍匐茎弯钩角度为  $60^{\circ}$  时表达量最高, 在匍匐茎弯钩角度为  $90^{\circ}$  时和大薯中表达量较高。



注: 横坐标 1~7 分别表示 1. 匍匐茎弯钩角度为  $30^{\circ}$ , 2. 匍匐茎弯钩角度为  $60^{\circ}$ , 3. 匍匐茎弯钩角度为  $90^{\circ}$ , 4. 匍匐茎弯钩角度为  $120^{\circ}$ , 5. 匍匐茎弯钩角度为  $150^{\circ}$ , 6. 小薯, 7. 大薯。

Note: In abscissa, 1. stolon hook angle  $30^{\circ}$ ; 2. stolon hook angle  $60^{\circ}$ ; 3. stolon hook angle  $90^{\circ}$ ; 4. stolon hook angle  $120^{\circ}$ ; 5. stolon hook angle  $150^{\circ}$ ; and 6. small tuber; and 7. large tuber.

图7 马铃薯 *StPEBP* 基因家族在匍匐茎发育过程中的表达模式

Figure 7 Expression pattern of potato *StPEBP* gene family during stolon development in potato

### 3 讨 论

PEBP基因家族不仅在开花调节通路中发挥重要作用,还参与了植物种子萌发和非生物胁迫响应等调控过程<sup>[23]</sup>。在马铃薯中,*StPEBP*基因家族成员*StSP5G*、*StSP6A*和*StSP3D*已鉴定与马铃薯块茎诱导及开花有关,但其他成员在块茎形成中的作用依然未知。因此本试验在鉴定马铃薯DM v3.4版本中*StPEBP*家族基因具有10个成员后,并分析了其在块茎发育中可能发挥的功能。同时,进行了*StPEBP*基因家族的保守基序、基因和蛋白结构、顺式作用元件、染色体定位、共线性关系及组织表达分析。

系统发育分析揭示了马铃薯中*StPEBP*家族基因与拟南芥中PEBP家族基因亚家族分类并不一致,拟南芥中PEBP家族基因分为3个亚家族,分别是TFL1-like、MFT-like和FT-like<sup>[24]</sup>,而马铃薯中*StPEBP*家族基因分为4个亚家族,分别是TFL1-like、MFT-like、FT-like和PEBP-like。通过系统发育分析结果表明,PEBP-like亚家族与*StPEBP*家族基因其他亚家族亲缘关系较远。并且在马铃薯中,只有*StPEBP1*属于PEBP-like亚家族,该亚家族并未在拟南芥、苹果和水稻中发现,但在茄科植物烟草、辣椒和番茄中各鉴定出1个PEBP-like亚家组基因,推测PEBP-like亚家组应该是在进化过程中茄科植物所特有的亚家族,可能具有一定功能,今后进行深入探究。此前,有报道称MFT-like亚家族是FT-like亚家族和TFL1-like亚家族的祖先。在苔藓植物和石松属植物中,没有FT-like亚家族和TFL1-like亚家族同源基因,但分别有4和2个MFT-like亚家族同源基因,表明FT-like亚家族和TFL1-like亚家族基因是随种子植物的进化而出现的<sup>[3]</sup>,因此推测马铃薯中FT-like亚家族和TFL1-like亚家族基因也是在进化过程中而出现的。在马铃薯和番茄中,已经报道具有影响马铃薯结薯和番茄果实成熟功能的基因均属于FT-like亚家族<sup>[6]</sup>,由此猜测PEBP基因家族中FT-like亚家族基因是影响茄科植物果实成熟和开花时间的重要基因,对于茄科

植物果实发育具有重要的研究价值。

通过对马铃薯*StPEBP*家族基因的motif分析,发现10个*StPEBP*家族基因除*StPEBP4*外均具有保守的基序motif 5,这说明motif 5是马铃薯*StPEBP*基因家族中最保守的序列,也可能是*StPEBP*家族基因发挥其生物学功能的基序。同时,分析了4个亚家族的基序保守性,大部分*StPEBP*家族基因均具有motif 1~5,FT-like亚家族和MFT1-like亚家族基序是保守的,均具有motif 1~5,而PEBP-like亚家族和TFL1-like亚家族基序发生变化,*StPEBP1*(PEBP-like)仅有motif 5,*StPEBP2*(TFL1-like)缺少motif 4,*StPEBP4*(TFL1-like)却仅有motif 3和motif 4。在本试验中,PEBP-like亚家族基因(*StPEBP1*)和TFL1亚家族基因(*StPEBP4*)的内含子和外显子数量也发生了变化,推测可能是在进化过程中PEBP-like亚家族和TFL1-like亚家族发生变异,而其他亚家族结构在进化过程中非常保守。

共线性分析结果显示*StSP6A*(*StPEBP6*)和*StSP3D*(*StPEBP8*)是重复基因,序列比对发现*StSP6A*和*StSP3D*氨基酸序列一致性高达70%。已有文献报道<sup>[25,26]</sup>,FT-like亚家族和TFL1-like亚家族在植物中功能相反,主要是由于含有LGRQTVYAPGWRQN的氨基酸片段和三联体LYN的关系,同时FT-like亚家族含有LGRQTVYAPGWRQN氨基酸片段在植物中是保守的并具有功能的。序列比对中同样发现马铃薯*StSP6A*中具有LGRQTVYAPGWRQN氨基酸片段中的一部分TVYAPGWRQN片段,*StSP3D*具有TVYAPNWRQN片段,与*StSP6A*中TVYAPGWRQN片段相比,仅有一个氨基酸序列改变,G改变为N,在马铃薯*StSP6A*和*StSP3D*中已被鉴定与马铃薯结薯和开花有关,因此推断*StPEBP*家族中具有LGRQTVYAPGWRQN氨基酸片段的基因,对于研究马铃薯结薯和开花意义较大。

通过表达模式分析发现,当匍匐茎弯钩角度为150°时,*StSP6A*(*StPEBP6*)的表达量急剧增加,在小薯和大薯中表达量也较高。这再次证实了*StSP6A*在块茎形成过程中发挥了重要的作用。除

*StPEBP6* 外, *StPEBP1* 随着匍匐茎发育表达量增加, 并且在小薯中高表达, *StPEBP3* 和 *StPEBP5* 表达量也在块茎中高表达。推测, *StPEBP1*、*StPEBP3* 和 *StPEBP5* 也可能在马铃薯块茎形成的调控中发挥作用。通过 qRT-PCR 检测了 *StPEBP1* 和 *StPEBP3* 在不同组织中的表达模式, 发现 *StPEBP1* 和 *StPEBP3* 同样在块茎中高表达, 这进一步证实了之前的推测, 即 *StPEBP1* 和 *StPEBP3* 可能在马铃薯块茎诱导途径中具有重要意义, 但其功能有待进一步研究。

本试验利用生物信息学和 qRT-PCR 技术分析了马铃薯 *StPEBP* 家族基因在块茎诱导中的功能。除 *StSP5G* 和 *StSP6A* 外, 通过表达模式分析和共线性分析猜测 *StPEBP1*、*StPEBP3* 和 *StSP3D* 在马铃薯块茎形成中发挥重要功能, 这些基因可作为候选基因用于进一步研究 PEBP 家族基因在块茎诱导中的功能。

#### [ 参 考 文 献 ]

- [ 1 ] 杨帅, 闵凡祥, 高云飞, 等. 新世纪中国马铃薯产业发展现状及存在问题 [J]. 中国马铃薯, 2014, 28(5): 311–316.
- [ 2 ] Jin S, Nasim Z, Susila H, *et al.* Evolution and functional diversification of FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER 1 family genes in plants [J]. Seminars in Cell and Developmental Biology, 2021, 109: 20–30.
- [ 3 ] Shannon S, Meeks-Wagner D R. A mutation in the *Arabidopsis* TFL1 gene affects inflorescence meristem development [J]. The Plant Cell, 1991, 3(9): 877–892.
- [ 4 ] Bradley D, Ratcliffe O, Vincent C, *et al.* Inflorescence commitment and architecture in *Arabidopsis* [J]. Science, 1997, 275(5296): 80–83.
- [ 5 ] Hanano S, Goto K. *Arabidopsis* TERMINAL FLOWER1 is involved in the regulation of flowering time and inflorescence development through transcriptional repression [J]. The Plant Cell, 2011, 23(9): 3172–3184.
- [ 6 ] Li Q, Fan C, Zhang X, *et al.* Identification of a soybean *MOTHER OF FT AND TFL1* homolog involved in regulation of seed germination [J]. PLoS One, 2014, 9(6): e99642.
- [ 7 ] Navarro C, Abelenda J A, Cruz-Oró E, *et al.* Control of flowering and storage organ formation in potato by FLOWERING LOCUS T [J]. Nature, 2011, 478(7367): 119–122.
- [ 8 ] Andrés F, Coupland G. The genetic basis of flowering responses to seasonal cues [J]. Nature Reviews Genetics, 2012, 13(9): 627–639.
- [ 9 ] Fu J, Yang L, Dai S. Identification and characterization of the CONSTANS-like gene family in the short-day plant *Chrysanthemum lavandulifolium* [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2015, 290(3): 1039–1054.
- [ 10 ] Corbesier L, Vincent C, Jang S, *et al.* FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis* [J]. Science, 2007, 316(5827): 1030–1033.
- [ 11 ] Jaeger K E, Wigge P A. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis* [J]. Current Biology, 2007, 17(12): 1050–1054.
- [ 12 ] Mathieu J, Warthmann N, Küttner F, *et al.* Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis* [J]. Current Biology, 2007, 17(12): 1055–1060.
- [ 13 ] Kloosterman B, Abelenda J A, Gomez M M C, *et al.* Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes [J]. Nature, 2013, 495(7440): 246–250.
- [ 14 ] Teo C J, Takahashi K, Shimizu K, *et al.* Potato tuber induction is regulated by interactions between components of a tuberigen complex [J]. Plant and Cell Physiology, 2017, 58(2): 365–374.
- [ 15 ] Abelenda J A, Cruz-Oró E, Franco-Zorrilla J M, *et al.* Potato StCONSTANS-like1 suppresses storage organ formation by directly activating the FT-like *StSP5G* repressor [J]. Current Biology, 2016, 26(7): 872–881.
- [ 16 ] Abelenda J A, Navarro C, Prat S. From the model to the crop: genes controlling tuber formation in potato [J]. Current Opinion Biotechnology, 2011, 22(2): 287–292.
- [ 17 ] Plantenga F D M, Bergonzi S, Abelenda J A, *et al.* The tuberization signal *StSP6A* represses flower bud development in potato [J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(3): 937–948.
- [ 18 ] Peng F Y, Hu Z, Yang R C. Genome-wide comparative analysis of flowering-related genes in *Arabidopsis*, wheat, and barley [J]. International Journal of Plant Genomics, 2015,

- 2015: 874361–874377.
- [19] Zhang X, Wang C, Pang C, *et al.* Characterization and functional analysis of PEBP family genes in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. PLoS One, 2016, 11(8): e0161080.
- [20] Yang Z, Chen L, Kohnen M V, *et al.* Identification and characterization of the PEBP family genes in Moso Bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) [J]. Scientific Reports, 2019, 9 (1): 1–12.
- [21] Zhao S, Wei Y, Pang H, *et al.* Genome-wide identification of the PEBP genes in pears and the putative role of PbFT in flower bud differentiation [J]. Peer J, 2020, 8: 8928–8946.
- [22] 荐红举, 杨博, 李阳阳, 等. 甘蓝型油菜 PEBP 基因家族的鉴定与表达分析 [J]. 作物学报, 2019, 45(3): 354–364.
- [23] Chen Y, Shen J, Zhang L, *et al.* Nuclear translocation of OsMFT1 that is impeded by OsFTIP1 promotes drought tolerance in rice [J]. Molecular Plant, 2021, 14(8): 1297–1311.
- [24] Kardailsky I, Shukla V K, Ahn J H, *et al.* Activation tagging of the floral inducer FT [J]. Science, 1999, 286 (5446): 1962–1962.
- [25] Ahn J H, Miller D, Winter V J, *et al.* A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1 [J]. The EMBO Journal, 2006, 25(3): 605–614.
- [26] Hanzawa Y, Money T, Bradley D. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2005, 102(21): 7748–7753.

## 《中国马铃薯》简介

《中国马铃薯》创刊于1987年, 由中国作物学会马铃薯专业委员会创办, 是全国唯一的马铃薯专业科技期刊。创刊名为《马铃薯杂志》, 2000年更名为《中国马铃薯》。期刊现由东北农业大学主管主办, 中国作物学会马铃薯专业委员会为学术支撑。2020年被评为RCCSE中国核心学术期刊(A-), 中国农林核心期刊(2020版)B类。2021年复合影响因子1.56, 综合影响因子1.096。

《中国马铃薯》以繁荣和推动我国的马铃薯事业, 促进马铃薯科研与生产结合, 尽快把科学技术转化为生产力为办刊宗旨, 积极报道国内外有关马铃薯作物的学术研究、科研动态和实用技术的最新进展。主要刊登与马铃薯作物有关的遗传育种、栽培生理、病虫害防治、土壤肥料、贮藏加工、综述、产业开发、品种介绍等领域的学术和技术论文。读者对象是从事马铃薯作物全产业链科学研究和技术研发的科技工作者、大专院校师生和具有同等水平的专业人士。

《中国马铃薯》被多个数据库或平台收录, 如: 中国学术期刊综合评价数据库(CAJCED)、CNKI中国期刊全文数据库(CJFD)、万方数据中国核心期刊数据库(遴选)、中文科技期刊数据库、中国核心期刊(遴选)数据库、超星期刊域出版平台、博看网等。