

杨冬静, 高方园, 马居奎, 等. 甘薯抗病基因及其功能的研究进展[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(5): 1021-1030.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.05.020

甘薯抗病基因及其功能的研究进展

杨冬静, 高方园, 马居奎, 唐伟, 陈晶伟, 梁昭, 张成玲, 孙厚俊
(江苏徐淮地区徐州农业科学研究所/农业农村部甘薯生物学与遗传育种重点实验室, 江苏 徐州 221131)

摘要: 甘薯是重要的粮食、饲料和能源作物, 中国是世界上最大的甘薯种植国, 甘薯在中国国民经济中占有十分重要的地位。近年来随着气候变化和种薯、种苗地频繁调运, 甘薯病害发生日趋严重, 新病害不断产生, 严重影响甘薯的产量和品质, 制约了中国甘薯产业的健康发展。分子生物技术的快速发展给甘薯抗病分子育种研究提供了新的技术支撑和研究思路。本文主要从甘薯抗真菌病、抗细菌病、抗线虫病以及抗病毒病相关基因等方面概述了近年来甘薯抗病相关基因及其功能的研究进展, 为甘薯抗病基因的进一步研究和抗病分子育种提供参考。

关键词: 甘薯; 基因克隆; 真菌; 细菌; 线虫; 基因功能; 抗病性

中图分类号: S435.31 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)05-1021-10

Research progress on disease resistance-related genes and their functions in sweet potato

YANG Dongjing, GAO Fangyuan, MA Jukui, TANG Wei, CHEN Jingwei, LIANG Zhao, ZHANG Chengling, SUN Houjun

(Xuzhou Institute of Agricultural Sciences of the Xuhuai District of Jiangsu Province/Key Laboratory of Sweetpotato Biology and Genetic Breeding, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Xuzhou 221131, China)

Abstract: Sweet potato is an important food, feed and energy crop. China is the world's largest producer of sweet potato, and sweet potato plays a very important role in China's national economy. In recent years, with climate change and frequent transportation of sweet potato seedlings, the incidence of sweet potato diseases has become more and more severe and new diseases continue to emerge, seriously affecting the yield and quality of sweet potatoes and restricting the healthy development of China's sweet potato industry. The rapid development of molecular biotechnology has provided new technical support and research ideas for disease-resistant molecular breeding in sweet potato. This review mainly summarizes the research progress of sweet potato disease resistance-related genes and their functions in recent years from the aspects of anti-fungal, bacterial, nematode and viral disease-related genes. This provides a reference for further research on disease resistance-related genes in sweet potatoes and molecular breeding for disease resistance.

Key words: sweet potato; gene cloning; fungi; bacteria; nematode; gene function; disease resistance

中国是世界上最大的甘薯生产国。根据气候、生态等因素, 中国甘薯种植区被划分为北方薯区、长

江中下游薯区和南方薯区三大种植区。除少数寒冷地区外, 中国大部分地区都有甘薯栽培, 但主要分布在黄淮海平原、长江流域和东南沿海各省, 甘薯在中国国民经济中占有十分重要的地位。目前中国甘薯种植面积约为 5.78×10^6 hm^2 , 占世界耕地总面积的 30% 左右, 总产量为 9.44×10^7 $\text{t}^{[1]}$ 。全球气候变化和人口的急剧增长以及发展中国家的快速工业化使全

收稿日期: 2024-10-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(32001599); 国家现代农业产业技术体系项目(CARS-10)

作者简介: 杨冬静(1983-), 女, 四川射洪人, 博士, 副研究员, 主要从事植物病理学研究。(E-mail) njnd831215@126.com

球粮食和能源供应面临巨大压力。甘薯作为一种淀粉作物,由于其高产潜力和对边缘土地的广泛适应性,在保障粮食安全,促进社会的可持续发展方面具有重要意义^[2]。甘薯不仅是人类和动物的食物,也是食品加工、淀粉和酒精制造工业的重要原料^[3]。甘薯还被评估为有价值的保健食品,具有抗癌、调节血糖、降低血压和预防超重等功能^[4-5]。研究结果表明,甘薯块根中的 β -胡萝卜素、维生素、淀粉和蛋白质以及矿物质等对于人类的健康非常有利^[6]。此外,甘薯茎、叶的营养也非常丰富,Sun 等^[7]研究发现甘薯茎、叶富含蛋白质、纤维素、碳水化合物等,较耐储藏,是优质的蔬菜资源。

虽然甘薯具有较强的抗病性,但是在田间生产和储藏期间,仍然受许多病原菌侵害,导致甘薯严重减产。北方薯区的三大病害包括由 *Ceratocystis fimbriata* 侵染引起的甘薯黑斑病^[8]、主要由 *Fusarium solani* 侵染引起的甘薯根腐病^[9]和由 *Ditylenchus destructor* 侵染引起的甘薯茎线虫病^[10];南方薯区的三大病害包括由 *Fusarium oxysporum* 侵染引起的甘薯蔓割病^[11]、由 *Ralstonia solanacearum* 侵染引起的甘薯薯瘟病^[12]和由 *Elsinoe batatas* 侵染引起的甘薯疮痂病^[13];长江中下游薯区处于南北交接带,靠近南方薯区的地方病害多与南方薯区相同,中间地带的甘薯主要被一些储藏期病害为害^[14]。近年来,随着气候变化和种薯种苗的频繁调运,南病北移,北病南移,南北地区间甘薯病害混发现象日趋严重。中国科研工作者报道甘薯新病害的发生,如由 *Diaporthe batatas* 侵染引起的甘薯蔓枯病^[15]、由 *Dickeya dadantii* 侵染引起的甘薯茎腐病^[16]、由 *Monilochaetes infuscans* 侵染引起的甘薯黑痣病^[17]、由 *Lasiodiplodia theobromae* 侵染引起的甘薯爪哇黑腐病^[18]、由 *Sclerotium rolfsii* 侵染引起的甘薯白绢病^[19]以及由象耳豆根结线虫引起的甘薯根结线虫病等^[20]。此外,甘薯病毒病也是严重制约中国甘薯产业发展的重大病害之一。国家甘薯改良中心和国际马铃薯中心联合开展中国三大薯区甘薯病毒病的发生情况调查,结果表明,甘薯羽状斑驳病毒(Sweet potato feathery mottle virus, SPFMV)、甘薯病毒 G(Sweet potato virus G, SPVG)、甘薯潜隐病毒(Sweet potato latent virus, SPLV)、甘薯轻斑点病毒(Sweet potato mild speckling virus, SPMSV)、甘薯轻斑驳病毒(Sweet potato mild mottle virus, SPMMV)、甘薯褪绿矮化病毒

(Sweet potato chlorotic stunt virus, SPCSV)、甘薯褪绿斑病毒(Sweet potato chlorotic fleck virus, SPCFV)、甘薯类花椰菜花叶病毒(Sweet potato caulimolike virus, SPCLV)、黄瓜花叶病毒(Cucumber mosaic virus, CMV)等 9 种病毒在甘薯上均有检出。近年来甘薯病毒病在中国各个薯区快速蔓延,对甘薯产量和品质造成了极大威胁^[21-22]。

目前,这些病害的防治措施主要包括化学防治、生物防治及抗病品种选育,其中化学防治具有较好的防治效果,但是容易产生食品安全和环境污染问题;生物防治主要集中在室内研究中,在田间的应用效果还有待进一步提升;在抗病品种选育方面,甘薯在遗传上的高度杂合性以及种内、种间存在的广泛杂交不亲和性,加大了通过常规育种来选育优质高产抗病甘薯品种的难度^[23]。本课题组常年对全国各地的甘薯品种、品系进行甘薯黑斑病、根腐病、茎线虫病和薯瘟病等病害抗性鉴定及报道,到目前为止,尚未发现对这些病害完全免疫的甘薯品种,甘薯抗病种质资源有限。因此,探索利用基因工程改良甘薯抗病性对甘薯抗病分子育种具有重要意义。

1 甘薯真菌病害抗性基因及其功能的研究进展

陈观水^[24]从甘薯中分离得到 *IbNPR1* 基因,该基因可受水杨酸强烈诱导,推测该基因可能在甘薯抵御病原物的侵染中起重要的作用。林巧玲等^[25]根据已知的核苷酸结合位点-富亮氨酸重复(NBS-LRR)类抗病基因蛋白质的保守序列设计简引物,扩增甘薯基因组中的抗病基因同源序列(RGA),获得 1 条约 500 bp 的片段,经过克隆和测序后,得到 20 个 NBS-LRR 类 RGA,其推导的氨基酸序列均具有 P-loop、Kinase-2a 和 Kinase-3a 及 GLPL 区等几个保守区,并且可分为 Toll-白细胞介素 1 受体-核苷酸结合位点-富含亮氨酸重复序列(TIR-NBS-LRR)和 non-TIR-NBS-LRR 2 个亚类。序列比对分析结果表明,这些 RGA 与已克隆的相关抗病基因相应区段的氨基酸序列的同源性为 15%~46%,这些 RGA 可作为分子标记筛选甘薯的抗病候选基因;王钰等^[26]从甘薯中分离到 342 个 RGA,其中 7 个为 TIR 亚类,其余均为 non-TIR 亚类;Kim 等^[27]报道病原菌侵染后 *IbERF1* 和 *IbERF2* 在叶片中的表达量明显上升,2 个 *ERF* 基因在烟草(*Nicotiana tabacum*)叶片中的瞬

时表达导致病原菌相关基因 *PR5* 的转录水平升高,早期响应的还有 *ERD10*、*CuZnSOD* 和 *CAT* 基因,推测这 2 个 ERF 作为 *PR5*、*ERD10*、*CuZnSOD* 和 *CAT* 基因的转录调控因子在应激防御信号通路中发挥作用;王连军等^[28]根据植物 NBS-LRR 类 RGA 的保守区域设计简并引物,从甘薯近缘野生种 *Ipomoea grandifolia* 中扩增 NBS-LRR 类 RGA,得到 7 条 NBS-LRR 类 RGA,其编码的氨基酸序列包含 NBS-LRR 类 RGA 所具有的保守的 P-loop、Kinase-2a 和 Kinase-3a 及 GLPL 区。王崇等^[29]以甘薯抗病相关基因 *TAO1* 作为目标基因,设计出 1 条固定引物,与 11 条随机引物组合成 11 对引物。利用这 11 对引物对甘薯品种鄂薯 11、鄂紫薯 13 进行目标区域扩增多态性(TRAP)-聚合酶链式反应(PCR)扩增,结果表明,11 对引物组合能够扩增出清晰条带,且表现出良好的多态性,该研究获得与 *TAO1-like* 基因相关联的 TRAP 标记,该标记可进行甘薯群体的遗传多样性分析,为甘薯的抗病育种奠定基础。黄小芳等^[30]对甘薯基因组序列进行外显子预测,得到甘薯染色体组全基因组蛋白质序列,并在此基础上对 NBS-LRR 类家族基因进行鉴定和分析,分析结果表明,甘薯基因组中含有 379 个 NBS-LRR 类家族基因,其中 N 型亚家族有 120 个,NL 型有 103 个,CNL 型有 133 个,TNL 型有 22 个,PN 型有 1 个,所有染色体上均有 NBS-LRR 类家族基因分布,但数量明显不同,其中有 60.9%的 NBS-LRR 类家族基因序列呈簇状分布。序列比对分析发现 NBS-LRR 类家族基因序列有 15 个保守结构域,在 N 端较为保守,该研究为开展甘薯 NBS-LRR 类家族基因的功能研究和抗性育种奠定了理论依据。三浅裂野牵牛作为甘薯的近缘野生种,是甘薯育种重要的抗病基因资源,毕楚韵等^[31]采用 Snap 软件对三浅裂野牵牛基因组序列进行全基因组蛋白质序列预测,并应用生物信息学方法鉴定和分析蛋白质序列中 NBS-LRR 类家族基因,从三浅裂野牵牛的 110 626 个基因中,筛选到编码 NBS-LRR 类蛋白的基因 361 个,其中 CNL 型基因有 136 个,NL 型基因有 128 个,N 型基因有 50 个,TNL 型基因有 46 个,RNL 型基因有 1 个。CNL 亚家族在 NB-ARC 结构域有 7 个保守结构域,TNL 亚家族有 10 个保守结构域。此外,三浅裂野牵牛的 15 条染色体上均分布有 NBS-LRR 类家族基因,其中染色体上基因数量最多达到 51 个,而染色体上基

因最少的仅 2 个,共有 58 个基因簇,包含了 53.7% 的 NBS-LRR 类家族基因,该研究结果明确了三浅裂野牵牛 NBS-LRR 类家族基因的数量、在染色体上的分布图、结构域特点和进化关系,为研究抗病基因功能和抗病品种选育提供了重要基础^[31]。

在甘薯生产和储藏过程中,病原真菌 *Ceratocystis fimbriata* 侵染引起的甘薯黑斑病严重影响甘薯的产量和品质,被该病原菌侵染的薯块中含有甘薯黑疤霉酮等物质,人畜食用后可引起中毒症状。此外,用被黑斑病病原菌侵染的薯块作发酵原料会毒害酵母菌和糖化酶菌,延缓发酵过程,降低酒精产量和质量,严重制约了甘薯产业的发展^[32]。Muramoto 等^[33]将大麦 α -HT 基因导入甘薯品种 Kokei No.14 中,该基因位于 E12 Ω 的强组成型启动子或甘薯贮藏根-淀粉酶基因的启动子下游,在叶片和贮藏根中都表现出高水平的表达。与对照相比, α -HT 转基因甘薯在感染 *Ceratocystis fimbriata* 时黄化现象明显减轻,贮藏根在接种 *Ceratocystis fimbriata* 孢子悬浮液的部位周围病变区域变小,并且转基因甘薯在生长和产量方面与非转基因甘薯无显著差异。杨冬静等^[34]利用黑斑病病原菌侵染不同抗性的甘薯品种并采用转录组测序初步分析了甘薯的黑斑病抗性机理,鉴定出 221 个抗性相关基因,其中激酶(KIN)基因最多,有 117 个,占比为 52.9%。通过基因克隆和遗传转化获得 *IbINV* 过表达株系(OEV 株系)和 RNA 抑制表达株系(RiV 株系),甘薯黑斑病孢子悬浮液接种 9 d 后调查,结果表明,与对照相比,OEV 株系的黑斑病抗性显著提高,而 RiV 株系的黑斑病抗性显著降低;糖分含量测定结果显示,在黑斑病病原菌接种侵染前 OEV 植株比对照植株中蔗糖含量降低,己糖(葡萄糖和果糖)含量显著升高;相反地,RiV 植株中蔗糖含量升高而己糖(葡萄糖和果糖)含量降低。蔗糖转化酶活性检测结果表明,OEV 株系中蔗糖转化酶活性显著升高,与对照植株中酶活性呈极显著差异,而 RiV 株系中酶活性极显著降低,该研究结果初步明确 *IbINV* 通过调控蔗糖转化酶和糖信号途径从而调控甘薯对黑斑病病原菌的抗性,为甘薯黑斑病抗病分子育种奠定了重要基础^[35]。吴茜等^[36]从甘薯中克隆了几丁质酶基因 *IbChiA* 并对其进行了功能验证和表达分析,结果表明,*IbChiA* 可受甘薯黑斑病病原菌的诱导表达,且在不同抗性甘薯品种中的表达差异显著。

甘薯蔓割病是由尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*) 侵染引起的病害,感染蔓割病的甘薯植株叶片变黄脱落,茎维管束变成棕色,最终全株死亡,由该病害导致的甘薯产量损失可达 10%~50%^[37]。Tao 等^[38]使用 Illumina-Hiseq 技术进行甘薯基因的转录组组装和差异表达基因(DGE)分析,从 12 个抗病样本中组装了 101 988 个单基因,通过比较转录组鉴定出 4 个文库中差异表达的基因[如水杨酸(SA)和茉莉酸(JA)信号通路相关基因],以及差异表达的转录因子[如 MYB 转录因子和乙烯反应性转录因子(ERF)]等,从而揭示潜在的抗病机理,为利用甘薯分子育种提高品种抗病性提供理论依据。刘中华等^[39]利用甘薯蔓割病高抗品种金山 57 和高感品种新种花进行杂交,通过筛选后代构建了抗病池和感病池,以抗病池和感病池的基因组 DNA 为模板,筛选获得 1 对与甘薯抗蔓割病连锁的 SRAP 引物组合。Onofua^[40]以金山 57 和新种花为材料,分别用本实验室分离保存的甘薯蔓割病强致病性菌种 Fob7(F07)和非致病性菌种 Fob04(F04)侵染甘薯茎蔓后进行转录组测序,分析了不同抗病性的甘薯品种在蔓割病病原菌侵染时的基因转录表达特征,并挖掘出如 *CERK1* 和 *MAPK* 等与甘薯蔓割病抗性相关的基因。靖小菁等^[41]从甘薯转录组数据中筛选出差异表达基因 *IbMAPKK9*,该基因在甘薯的根、茎、叶和叶柄中均能表达,从而响应甘薯蔓割病病原菌的侵染,在烟草中瞬时表达 *IbMAPKK9* 可导致与 SA 合成以及信号转导途径相关的 5 个基因 (*NtPALA*、*NtICS1*、*NtNPR1*、*NtNPR3* 和 *NtNPR5*) 在 48 h 内上调,据此推测 *IbMAPKK9* 通过介导 SA 信号转导途径从而影响植物抗病性。Li 等^[42]从甘薯新品系 ND98 中分离到甘薯蔓割病抗病基因 *IbSWEET10*,并在甘薯蔓割病敏感品种栗子香中过表达和干扰表达 *IbSWEET10*,结果表明,*IbSWEET10* 过表达植株能够促进叶片中糖分向外运输,降低了转基因株系中的糖含量,进而减少了病原菌生长繁殖所需的能量物质,从而显著提高了转基因植株对蔓割病的抗性。Zhang 等^[43]的研究结果表明,*IbBBX24* 过表达植株对蔓割病的抗性显著提高,进一步对蔓割病病原菌处理后的 *IbBBX24* 过表达及 RNA 干扰表达植株进行 RNA-seq 和 ChIP-seq 分析,结果表明,*IbBBX24* 能够结合在茉莉酸信号转导途径关键基因 *IbJAZ10* 和 *IbMYC2* 的启动子上,从而抑制 *IbJAZ10* 的表达,

激活 *IbMYC2* 的表达。蛋白质互作试验结果表明,*IbBBX24* 可以直接与 *IbJAZ10* 相互作用,从而减轻 *IbJAZ10* 对 *IbMYC2* 活性的抑制作用,该研究结果明确 *IbBBX24* 的甘薯蔓割病抗病功能并阐明了 B-box 锌指蛋白 *IbBBX24* 通过调控茉莉酸途径增强甘薯蔓割病抗性的分子机理。刘意等^[44]利用尖孢镰刀菌侵染对蔓割病高抗的甘薯品种鄂薯 11,并克隆获得 *IbERF1* 基因,进行实时定量 PCR,结果表明,*IbERF1* 在蔓割病病原菌侵染 2 h 和 4 h 后表达量显著增加,外源施用茉莉酸甲酯(MeJA)和乙烯(Eth)2 h、4 h 和 12 h 可显著增加该基因的表达,由此推测 *IbERF1* 可能通过介导 MeJA/Eth 信号通路从而提高甘薯的蔓割病抗性。霍进喜^[45]将 *IbPIF1* 基因转入商薯 19,结果表明,*IbPIF1* 转基因植株的蔓割病抗性显著提高,并且 *IbPIF1* 过表达上调了活性氧清除相关基因、脱落酸合成相关基因、保护性蛋白基因和抗病相关基因的表达,酵母双杂交试验结果表明,*IbPIF1* 能够与抗病相关的 Serpin-like 蛋白质互作,推测它们之间的互作可能调控转基因植株的蔓割病抗性。陈培涛^[46]通过对蔓割病抗性差异的 2 个甘薯品种进行转录组分析和代谢物检测,筛选出蔓割病抗性相关基因 *IbF6' H2* 和 *IbCOSY*,转基因烟草过表达及其抗病性测试结果表明,*IbF6' H2* 和 *IbCOSY* 单基因、双基因过表达均能提高烟草叶片对尖孢镰刀菌的抗性,双基因提高效果更明显,该研究为提高甘薯品种的蔓割病抗性提供了抗性基因资源。

甘薯根腐病是中国 60 年代发现的一种毁灭性病害,在山东、河南和河北发生较严重,发病地块轻者减产 10%~20%,重者甘薯成片死亡甚至绝收^[10]。引起甘薯根腐病的主要病原菌为腐皮镰刀菌^[47],此外,串珠镰孢菌、尖孢镰刀菌、终极腐霉等均能侵染甘薯引起甘薯根腐病^[48-52]。Ma 等^[53]首次开展了紫甘薯遗传连锁图谱的构建和利用简单重复序列(SSR)标记鉴定甘薯抗根腐病数量性状基因座(QTL)的研究,这些 QTL 可在甘薯根腐病抗性基因的精细定位和甘薯标记辅助育种中发挥重要作用。Zhang 等^[54]利用转录组测序研究腐皮镰刀菌与甘薯块根的互作机理,分析发现在甘薯与腐皮镰刀菌的相互作用中,下调表达的基因比上调表达的基因多,这可能与寄主对病原菌的抗性程度有关,该研究结果为利用基因工程技术提高甘薯根腐病抗性提供了新的候选基因。Kim 等^[55]对 96 个甘薯基因型进行

全基因组关联分析(GWAS)以确定新的候选基因,并剖析其抗镰刀菌根腐病的遗传基础,通过测序基因分型(GBS)进行基因分型,过滤后鉴定出44 255个单核苷酸多态性位点(SNP),对与抗病性有重要关联的SNP两侧的11个基因进行表达分析,发现其中9个基因的表达量发生变化,表明这些基因可能参与镰刀菌根腐病的抗性调控,该研究结果有助于甘薯抗镰刀菌根腐病候选基因的标记辅助选择和功能研究。

此外,在甘薯病害的防治中,研究人员发现,使用生防菌处理甘薯不仅能起到防治病害和促进甘薯生长的作用,还能提高甘薯中抗病基因的表达,从而提高甘薯的抗病性^[56-57]。Wang等^[58]使用内生解淀粉芽孢杆菌YTB1407悬浮液处理甘薯,结果表明,与对照相比,YTB1407激活了水杨酸调控途径中*PR-1*基因的表达,增加了SA含量,并减少了甘薯中的过氧化氢含量,同时提高了*NPR1*和*PR-1*基因的表达水平,从而提升了甘薯对根腐病和黑斑病的抗性。

2 甘薯细菌病害抗性基因及其功能的研究进展

Ralstonia solanacearum 侵染甘薯引起薯瘟病,发病初期甘薯植株出现轻度萎蔫,但整个植株为绿色;发病中后期,甘薯茎秆呈褐色或黑褐色,整个植株萎蔫、死亡^[59]。薯瘟病可对我国南方甘薯产区造成毁灭性的打击,发病地块甘薯产量一般损失20%~30%,重者可达70%以上甚至绝收,被列为我国检疫性植物病害^[60]。袁照年等^[61]以金山57×金山630杂交后代所得的F1分离群体为材料建立抗感池,利用随机扩增多态性DNA(RAPD)技术筛选320个随机引物,其中仅1个引物即S213-500在抗感池间扩增出了多态性条带,且该标记与田间鉴定吻合度较高,可作为抗I型薯瘟基因的连锁标记。余文英等^[62]研究发现在接种薯瘟病原菌前3d喷施不同浓度SA均可诱导甘薯对薯瘟病的抗性,其中SA最适浓度为5mmol/L,SA能够提高甘薯叶片中超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)的活性,降低过氧化物酶(POD)的活性和丙二醛(MDA)含量,减少过氧化氢(H₂O₂)的积累,推测在薯瘟病原菌侵染下,SA能够降低膜脂过氧化作用进而诱导甘薯对薯瘟病产生抗性。王伟等^[63]研究发现,木质

素和绿原酸的积累与甘薯品种抗病性密切相关,因此在抗病品种鉴定方面有一定的参考价值。柏洁^[64]采用cDNA末端快速扩增技术(RACE)进行3'端和5'端的扩增,获得*IbSGT1*全长序列,该序列含有1个1107bp开放阅读框,编码369个氨基酸,序列比对分析发现,该序列含有SGT1相关的保守结构域,采用汁液摩擦法将茄科雷尔氏菌接种于普通烟草与*IbSGT1*转基因烟草,结果显示,普通烟草伤口附近变化明显,呈黄褐色且叶片皱缩,而转基因烟草未见明显病状,表明*IbSGT1*转基因烟草对茄科雷尔氏菌的抗性有所提高。

为了解POD在菊果胶杆菌(*Pectobacterium chrysanthemi*)侵染甘薯过程中的变化规律,Jang等^[65]检测了4个甘薯品种感染菊果胶杆菌后POD活性和10个POD基因表达情况,结果发现其中3个品种的POD活性在接种后16h开始增加,Shinwhangmi和White Star 2个品种的POD活性在接种后24h达到最高水平,且比对照显著提高;天然凝胶分析结果显示,在所有品种中,一种具有高电泳迁移率的POD同工酶在病菌侵染后表达量显著增加;此外,10个POD基因在菊果胶杆菌感染时表现出差异表达模式,部分POD基因如*swpa2*、*swpa3*、*swpa4*、*swpa5*、*supb1*在菊果胶杆菌感染后被诱导表达,据此推测某些特定的POD同工酶参与了对菊果胶杆菌的防卫反应^[65]。Ryu等^[66]还进一步克隆了*swpa4*的2374bp的启动子区域并对其生物学特性进行了研究。Kim等^[67-68]为了确定*IbMMPK3/IbMMPK6*的生物学功能,在烟草(*Nicotiana benthamiana*)叶片中瞬时表达了*IbMMPK*基因,增强了烟草对细菌的耐受性,提高了抗病相关基因的表达,表明*IbMMPK3*和*IbMMPK6*在抗细菌侵染中发挥着重要作用。进一步研究发现*IbSPF1*是*IbMMPK3/IbMMPK6*的底物,在甘薯中起着生物胁迫信号转导的转录调节因子的作用,*IbSPF1*能够与*IbMMPK3*和*IbMMPK6*特异性互作,*IbMMPK3*和*IbMMPK6*通过磷酸化*IbSPF1*的Ser75和Ser110残基,增加了*IbSPF1*对靶基因启动子中的W-box元件的亲合力;此外,在不同胁迫条件和不同激素处理下*IbSPF1*基因表达上调;而且,*IbSPF1*的磷酸化模拟突变体对丁香假单胞菌的抗性增强,*IbSPF1*瞬时表达的烟草突变体诱导了病害相关基因的表达,因此推测*IbMMPK3/IbMMPK6*通过对*IbSPF1*的磷酸化上调了下游基因的表达,从而在植物防卫反应中发挥了关键作用。

3 甘薯线虫病害抗性基因及其功能的研究进展

甘薯茎线虫病是由 *Ditylenchus destructor* 侵染引起的,茎线虫从茎侵入,导致薯块从内部腐烂,组织失去水分,致使薯块糠心,严重影响甘薯产量和质量,对甘薯生产造成重大威胁,发病地块产量可减少 20%~50%,发病严重时可导致绝产^[10]。Si 等^[69]为了探索甘薯的候选茎线虫抗性基因,利用甘薯茎线虫抗病品种 JK20 和感病品种腾飞进行了转录组分析,在腾飞和 JK20 中共发现 11 个茎线虫差异表达基因。进一步选择 6 个 DEG 进行 qRT-PCR 分析验证,结果与转录组分析结果一致,该研究结果为甘薯茎线虫病害抗性基因的挖掘提供了理论参考,有助于利用基因工程技术改良甘薯品种的茎线虫病抗性。Yan 等^[70]将对茎线虫具有抗性的甘薯品种美国红和对茎线虫敏感的甘薯品种徐紫薯 8 号杂交,产生了 274 个 F1 后代,获得的 10 个 QTL 与甘薯的茎线虫病抗性紧密相连,并筛选出关键候选基因 *itf13g19570*。Zhai 等^[71]从甘薯抗茎线虫病突变体农大 603 中克隆出肌醇-1-磷酸合酶基因 *IbMIP51*, *IbMIP51* 过表达的甘薯植株在大田条件下表现出较强的茎线虫抗性,该研究结果为提高甘薯茎线虫病抗性提供了参考。Cai 等^[72]将甘薯贮藏蛋白基因 *SpTI-1* 导入甜菜中,发现其中 8 个株系在抑制雌性线虫的生长和发育方面表现出显著作用。Fan 等^[73]基于甘薯茎线虫 *unc-15* 序列构建了 RNAi 干扰表达载体,并利用农杆菌介导的方法将其导入甘薯品种徐薯 22,结果表明转基因甘薯对茎线虫病的抗性有所提高。Oryzacystatin-I (OCI) 蛋白是一种蛋白酶抑制剂,可抑制线虫肠道中的蛋白酶活性并阻止蛋白质的同化。Gao 等^[74]通过农杆菌介导法将 *OCI* 基因导入甘薯品种徐薯 18 中,通过田间鉴定和茎线虫室内接种试验,从转基因植株中筛选出了对茎线虫病抗性较强的转基因植株,结果表明,过表达 *OCI* 基因显著提高了对甘薯茎线虫病的抗性,检测结果显示转基因植株中 *OCI* 基因表达水平提高。

根结线虫 (*Meloidogyne* spp.) 是一种植物专性内寄生线虫,可侵染多种作物,是世界上最具有破坏性的作物寄生虫之一^[75],其中最主要的就是南方根结线虫 (*Meloidogyne incognita*),该线虫可侵染甘薯,对贮藏根造成严重损害,主要发生在热带和亚热带地

区^[76]。Lee 等^[77-78]分别在感病品种 Yulmi 和抗病品种 Juhwangmi 块根中接种南方根结线虫并进行转录组测序,分析发现南方根结线虫侵染后,许多常见和独特的基因在感病品种和抗病品种中差异表达,将差异表达的基因进行鉴定和分析,筛选出有助于保护甘薯根系免受根结线虫侵染的相关候选基因,包括与激素信号传导相关的转录因子和与发病机制相关的基因。Sung 等^[79]在 Lee 等^[77-78]的基础上继续分析在甘薯根结线虫侵染期间过氧化物酶基因在防御反应中的作用,并且通过比对找到 1 组与拟南芥过氧化物酶同源的基因 *AtPrx52*,该研究通过对过氧化物酶基因的分析明确它们在保护植物免受根结线虫侵染中起的作用,并鉴定出重要的过氧化物酶。

4 甘薯病毒病抗性基因及其功能的研究进展

甘薯中最具破坏性的病毒性病害大多数表现为两种或多种病毒的复合侵染,单独的侵染形式并不常见。受生态环境变化的影响,日益严重的甘薯病毒病在全球范围内造成的产量损失巨大^[80]。目前,甘薯生产中危害较大的病毒病主要是甘薯病毒病 (SPVD),该病害是由甘薯羽状斑驳病毒 (SPFMV) 和甘薯褪绿矮化病毒 (SPCSV) 协生共侵染甘薯引起的病毒病。迄今为止,对甘薯抗病毒基因的报道非常有限。Bednarek 等^[81]鉴定出几种响应病毒感染的新型 microRNAs,其中一些被预测为靶向核苷酸结合位点富含亮氨酸重复序列 (NBS-LRR) 类抗病基因,病毒感染过程中水杨酸介导的防御反应信号通路相关基因表达量的下调在一定程度上可以解释品种 Beauregard 的易感性。Zhang 等^[82]通过转录组测序和分析发现 SWEET 糖转运因子 SWEET1、SWEET12 和 SWEET14 以及部分 WRKY 转录因子在被 SPVD 侵染的植株中上调表达,这为甘薯抗 SPVD 基因的挖掘奠定了基础。Yu 等^[83]在本氏烟中建立了 *RNase3* 介导的病毒协生体系 (CMV-*RNase3*+TuMV),证明靶向 *RNase3* 的 LwaCas13a 系统能够恢复本氏烟草叶片细胞的 RNA 沉默能力,并显著抑制其介导的病毒协生作用;同时发现,将靶向 SPCSV-*RNase3* 的 RfxCas13d 系统导入甘薯,能够显著降低转基因植株在嫁接侵染和自然侵染条件下的 SPCSV 和 SPFMV 的积累,从而提高对 SPVD 的抗性水平。Sivparsad 等^[84]将 SPFMV、SPCSV、SPVG 和

SPMMV 的外壳蛋白基因片段用于诱导转基因甘薯中的基因沉默,结果发现,尽管使用硝化纤维酶联免疫吸附试验检测能够检测到病毒的存在,但与对照植物相比,所有转基因植物都表现出发病延迟和较轻的黄化和斑点症状。Okada 等^[85]将外壳蛋白基因 CP 导入甘薯中,发现 CP 过表达甘薯植株对原发性和继发性甘薯羽状斑驳病毒均具有较高抵抗力,为外壳蛋白基因在甘薯病毒病抗性育种中的应用奠定了基础。肖梅^[86]通过转录组数据分析,筛选出一些与甘薯抗病毒病相关的基因,其中包括 SPW5 基因,从甘薯品种徐薯 22 中克隆了 SPW5 基因编码序列,并成功构建了超表达载体 SPW5-p101-GV3101,但暂未获得转基因阳性株系。

5 利用基因工程改良甘薯抗病性的展望

现代分子生物学和基因工程技术能使 DNA 分子跨越天然物种屏障,实现动物、植物和微生物之间的基因交流,能够定向改良作物品种的某个不良性状,这是常规有性杂交所不能实现的。目前,国内外学者从甘薯及其近缘野生种中已分离出数十个抗病相关基因,随着抗病基因分离技术的快速发展,今后将会分离出更多、更有效的甘薯抗病基因,不断丰富甘薯抗病基因的数量和种类,将这些抗病基因导入甘薯品种,就能够定向改良这些品种的抗病性。

近年来,高通量测序及生物信息学分析技术的应用为甘薯抗病基因的筛选和挖掘提供了极大的助力,使得甘薯重要抗病基因克隆和功能研究的步伐加快^[87-89]。转录组测序也大大提高了抗病基因挖掘的速度, Li 等^[90]通过对茎腐病原菌不同时间点侵染的甘薯的转录组进行测序分析,筛选差异表达基因,并对其进行通路富集分析,鉴定了一些由茎腐病原菌侵染诱导的候选基因和转录因子,包括编码受体样蛋白激酶(*RLK5* 和 *RLK7*)、富含亮氨酸重复受体样丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶(*SERK1*) 的基因和转录因子(*bHLH137*、*ERF9*、*MYB73* 和 *NAC053*), 这为茎腐病抗病品种培育奠定了重要基础。因此,转录组测序分析是挖掘甘薯抗病相关基因的重要手段之一。

遗传转化方法是抗病分子育种的重要工具。在甘薯遗传转化技术方面不断有新突破,2011 年 Yang 等^[91]报道农杆菌介导的胚性悬浮细胞遗传转化方

法实现了抗病基因在甘薯中的功能验证;2022 年 Yu 等^[83]将 CRISPR 技术应用于甘薯并获得 SPVD 抗性增强的转基因植株;Mei 等^[92]将根癌农杆菌注射到植物分生组织中,以诱导转染的新生组织,随后对阳性新生组织进行营养繁殖,可以获得稳定的转基因植物,并把该方法成功用于转化具有强再生能力的植物,包括甘薯、马铃薯和辣椒,该方法极大提升了甘薯遗传转化效率,能够促进抗病基因功能研究工作的高效开展。将先进的分子育种技术和传统育种技术有效结合,可促进高抗甘薯品种的快速定向选育,必将极大地促进甘薯产业的发展。

参考文献:

- [1] 马代夫,刘庆昌,张立明. 中国甘薯[M]. 南京:江苏凤凰科学技术出版社,2021.
- [2] KWAK S S. Biotechnology of the sweetpotato: ensuring global food and nutrition security in the face of climate change[J]. Plant Cell Reports, 2019, 38(11): 1361-1363.
- [3] KATAYAMA K, KOBAYASHI A, SAKAI T, et al. Recent progress in sweetpotato breeding and cultivars for diverse applications in Japan[J]. Breeding Science, 2017, 67(1): 3-14.
- [4] SHIH C K, CHEN C M, HSIAO T J, et al. White sweet potato as meal replacement for overweight white-collar workers: a randomized controlled trial[J]. Nutrients, 2019, 11(1): 165.
- [5] HERAWATI E R N, SANTOSA U, SENTANA S, et al. Protective effects of anthocyanin extract from purple sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) on blood MDA levels, liver and renal activity, and blood pressure of hyperglycemic rats[J]. Preventive Nutrition and Food Science, 2020, 25(4): 375-379.
- [6] LAMARO G P, TSEHAYE Y, GIRMA A, et al. Evaluation of yield and nutraceutical traits of orange-fleshed sweet potato storage roots in two agro-climatic zones of northern Ethiopia[J]. Plants, 2023, 12(6): 1319.
- [7] SUN H N, MU T H, XI L S, et al. Sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) leaves as nutritional and functional foods[J]. Food Chemistry, 2014, 156: 380-389.
- [8] HALSTED B D. Some fungous diseases of the sweet potato. The black rot[J]. New Jersey Agricultural Experiment Station Bulletin, 1890, 76: 7-14.
- [9] 谢逸萍. 甘薯根腐病抗病性室内鉴定方法的研究[J]. 植物保护, 1999, 25(6): 7-9.
- [10] MA J K, CHEN J W, ZHANG C L, et al. Development and characterisation of SSR markers in the potato rot nematode *Ditylenchus destructor*[J]. Nematology, 2022, 24: 959-969.
- [11] 刘中华,余 华,邱思鑫,等. 蔓割病不同抗性甘薯品种的茎部细胞结构观察[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(3): 541-548.
- [12] 袁照年,陈凤翔,陈选阳,等. 甘薯抗薯瘟病的遗传及其与产量

- 性状的关系[J]. 福建农业大学学报,1999,28(4):413-416.
- [13] 张新新,陈景益,房伯平,等. 广东省甘薯疮痂病原菌鉴定及国内主要菜用甘薯种质抗性评价[J]. 植物保护学报,2021,48(2):298-304.
- [14] 谢逸萍,孙厚俊,邢继英. 中国各大薯区甘薯病虫害分布及危害程度研究[J]. 江西农业学报,2009,21(8):121-122.
- [15] 谢响焯,王会福,应俊杰,等. 浙江甘薯蔓枯病原菌鉴定[J]. 植物病理学报,2021,51(3):441-445.
- [16] 张莉丽,王丽,谢关林,等. 甘薯茎腐病田间症状识别与快速镜检诊断研究[J]. 农学学报,2023,13(6):32-38.
- [17] 赵永强,徐振,杨冬静,等. 甘薯黑痣病菌的生物学特性研究[J]. 北方农业学报,2018,46(5):89-92.
- [18] 高波,王容燕,马娟,等. 甘薯爪哇黑腐病的病原鉴定[J]. 植物保护,2016,42(5):200-204,209.
- [19] 黄立飞,罗忠霞,房伯平,等. 甘薯白绢病原菌的鉴定[J]. 植物保护学报,2013,40(6):569-570.
- [20] 高波,马娟,王容燕. 甘薯象耳豆根结线虫的初报[C]//中国植物病理学会. 第十四届全国植物线虫学学术研讨会论文集. 保定:中国植物病理学会,2018.
- [21] 王海荣,段长勇,黄千千,等. 甘薯病毒种类及甘薯抗病毒策略研究进展[J]. 河南科技学院学报(自然科学版),2023,51(5):1-7,15.
- [22] 王庆美,王荫擢,王建军,等. 甘薯病毒病研究进展[J]. 山东农业科学,1994,26(4):36-39.
- [23] YANG Y H, CHEN Y Q, BO Y X, et al. Research progress in the mechanisms of resistance to biotic stress in sweet potato [J]. Genes,2023,14(11):2106.
- [24] 陈观水. 甘薯抗病相关基因的克隆与分析[D]. 福州:福建农林大学,2007.
- [25] 林巧玲,曾会才. 甘薯中 NBS-LRR 类抗病基因同源序列的克隆及序列分析[J]. 西北农业学报,2007,16(2):65-69.
- [26] 王钰,王荣富,何国浩. 甘薯抗病基因同源序列的克隆与分析[J]. 南京农业大学学报,2008,31(3):81-86.
- [27] KIM Y H, JEONG J C, PARK S, et al. Molecular characterization of two ethylene response factor genes in sweetpotato that respond to stress and activate the expression of defense genes in tobacco leaves [J]. Journal of Plant Physiology,2012,169(11):1112-1120.
- [28] 王连军,贾礼聪,苏文瑾,等. 甘薯近缘野生种抗病基因同源序列的分离与鉴定[J]. 湖北农业科学,2013,52(11):2680-2683.
- [29] 王崇,王连军,雷剑,等. 甘薯抗病相关基因 *TAO1-like* 的 TRAP 分析[J]. 湖北农业科学,2019,58(18):152-155.
- [30] 黄小芳,毕楚韵,石媛媛,等. 甘薯基因组 NBS-LRR 类抗病家族基因挖掘与分析[J]. 作物学报,2020,46(8):1195-1207.
- [31] 毕楚韵,黄小芳,周丽香,等. 三浅裂野牵牛 NBS-LRR 类抗病基因的鉴定和分析[J]. 分子植物育种,2021,19(9):2826-2836.
- [32] 陆淑韵,刘庆昌,李惟基. 甘薯育种学[M]. 北京:中国农业出版社,1998:286-289.
- [33] MURAMOTO N, TANAKA T, SHIMAMURA T, et al. Transgenic sweet potato expressing thionin from barley gives resistance to black rot disease caused by *Ceratocystis fimbriata* in leaves and storage roots[J]. Plant Cell Reports,2012,31(6):987-997.
- [34] 杨冬静,马居奎,唐伟,等. 甘薯块根响应长喙壳菌(*Ceratocystis fimbriata*) 感染的转录组测序分析[J]. 江西农业学报,2022,34(7):60-69.
- [35] YANG D J, BIAN X F, KIM H S, et al. *IbINV* positively regulates resistance to black rot disease caused by *Ceratocystis fimbriata* in sweet potato [J]. International Journal of Molecular Sciences,2023,24(22):16454.
- [36] 吴茜,宫颖,邓黄玥,等. 甘薯几丁质酶基因 *IbChiA* 启动子的克隆及功能分析[J]. 分子植物育种,2022,20(3):742-749.
- [37] 方树民,陈玉森,朱伯昌,等. 药剂浸苗处理防治甘薯蔓割病的试验[J]. 福建农业大学学报,1995,24(4):420-425.
- [38] TAO L, ZHAO Y, WU Y, et al. Transcriptome profiling and digital gene expression by deep sequencing in early somatic embryogenesis of endangered medicinal *Eleutherococcus senticosus* Maxim [J]. Gene,2016,578(1):17-24.
- [39] 刘中华,林志坚,李华伟,等. 甘薯蔓割病抗性相关 SRAP 标记的获得[J]. 福建农业学报,2017,32(6):639-644.
- [40] ONOFUA D. 甘薯响应蔓割病菌感染的转录组分析及抗病相关基因挖掘[D]. 福州:福建农林大学,2020.
- [41] 靖小菁,杨新笋,靳晓杰,等. 甘薯蔓割病(*Fusarium oxysporum* f. sp. batatas) 相关基因 *IbMAPKK9* 的克隆与特性分析[J]. 作物学报,2023,49(12):3289-3301.
- [42] LI Y, WANG Y N, ZHANG H, et al. The plasma membrane-localized sucrose transporter *IbSWEET10* contributes to the resistance of sweet potato to *Fusarium oxysporum* [J]. Frontiers in Plant Science,2017,8:197.
- [43] ZHANG H, ZHANG Q, ZHAI H, et al. *IbBBX24* promotes the jasmonic acid pathway and enhances *Fusarium* wilt resistance in sweet potato [J]. The Plant Cell,2020,32(4):1102-1123.
- [44] 刘意,陈培茹,雷剑,等. 甘薯响应蔓割病病原菌(*Fusarium oxysporum* f. sp. batatas) 感染的 *IbERF1* 基因序列与表达分析[J]. 基因组学与应用生物学,2022,41(1):175-184.
- [45] 霍进喜. 甘薯抗逆相关基因 *IbPIF1*、*IbPIF3* 和 *IbAKR* 的克隆与功能分析[D]. 北京:中国农业大学,2018.
- [46] 陈培涛. 甘薯羟基香豆素合成基因 *IbF6' H2* 和 *IbCOSY* 的克隆及其抗蔓割病功能研究[D]. 重庆:西南大学,2023.
- [47] 周洁,张玲玲,袁继荣,等. 生姜腐皮镰刀菌的分离鉴定及 PCR 快速检测方法构建[J]. 植物病理学报,2022,52(4):681-690.
- [48] LIN S Q, YANG Z J, HUANG B F, et al. Comparative proteomic analysis of the sweetpotato provides insights into response mechanisms to *Fusarium oxysporum* f. sp. batatas [J]. Scientific Reports,2020,10(1):21368.
- [49] THOMPSON A H, NARAYANIN C D, SMITH M F, et al. A disease survey of *Fusarium* wilt and *Alternaria* blight on sweet potato in South Africa [J]. Crop Protection,2011,30(11):1409-1413.
- [50] 胡公洛,周丽鸿. 甘薯根腐病原的研究[J]. 植物病理学报,1982,12(3):47-52.

- [51] 李凌燕,肖海峻,王伟青,等. 北京大兴区甘薯根腐病原菌的分离及分子鉴定[J]. 生物技术进展,2016,6(1):67-70.
- [52] 银玲,田迅,李依韦,等. 甘薯根腐病原菌鉴定[J]. 中国植保导刊,2017,37(2):10-14.
- [53] MA Z M, GAO W C, LIU L F, et al. Identification of QTL for resistance to root rot in sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) with SSR linkage maps[J]. BMC Genomics,2020,21(1):366.
- [54] ZHANG C L, LUO Q C, TANG W, et al. Transcriptome characterization and gene changes induced by *Fusarium solani* in sweetpotato roots[J]. Genes,2023,14(5):969.
- [55] KIM T H, KIM S, PARK W, et al. Genome-wide association study to identify novel loci and genes for *Fusarium* root rot resistance in sweet potato using genotyping-by-sequencing[J]. Frontiers in Plant Science,2023,14:1251157.
- [56] JIANG L M, JEONG J C, LEE J S, et al. Potential of *Pantoea dispersa* as an effective biocontrol agent for black rot in sweet potato [J]. Scientific Reports,2019,9(1):16354.
- [57] HONG C E, JEONG H, JO S H, et al. A leaf-inhabiting endophytic bacterium, *Rhodococcus* sp. KB6, enhances sweet potato resistance to black rot disease caused by *Ceratocystis fimbriata* [J]. Journal of Microbiology and Biotechnology,2016,26(3):488-492.
- [58] WANG C J, WANG Y Z, CHU Z H, et al. Endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* YTB1407 elicits resistance against two fungal pathogens in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) [J]. Journal of Plant Physiology,2020,253:153260.
- [59] 李华伟,林志坚,张鸿,等. 甘薯薯瘟病菌 RPA 检测方法的建立及应用[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2020,49(5):583-588.
- [60] 刘中华,余华,方树民,等. 甘薯瘟田间自然诱发鉴定及系统聚类分析[J]. 江西农业大学学报,2014,36(5):1066-1073.
- [61] 袁照年,陈选阳,张招娟,等. 甘薯抗 I 型薯瘟病的 RAPD 标记筛选[J]. 江西农业大学学报,2005,27(6):861-863,938.
- [62] 余文英,王伟英,邱永祥,等. 水杨酸对甘薯抗薯瘟病和抗氧化酶系统的影响[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2008,37(1):23-26.
- [63] 王伟,阮妙鸿,邱永祥,等. 甘薯抗薯瘟病的苯丙烷类代谢研究[J]. 中国生态农业学报,2009,17(5):944-948.
- [64] 柏洁. 甘薯抗病相关基因 SGT1 的克隆与表达研究[D]. 福州:福建农林大学,2014.
- [65] JANG I C, PARK S Y, KIM K Y, et al. Differential expression of 10 sweetpotato peroxidase genes in response to bacterial pathogen, *Pectobacterium chrysanthemi* [J]. Plant Physiology and Biochemistry,2004,42(5):451-455.
- [66] RYU S H, KIM Y H, KIM C Y, et al. Molecular characterization of the sweet potato peroxidase SWPA4 promoter which responds to abiotic stresses and pathogen infection[J]. Physiologia Plantarum,2009,135(4):390-399.
- [67] KIM H S, PARK S C, JI C Y, et al. Molecular characterization of biotic and abiotic stress-responsive MAP kinase genes, *IbMPK3* and *IbMPK6*, in sweetpotato[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2016,108:37-48.
- [68] KIM H S, BIAN X F, LEE C J, et al. *IbMPK3/IbMPK6*-mediated *IbSPF1* phosphorylation promotes tolerance to bacterial pathogen in sweetpotato [J]. Plant Cell Reports,2019,38(11):1403-1415.
- [69] SI Z Z, WANG L J, QIAO Y K, et al. Genome-wide comparative analysis of the nucleotide-binding site-encoding genes in four *Ipomoea* species[J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:960723.
- [70] YAN H, ZHANG C L, ZHANG Y G, et al. Analysis of resistance inheritance and QTL mapping of sweet potato stem nematode disease [J]. Journal of Plant Genetic Resources,2023,24:1766-1777.
- [71] ZHAI H, WANG F B, SI Z Z, et al. A myo-inositol-1-phosphate synthase gene, *IbMIPSI*, enhances salt and drought tolerance and stem nematode resistance in transgenic sweet potato [J]. Plant Biotechnology Journal,2016,14(2):592-602.
- [72] CAI D G, THURAU T, TIAN Y Y, et al. Sporamin-mediated resistance to beet cyst nematodes (*Heterodera schachtii* Schm.) is dependent on trypsin inhibitory activity in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) hairy roots [J]. Plant Molecular Biology,2003,51(6):839-849.
- [73] FAN W J, WEI Z R, ZHANG M, et al. Resistance to *Ditylenchus destructor* infection in sweet potato by the expression of small interfering RNAs targeting *unc-15*, a movement-related gene [J]. Phytopathology,2015,105(11):1458-1465.
- [74] GAO S, YU B, ZHAI H, et al. Enhanced stem nematode resistance of transgenic sweetpotato plants expressing *oryzacystatin-I* gene [J]. Agricultural Sciences in China,2011,10(4):519-525.
- [75] ABAD P, FAVERY B, ROSSO M N, et al. Root-knot nematode parasitism and host response: molecular basis of a sophisticated interaction [J]. Molecular Plant Pathology,2003,4(4):217-224.
- [76] SUNG Y W, KIM J, YANG J W, et al. Transcriptome-based comparative expression profiling of sweet potato during a compatible response with root-knot nematode *Meloidogyne incognita* infection [J]. Genes,2023,14(11):2074.
- [77] LEE I H, SHIM D, JEONG J C, et al. Transcriptome analysis of root-knot nematode (*Meloidogyne incognita*)-resistant and susceptible sweetpotato cultivars [J]. Planta,2019,249(2):431-444.
- [78] LEE I H, KIM H S, NAM K J, et al. The defense response involved in sweetpotato resistance to root-knot nematode *Meloidogyne incognita*: comparison of root transcriptomes of resistant and susceptible sweetpotato cultivars with respect to induced and constitutive defense responses [J]. Frontiers in Plant Science,2021,12:671677.
- [79] SUNG Y W, LEE I H, SHIM D, et al. Transcriptomic changes in sweetpotato peroxidases in response to infection with the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* [J]. Molecular Biology Reports,2019,46(4):4555-4564.
- [80] YAMASAKI S, SAKAI J, FUJI S, et al. Comparisons among isolates of sweet potato feathery mottle virus using complete genomic

- RNA sequences [J]. Archives of Virology, 2010, 155(5): 795-800.
- [81] BEDNAREK R, DAVID M, FUENTES S, et al. Transcriptome analysis provides insights into the responses of sweet potato to sweet potato virus disease (SPVD) [J]. Virus Research, 2021, 295:198293.
- [82] ZHANG K, LU H X, WAN C F, et al. The spread and transmission of sweet potato virus disease (SPVD) and its effect on the gene expression profile in sweet potato [J]. Plants, 2020, 9(4): 492.
- [83] YU Y C, PAN Z Y, WANG X, et al. Targeting of SPCSV-*RNase3* via CRISPR-Cas13 confers resistance against sweet potato virus disease [J]. Molecular Plant Pathology, 2022, 23(1): 104-117.
- [84] SIVPARSAD B J, GUBBA A. Development of transgenic sweet potato with multiple virus resistance in South Africa (SA) [J]. Transgenic Research, 2014, 23(2): 377-388.
- [85] OKADA Y, SAITO A, NISHIGUCHI M, et al. Virus resistance in transgenic sweetpotato [*Ipomoea batatas* L. (Lam.)] expressing the coat protein gene of sweet potato feathery mottle virus [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103(5): 743-751.
- [86] 肖梅. 甘薯 *SPW5* 基因克隆、表达载体构建及遗传转化探索 [D]. 重庆:西南大学, 2019.
- [87] WU S, LAU K H, CAO Q H, et al. Genome sequences of two diploid wild relatives of cultivated sweetpotato reveal targets for genetic improvement [J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 4580.
- [88] HIRAKAWA H, OKADA Y, TABUCHI H, et al. Survey of genome sequences in a wild sweet potato, *Ipomoea trifida* (H. B. K.) G. Don [J]. DNA Research, 2015, 22(2): 171-179.
- [89] LI G L, ZHANG H, LIN Z M, et al. Comparative analysis of chloroplast and mitochondrial genomes of sweet potato provides evidence of gene transfer [J]. Scientific Reports, 2024, 14(1): 4547.
- [90] LI C, ZHANG L, JI H H, et al. RNA-sequencing analysis revealed genes associated with sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) lam.) responses to stem rot during different infection stages [J]. Genes, 2023, 14(12): 2215.
- [91] YANG J, BI H P, FAN W J, et al. Efficient embryogenic suspension culturing and rapid transformation of a range of elite genotypes of sweet potato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.) [J]. Plant Science, 2011, 181(6): 701-711.
- [92] MEI G G, CHEN A, WANG Y R, et al. A simple and efficient in planta transformation method based on the active regeneration capacity of plants [J]. Plant Communications, 2024, 5(4): 100822.

(责任编辑:陈海霞)