

DOI: 10.13376/j.cblls/2025035

文章编号: 1004-0374(2025)03-0337-10

甘薯基因工程改良研究进展

赵乔锐¹, 李宗芸^{1,2*}

(1 江苏师范大学生命科学学院, 徐州 221116; 2 江苏省药用植物生物技术重点实验室, 徐州 221116)

摘要: 甘薯 (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) 具有产量高、适应性强、增殖率高和营养价值高等特点, 是全球重要的块根类作物。随着生物技术的不断发展, 利用基因工程技术对甘薯进行遗传改良已成为国内外研究的热点。本文对农杆菌介导法、电击法和基因枪法等甘薯遗传转化方法及影响因素进行概述和分析, 并综述了近年来甘薯研究在抗非生物胁迫、抗病虫害、抗除草剂、品质改良和块根发育等方面的进展。文章还对基因工程在甘薯遗传改良中的应用前景及相关生物安全性问题进行讨论和展望, 以期今后的甘薯基因工程改良研究工作提供借鉴与参考。

关键词: 甘薯; 基因工程; 遗传转化

中图分类号: Q943.2; S531 **文献标志码:** A

Advances in sweetpotato improvement using genetic engineering

ZHAO Qiao-Rui¹, LI Zong-Yun^{1,2*}

(1 College of Life Sciences, Jiangsu Normal University, Xuzhou 221116, China; 2 The Key Laboratory of Biotechnology for Medicinal and Edible Plants of Jiangsu Province, Xuzhou 221116, China)

Abstract: Sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) has the characteristics of high yield, strong adaptability, high proliferation rate and high nutritional value, and is an important root crop in the world. With the continuous development of biotechnology, the genetic improvement of sweetpotato by genetic engineering technology has become a current topic in China and abroad. In this article, we provide an overview and analysis of the genetic transformation methods and influencing factors of sweetpotato, such as agrobacterium-mediated method, electric shock method and gene gun method, and review the latest research progress in the genetic transformation of sweetpotato, including improvement in abiotic stress resistance, antibiotic stress, herbicide resistance, nutritional quality and root development. We also discuss and look forward to the application prospect of genetic engineering in sweetpotato genetic improvement and related biosafety issues, in order to provide reference for the future research on genetic engineering improvement of sweetpotato.

Key words: sweetpotato; genetic engineering; genetic transformation

甘薯 (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) 别称番薯、红薯、山芋、地瓜等, 属旋花科 (Convolvulaceae) 番薯属 (*Ipomoea*) 双子叶植物, 原产于美洲的秘鲁、墨西哥一带, 于 16 世纪从菲律宾、越南、印度和缅甸传入中国^[1]。甘薯是一种重要的经济粮食作物, 富含膳食纤维、糖分、淀粉、维生素和矿物质等营养成分^[2], 可用于食品、饲料、工业原料和生物能源^[3]。世界上有 120 多个国家栽培甘薯, 我国一直是最大的甘薯生产国。

甘薯是高度杂合的双子叶六倍体作物 ($2n=6x=90$), 具有遗传基础狭窄、遗传背景复杂、自交不亲和、嵌合体现象严重及种质资源较匮乏的

收稿日期: 2024-09-19; 修回日期: 2024-10-29

基金项目: 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系(甘薯)项目(CARS-10-GW04); 国家自然科学基金项目(31771367)

*通信作者: E-mail: zongyunli@jsnu.edu.cn

特点^[4-5],限制了甘薯遗传研究的发展^[6]。此外,病虫害、杂草问题和环境胁迫制约着甘薯产业的发展。基因工程在甘薯遗传研究上具有很大的应用潜力,利用转基因技术进行甘薯遗传转化已成为甘薯遗传改良发展的重要方向。甘薯遗传转化已取得一定进展,被广泛用于甘薯基因型研究、提高甘薯对非生物胁迫和病虫害的抗性,及改善甘薯品质等方面^[7]。本文就甘薯遗传转化方法及影响因素和相关遗传性状改良的研究进行归纳总结,以期对甘薯分子育种发展和品质改良提供理论基础和技术支撑。

1 甘薯遗传转化

甘薯遗传转化是指以茎段、原生质体、胚性愈伤组织和悬浮细胞等为受体材料,利用体外重组DNA技术和细胞组织培养技术,通过农杆菌侵染、电击法和基因枪法等途径,将目的基因导入甘薯基因组中获得稳定遗传的转基因植株。这些方法可有针对性地改良现有甘薯的农艺性状,实现甘薯的种质创新和品种改良。

1.1 甘薯遗传转化的方法

植物遗传转化的方法越来越多,但常用于甘薯遗传转化的方法主要有农杆菌介导法、电击法和基因枪法。在学者的不断创新中,甘薯遗传转化体系被不断优化,这极大推动了甘薯遗传研究的发展,甘薯遗传转化已成为植物基因工程研究的热点之一。

1.1.1 农杆菌介导法

农杆菌介导法是目前甘薯遗传转化中应用最广泛的方法。发根农杆菌介导法高效、便捷,适用于转化时间长、难度大的植物。发根农杆菌菌株侵染受体材料后能在植物受伤部位诱导产生大量毛状根^[8],作为甘薯遗传研究的重要材料。Otani等^[9]在1993年首次报道了利用发根农杆菌介导法转化甘薯,结果发现转基因植物的叶片变皱、花形改变、顶端优势减少、节间缩短、根系发达且向地性变差。Egnin等^[10]在1995年发现不同的发根农杆菌和外植体在诱导甘薯毛状根的能力上存在差异。

在报道的甘薯转化方法中,根癌农杆菌介导法应用最多。在根癌农杆菌介导法获得的转基因甘薯植株中,目的基因多以单拷贝或低拷贝的形式存在,可以更好地表达^[11],具有遗传稳定及不需要昂贵的专用设备等优点。Newell等^[12]首次证明,根癌农杆菌介导法能将目的基因导入甘薯贮藏根,获得了稳定遗传的转基因植株。Gama等^[13]首次利用甘薯胚性愈伤细胞作为农杆菌转化受体,成功地将目的

基因转入甘薯。刘庆昌等^[14]建立了甘薯胚性悬浮系,能够在短时间内获得大量再分化能力极高的胚性细胞团。

1.1.2 电击法

电击法可在极短的时间内利用高脉冲电流将目的基因直接导入受体细胞或原生质体中。Dhir等^[15]在1998年利用电击法,将携带有*gusA*和*NPT-II*基因的pBI221质粒导入甘薯叶柄原生质体,获得阳性再生植株。该法简便、快捷,但对甘薯外植体的再生依赖性较强,所用的设备也比较昂贵,多用于检测目的基因在甘薯中的瞬时表达。

1.1.3 基因枪法

基因枪法又称粒子轰击技术,通过高速运动的金属颗粒将包被的目的基因或附着的核酸分子直接导入到植物细胞中,从而实现遗传转化。利用基因枪法进行的甘薯遗传转化大多以胚性愈伤组织为受体材料,通过抗生素筛选^[16]。基因枪法最早应用于甘薯遗传转化,Prakash等^[17]在1991年以甘薯叶片和叶柄作为外植体,用钨弹轰击获得了GUS(β -葡萄糖苷酸酶)阳性的愈伤组织。此法不受基因型的限制,极大地缩短了甘薯遗传转化的周期,但所用的仪器及耗材较为昂贵,易产生严重的嵌合现象,后期筛选和纯化难度大,因此该法的应用受到极大的限制。

近年,甘薯遗传转化方法得到极大的优化和突破。Zhang等^[18]在2023年开发了一种高效的发根农杆菌介导的方法,避免了对组织培养的需求,使用该方法90%~100%的受体在转染后2个月内形成阳性根。同年,Cao等^[19]建立了一种极其简单的切割-浸渍-出芽(CDB)递送体系。发根农杆菌侵染根茎交接处后,上部分茎产生转化根,再由转化根产生转化芽进而产生转化的植株,该法选取15d的甘薯幼苗作为外植体,3周后约有41.6%的阳性根形成。Mei等^[20]在2024年建立了一种基于植物再生能力的简单高效的遗传转化方法,简称RAPID,通过注射将根癌农杆菌递送至植物分生组织,诱导转染新生组织,后对阳性新生组织进行营养繁殖,获得稳定的转基因植株,其中注射茎段产生了稳定的转化,AGL1较常用的GV3101、EHA105及K599菌株转化效率更高,2~4周产生新芽,8~10周可收获阳性块茎。

1.2 甘薯遗传转化效率的影响因素

1.2.1 遗传因素

目前有栗子香、新大紫、高系14,徐薯29、

徐 55-2、徐薯 18、徐紫薯 8、徐薯 22 和泰中 6 号等成功获得转基因甘薯植株。但优良的甘薯品种不一定是转基因的好材料, 因此筛选高转化效率的甘薯材料是进行甘薯转基因试验前必须要做的基础性工作。罗红蓉等^[21]通过比较转化效率发现, 9403-4 是一个高转化效率甘薯品系, 抗性愈伤组织转化频率高达 70%。闫会等^[22]研究发现, 在含 2,4-二氯苯氧乙酸 (2,4-D) 的 MS 培养基上徐薯 29 和徐薯 55-2 的诱导率较高, 其中徐薯 55-2 的胚性愈伤状态较好, 增殖迅速, 成苗率高。Yang 等^[23]开发了根癌农杆菌介导的高效转化方法, 发现鲁薯 8、徐薯 22 及泰中 6 号甘薯的胚性愈伤组织诱导效率较高。

甘薯遗传转化的外植体不同, 转化效率也不同。不同外植体的甘薯转化效率还受其生理状态的影响, 因此外植体的选择也是影响甘薯遗传转化效率的一个重要因素。陶娜等^[8]以叶片、叶柄、茎段作为外植体进行发根农杆菌介导的甘薯转化, 通过比较毛根诱导率和阳性转化率发现最适宜发根的外植体为茎段。

1.2.2 环境因素

在进行甘薯遗传转化试验时, 诱导物及抗生素, 如头孢霉素 (Cef)、乙酰丁香酮 (AS) 和潮霉素 (Hyg) 等的浓度会极大影响甘薯愈伤的诱导和转化效率, 应在进行转化前进行预实验确定最佳浓度。陈永文等^[24]在共培养基中添加硝酸银 (AgNO_3), 发现甘薯抗性愈伤得率提高 20%。在共培养基中添加一定浓度的乙酰丁香酮 (AS), 能明显促进转化效率, 比对照要高 5 倍^[25]。在植株再生阶段添加适宜浓度的脱落酸 (ABA) 可促进甘薯体细胞胚的形成^[26]。

甘薯愈伤组织与农杆菌的共培养时间是甘薯遗传转化的关键因素, 时间过长会使愈伤状态恶化, 时间过短会使转化效率降低。余家平等^[27]研究发现, 发根农杆菌菌株 A4 侵染甘薯西蒙 1 号的茎段 20 min 转化效率更好。

农杆菌与胚性愈伤共培养后, 将胚性愈伤先在不含抗生素的培养基上生长一段时间再进行抗生素筛选会提高抗性愈伤组织的存活率^[28]。此外, 在农杆菌侵染甘薯愈伤组织时进行真空或超声处理能提高转化效率^[23, 29-31]。

2 转基因甘薯研究

甘薯作物的生产力受到其生理特征和生态环境的相互作用。杂草、病虫害、干旱和盐碱等都是限

制甘薯生产力的重要环境因素^[32]。目前利用转基因技术进行甘薯遗传改良的研究主要包括抗非生物胁迫、抗病虫害、抗除草剂、块根发育及品质改良 5 个方面。现阶段甘薯研究发展迅速^[33], 越来越多的转基因甘薯被用于基因功能的探索。

2.1 抗非生物胁迫

盐碱、干旱、寒冷等非生物胁迫是制约甘薯作物产量和质量的重要因素, 提高甘薯抵抗逆境的能力对保持甘薯生产力具有重要意义。科研工作者利用甘薯遗传转化技术获得具有一种或多种抗逆性的转基因甘薯植株, 有利于改良甘薯品种, 提高甘薯的产量和质量。

在抗盐方面, Liu 等^[34]利用发根农杆菌介导法将 *IbPSSI* 在徐薯 29 中过表达, 结果表明, 该基因的过表达能减少 Na^+ 在茎和叶组织中积累, 增强植株耐盐性; You 等^[35]将 *IbCARI* 过表达及 RNAi 载体转化徐紫薯 8, 发现 *IbCARI* 在甘薯耐盐性中发挥积极作用; Yan 等^[36]在徐薯 55-2 中转入 *CuZnSOD* 和 *APX* 的 cDNA, 转基因甘薯表现出更强的盐耐受性; Li 等^[37]将 *IbZDS* 过表达在甘薯品种 Kokei No. 14 中, 发现转基因甘薯植株的耐盐性增强; Kang 等^[38]利用 RNAi 技术下调甘薯 β -胡萝卜素羟化酶基因 (*IbCHY- β*), 发现转基因植株对盐胁迫等非生物胁迫的抗性增强; Liu 等^[39]利用发根农杆菌菌株 K599 介导的转基因技术将 *IbPUTI* 过表达在徐紫薯 8 号中, 发现转基因甘薯根细胞对 Na^+ 的吸收受到抑制, 可作为甘薯耐盐抗性改良的候选基因。

在抗旱方面, Yang 等^[40]利用根癌农杆菌介导法获得了 *IbINH* 转基因甘薯, 发现 *IbINH* 可通过 ABA 调控机制正向调节甘薯的耐旱性; Zhang 等^[41]将拟南芥 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白基因 (*AtNHX1*) 和 DEAD-box RNA 解旋酶基因 (*AteIF4A1*) 共表达在苏薯 2 中, 提高了转基因植株的抗旱能力; Sun 等^[42]利用根癌农杆菌菌株 EHA105 将重组载体转化栗子香, 成功鉴定出 *ItfWRKY70* 超表达甘薯, 并发现该基因过表达能显著提高转基因甘薯植株的耐旱性; Zhou 等^[43]将 *IbEGF* 过表达在栗子香中, 发现 *IbEGF* 与 *IbCOP9-5 α* 相互作用可正向调节激素信号通路, 增加脯氨酸积累并通过进一步激活转基因甘薯中的 ROS 清除系统来增强耐旱性。

在环境温度耐受方面, Lee 等^[44]利用农杆菌介导法获得了 *IbCAD1* 过表达甘薯植株, 其低温贮藏能力增强; Jin 等^[45]利用 Gateway 克隆技术构建 *IbMPK3* 超表达载体, 并转入徐薯 29 中, 结果发现,

与野生型植株相比转基因植株表现出更强的低温胁迫耐受性；Ji 等^[46]成功获得了过表达拟南芥核糖体 P3 基因 (*AtP3B*) 的转基因甘薯植株，其表现出更强的耐热性和低温胁迫性；Kang 等^[47]研究发现 *IbOr* 转基因甘薯植株具有更高的光系统 II (PSII) 效率和更稳定的叶绿素含量，表明过表达 *IbOr* 转基因甘薯植株的耐热性增强。

一个基因的转入往往导致甘薯对多种非生物学胁迫具有耐受性。Li 等^[48]利用根癌农杆菌法将构建的超表达和沉默载体转化栗子香，发现 *IbNAC087* 与 *IbNIEL* (RING 型 E3 泛素连接酶) 相互作用，负向调节甘薯的耐盐性和耐旱性；Wang 等^[49]利用根癌农杆菌 EHA105 生成 *IbGER5* 和 *IbMYB73* 沉默植株，发现 *IbMYB73-IbGER5* 模块可调节甘薯不定根生长和非生物胁迫耐受性；Zou 等^[50]在徐薯 18 中过表达 N 端截短的 *IbTPS1* 基因，发现其可通过增强光合效率和抗氧化酶系统来提高甘薯对干旱和盐的胁迫耐受性。Hu 等^[51]研究发现在栗子香中过表达 *IbMYC2* 能显著增强花青素的产生，并表现出一定的抗氧化能力，从而提高甘薯的耐盐性和耐旱性；Wang 等^[52]将 *IbABF4* 导入徐薯 18 植株的胚性愈伤组织，发现转基因植株对多种非生物胁迫的耐受性增强；Cheng 等^[53]将 *IbDHAR1* 过表达在徐薯 18 中，发现在盐胁迫和干旱胁迫下，转基因甘薯植株的抗氧化酶活性提高；Jin 等^[54]获得了过表达 *IbCBF3* 的转基因甘薯植株，该转基因植株对寒冷、干旱和氧化胁迫的耐受性增强；Zhang 等^[55]将构建的 *IbC3H18* 超表达及 RNAi 载体转入 ND98 甘薯品种获得转基因甘薯，发现 *IbC3H18* 通过调节活性氧、ABA、光合作用及离子交换途径调控甘薯逆境胁迫。

2.2 抗病虫害

甘薯的生长会受到细菌、真菌、病毒及害虫的危害，使甘薯产量降低，影响农民积极性^[56]。抗病基因克隆对植物抗病机理研究及抗病育种具有重要意义，可利用基因工程技术提高甘薯抗病虫害的能力^[57]。目前，甘薯抗病虫害相关的基因、功能及分子机制研究已有报道。

在抗病方面，Yang 等^[58]将 *IbINV* 超表达及 RNAi 载体转入徐薯 29，结果表明其可通过调节糖代谢来调控甘薯植物生长和抗黑腐病；Zhang 等^[59]将 *IbBBX4* 基因在甘薯中过表达，发现转基因甘薯植株表现出更强的抗枯萎病能力；Yu 等^[60]首先从甘薯病毒病 (SPVD) 感染的甘薯中克隆出抗病相关基因 (*SPCSV-RNase3*)，然后利用 CRISPR/Cas13 基

因编辑技术构建 pSPLCV 载体，再将其中的 *RfxCas13d* 序列克隆到 pCambia1380 载体中利用根癌农杆菌介导法转入徐薯 29 中，结果发现 *RfxCas13d* 靶向 *SPCSV-RNase3* 增强了转基因甘薯植株对 SPVD 的抗性；Li 等^[61]从甘薯品系 ND98 中克隆了 *IbSWEET10* 基因，将其在栗子香中过表达，转基因植株对尖孢镰刀菌 (*F. oxysporum*) 的抗性增强。

在抗虫方面，Zhong 等^[62]将 *Cry1Aa* 毒素基因过表达在泰中 6 号中发现，转基因甘薯对斜纹夜蛾的抗性提高；Chen 等^[63]获得了 *IbNAC1* 过表达转基因甘薯植株，发现其孢子蛋白的表达提高，对斜纹夜蛾的抗性增强；Zhai 等^[64]将 *IbMIPS1* 过表达在栗子香中，转基因植株对茎线虫的抵抗力明显更强；Hou 等^[65]首次克隆了甘薯对天敌害虫的天然抗性基因 *SPWR1* 和 *SPWR2*，并利用根癌农杆菌定向注射手段进行高效的甘薯遗传转化，发现 *SPWR1* 和 *SPWR2* 均正向调控甘薯对甘薯小象甲的抗性。

2.3 抗除草剂

杂草不仅竞争甘薯的营养物质，还易带来病虫害，影响甘薯作物的生长和产量。施用除草剂可有效减少杂草对作物产量和品质造成的损失。研发耐除草剂甘薯品种是一项有效的基因工程手段。Kim 等^[66]在 2021 年使用农杆菌介导法转化徐薯 29 生成 *IbHPPD* 过表达转基因甘薯植株，发现 *IbHPPD* 过表达与甘薯植株中的除草剂耐受性呈正相关。

2.4 块根发育

甘薯是典型的块根类作物。甘薯块根可用于加工生产淀粉、薯干、粉丝、甘薯饮品和甘薯醋等，具有巨大的产业潜力^[67-68]。

甘薯块根的发育主要分为初生期、次生期和三生期^[69]。甘薯块根发育持续时间长，受环境因素影响，是一个复杂的过程。在徐薯 22 中过表达 *IbAPS* 使营养生物量和贮藏根产量增加^[70]；Wang 等^[71]将玉米叶色 (*Lc*) 基因在白肉突变体甘薯 (*Ayamurasaki*) 中异源表达，发现参与发育贮藏根的木质素生物合成途径的基因显著上调；Zhou 等^[72]将 *IbSAUR36* 在徐紫薯 8 中过表达，发现其可调节甘薯不定根中木质化细胞的发育；在甘薯中过表达 *IbSUTI* 会诱导木质素在茎中的积累，抑制贮藏根的形成^[73]。

2.5 品质改良

甘薯含有丰富的营养物质，主要包括淀粉、可溶性糖、蛋白质、膳食纤维、矿质元素等。甘薯品质与甘薯营养成分的含量和种类有关^[74]，所以提高甘薯淀粉、类胡萝卜素和类黄酮含量以及碳水化合物

物积累将有利于甘薯品质的改良和提升。

在提高淀粉含量方面, Jiang 等^[75]在 2024 年揭示了甘薯淀粉产量形成的调节机制, 并发现过表达 *IbPMA1* 和 *IbbHLH49* 使淀粉含量显著提高; Fan 等^[76]将 *IbGSTL2* 在甘薯中过表达, 甘薯块根的淀粉含量、支链淀粉比例和淀粉粒数增加; Ren 等^[77]将 *IbSnRK1* 在栗子香中过表达, 获得了淀粉含量和支链淀粉含量显著提高的转基因甘薯新材料; Wang 等^[78]首次在甘薯中使用 CRISPR/Cas9 系统靶向诱变基因, 并利用根癌农杆菌介导法将含有 CRISPR/Cas9 的载体转入徐薯 22 和泰中 6 号中, 发现敲除 *IbSBEII* 后直链淀粉百分比增加; 在甘薯中过表达 *IbSSI* 能提高转基因甘薯植株的淀粉含量和粒径^[79]。

在提高类胡萝卜素含量方面, Xing 等^[80]在栗子香中过表达 *IbNAC29*, 发现转基因甘薯植株贮藏根中 α -胡萝卜素、叶黄素、 β -胡萝卜素、玉米黄质和辣椒红素的含量明显增加; 在甘薯中过表达 *IbGGPS* 可提高转基因植株贮藏根中类胡萝卜素的含量^[81]; Xing 等^[82]利用农杆菌介导法转化栗子香, 结果发现 *IbCYP82D47* 过表达转基因甘薯中类胡萝卜素相关基因表达增强; RNAi 下调 *IbLCY-e* 会增加甘薯愈伤组织的类胡萝卜素积累^[83]; Kim 等^[84]在徐薯 29 中过表达 *IbOr*, 结果发现该基因的过表达显著增加转基因甘薯贮藏根中的类胡萝卜素积累和抗氧化活性; 在商薯 19 中过表达 *IbCYB2* 能提高类胡萝卜素含量^[85]; 在甘薯中过表达 *IbZDS* 增加转基因甘薯的 β -胡萝卜素和叶黄素含量^[37]。

在提高类黄酮含量方面, Hou 等^[86]使用一种高效的发根农杆菌介导法将 *IbMYB1-2* 过表达在甘薯植株中, 结果发现过表达甘薯根中花青素积累增加; 刘霞宇^[87]利用 *IbPDS* 基因构建 CRISPR/Cas9 基因编辑系统并转化甘薯获得了白化表型的甘薯植株, 同时将 *Ib-miR2111* 过表达在甘薯中, 发现转基因植株叶片中的花青素含量增加; 将 *IbBBX29* 过表达在甘薯中能增加甘薯叶片中的类黄酮含量^[88]。

在提高碳水化合物积累方面, 在栗子香中过表达 *IbSnRK1* 能使转基因植株的碳水化合物积累增加, 光合作用增强, 氮素吸收效率提高^[89]。

此外, Jiang 等^[90]利用发根农杆菌介导法从徐紫薯 8 中获得 *IbHKT* 样基因过表达转基因根, 与野生型植株相比其钾含量提高。Sun 等^[91]发现, 过表达 *IbNAC43* 的商薯 19 的叶片卷曲, 植株生长发育受到抑制。Zhou 等^[92]将 *IbNCEDI* 过表达在徐薯 22 中, 结果发现 *IbNCEDI* 基因通过调控 ABA 和

GA 信号通路调控甘薯植株的高度和发育 (表 1)。

3 总结与展望

基因工程技术作为生物技术领域的重要分支, 是提高甘薯产量、抗性及品质的有效途径。在甘薯基因工程中多利用同源重组、CRISPR/Cas、RNAi 和 Gateway 等技术精确地对目的基因进行超表达、沉默及敲除来研究该基因的功能, 通过农杆菌介导法进行甘薯遗传转化, 培育出抗性甘薯, 改良甘薯品质。Durrant 等^[93]在 2024 年提出 bridge RNA 的编辑组件可以直接在两个 DNA 分子之间进行序列特异性重排, 对基因组中的长序列进行有效的编辑, 而甘薯作为基因组复杂的六倍体植物, 此技术将可能对甘薯基因进行高效编辑, 推进甘薯基因功能研究和新品种的育种。此外, 利用改进的 CRISPR/Cas 系统来进行转基因甘薯的研究是必要的。

RAPID 和 CDB 系统都不需依赖于组织培养, 提高了转化效率, 缩短了时间。CDB 系统使用电击法将基因载体导入发根农杆菌 K599 中进行甘薯遗传转化, 该法将农杆菌介导法和电击法相结合。这种将已有的遗传转化方法结合的想法值得思考和借鉴, 若能将基因枪法和农杆菌介导法相结合用于甘薯遗传转化, 可能提高甘薯的遗传转化效率和遗传稳定性。但利用 RAPID 法研究发现, 其对于不同的甘薯品种的转化效率不同, 在 12.5%~37.5%, 这表明对于不同的甘薯品种, 侵染的菌液浓度、时间及诱导物添加浓度等条件仍需进行实验探究。

近些年, 转基因甘薯的研究进展侧重于非生物胁迫和品质改良方面, 而对生物胁迫和抗除草剂方面研究较少, 且大都是单一基因研究, 缺乏多基因多性状改良研究。我国甘薯种植模式呈现集约化, 病虫害易大规模爆发, 且现在绿色食品受到人们越来越多的喜爱和关注, 因此对这些方面的研究也是今后需要关注的重要方向。

现阶段对甘薯机制的研究越来越深入, 这与甘薯基因组信息相关, 利用全基因组数据可对基因家族的功能和进化进行分析研究, 为甘薯的遗传改良提供理论依据。甘薯的基因组经过两次加倍分化拥有 6 组染色体, 4.4 亿个碱基对, 解析难度大, 目前仅有六倍体栽培种泰中 6 号和徐薯 18, 二倍体近缘种 *I. nil*、*I. trifida*、*I. triloba* 和 *I. cordatotriloba*, 及非洲品种 *Tanzania*^[94]的基因组序列是可使用的, 甘薯基因组信息的缺少限制了甘薯研究的发展。甘薯复杂的基因组信息仍需要研究者们继续发掘。

表1 甘薯转基因主要研究进展

功能	研究方向	基因名称	研究方法	转化方法	甘薯品种	基因功能
抗非生物胁迫	耐盐碱	<i>IbPSS1</i>	超表达	发根农杆菌K599	徐薯29	抑制茎和叶组织中Na ⁺ 的积累, 增强耐盐性
		<i>IbCARI</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌	徐紫薯8	依赖于ABA信号通路调控甘薯耐盐性
抗旱		<i>CuZnSOD</i> 、 <i>APX</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯55-2	转基因植株表现出更强的耐盐性
		<i>IbZDS</i>	超表达	根癌农杆菌	Kokei No. 14	β-胡萝卜素和叶黄素含量增加, 耐盐性增强
		<i>IbCHY-β</i>	RNAi	根癌农杆菌EHA105	Yulmi	较强的抗氧化能力和耐盐胁迫性
		<i>IbPUT1</i>	超表达	发根农杆菌K599	徐紫薯8	抑制转基因甘薯根细胞中Na ⁺ 的吸收
		<i>IbINH</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	徐薯29	通过ABA调控机制正向调节甘薯的耐旱性
		<i>AtNHX1</i> 、 <i>AtrelF441</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	苏薯2	干旱胁迫耐受性增强
		<i>IqWRKY70</i>	超表达	根癌农杆菌LB4404	栗子香	通过影响气孔运动来提高耐旱性
		<i>IbEGF</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香	激活ROS清除系统来增强耐旱性
		<i>IbCAD1</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯29	木质素含量增加, 低温贮藏能力增强
		<i>IbMPK3</i>	超表达	根癌农杆菌GV3101	徐薯29	低温胁迫耐受性增强
		<i>AtP3B</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯29	更强的耐热性和低温胁迫性
		<i>IbOr</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	Simzami	更高的光系统II (PSII)效率和叶绿素含量, 耐热性增强
多种抗性		<i>IbNAC087</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	栗子香	调节甘薯的耐盐性和耐旱性
		<i>IbMYB73</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	栗子香	影响甘薯ABA依赖性不定根生长和非生物胁迫耐受性
		<i>IbTPS1</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯18	抗旱性和抗盐性提高
		<i>IbMYC2</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	栗子香	调节花青素的产生从而影响甘薯的耐旱性和耐盐性
		<i>IbABF4</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯18	提高多种非生物胁迫的抗性
		<i>IbDHAR1</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯18	增强甘薯植株对盐和干旱的耐受性
		<i>IbCBF3</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯18	寒冷、干旱和氧化胁迫的抗性增强
		<i>IbC3H18</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌GV3101	ND98	影响甘薯对盐碱和干旱的抗性
		<i>IbINV</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	徐薯29	调节甘薯生长和黑腐病抗性
		<i>IbBBX4</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	栗子香	通过调节茉莉酸通路影响甘薯抗枯萎病能力
抗病虫害	抗病	<i>SPCSV-RNase3</i>	CRISPR/Cas13	根癌农杆菌EHA105	徐薯29	甘薯病毒病的抗性显著提高
		<i>IbSWEET10</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌GV3101	栗子香	有助于提高甘薯对尖孢镰刀菌的抗性
		<i>Cry1Aa</i>	超表达	根癌农杆菌LB4404	泰中6	提高甘薯对斜纹夜蛾的抗性
抗除草剂	抗虫	<i>IbNAC1</i>	超表达	根癌农杆菌LB4404	栗子香	对茎线虫的抵抗力增强
		<i>IbMIPSI</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香	除草剂耐受性增强
		<i>IbHPPD</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯29	影响甘薯淀粉含量和贮藏根产量
		<i>IbAPS</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌LB4404	徐薯22	发育贮藏根的木质素生物合成途径基因上调
		<i>Lc</i>	超表达	根癌农杆菌LB4404	Ayamurasaki	参与不定根中木质化细胞的发育
<i>IbSAUR36</i>	超表达	发根农杆菌K599	徐薯紫8			

表1 甘薯转基因主要研究进展(续表)

功能	研究方向	基因名称	研究方法	转化方法	甘薯品种	基因功能
品质改良	提高淀粉含量	<i>IbPMA1</i> 、 <i>IbbHLH49</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	栗子香	影响甘薯淀粉和蔗糖含量
		<i>IbGSTL2</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	栗子香	调节甘薯淀粉的合成, 提高淀粉品质
		<i>IbSnRK1</i>	超表达	根癌农杆菌	栗子香	淀粉含量增加, 直链淀粉比例下降
		<i>IbSBEII</i> 、 <i>IbGBSSI</i>	CRISPR/Cas	根癌农杆菌LB4404	徐薯22、泰中6号	直链淀粉含量显著增加
		<i>IbSSI</i>	超表达、RNAi	根癌农杆菌EHA105	栗子香	影响淀粉含量、淀粉颗粒大小及支链淀粉比例
		<i>IbNAC29</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香	类胡萝卜素的含量明显增加
		<i>IbGGPS</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香	上调糖醇途径和类胡萝卜素途径相关基因
		<i>IbCYP82D47</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香	通过与类胡萝卜素生物合成相关蛋白IbGGPPS12相互作用增加类胡萝卜素含量
		<i>IbLCY-ε</i>	RNAi	根癌农杆菌EHA105	Yulmi	β-胡萝卜素含量显著提高
		<i>IbOr</i>	超表达	根癌农杆菌GY3101	徐薯29	类胡萝卜素积累更高, 抗氧化活性提高
其他	提高类黄酮含量	<i>IbLCYB2</i>	超表达	根癌农杆菌	商薯19	类胡萝卜素含量增加, 非生物胁迫抗性提高
		<i>IbZDS</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	Kokei No. 14	β-胡萝卜素和叶黄素含量显著提高, 耐盐性增强
		<i>IbMYB1-2</i>	超表达	发根农杆菌K599	徐紫薯8	转基因根中花青素含量增加, 相关合成基因上调
		<i>Ib-miR2111</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香、徐薯18、徐紫薯3	影响甘薯植株叶片中花青素含量的积累
		<i>IbBBX29</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香	调节甘薯发育和类黄酮积累
		<i>IbSnRK1</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	栗子香	碳水化合物积累增加, 光合作用增强
		<i>IbHKT</i>	超表达	发根农杆菌K599	徐紫薯8	可能在缺钾应激反应中发挥作用
		<i>IbNAC43</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	商薯19	叶片卷曲, 光合效率降低
		<i>IbNCED1</i>	超表达	根癌农杆菌EHA105	徐薯22	促进ABA的积累, 抑制GA3含量和株高

转基因作物的安全性问题一直受到人们的关注,我国对转基因生物已经建立一套详细的法律法规及安全评估系统。现已有获得生产应用安全证书的耐除草剂大豆和抗虫耐除草剂玉米在我国进行试点种植^[95-96]。甘薯作为一种天然的转基因作物,已被人们食用超过8 000余年^[18],希望未来通过基因工程改良培育的高抗、高品质、高产量的甘薯品种应用于农业生产,推动我国甘薯产业的持续发展。

[参 考 文 献]

- [1] Roullier C, Duputié A, Wennekes P, et al. Disentangling the origins of cultivated sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). *PLoS One*, 2013, 8: e62707
- [2] Tang CC, Ameen A, Fang BP, et al. Nutritional composition and health benefits of leaf-vegetable sweet potato in South China. *J Food Compos Anal*, 2021, 96: 103714
- [3] Tanaka M, Ishiguro K, Oki T, et al. Functional components in sweetpotato and their genetic improvement. *Breed Sci*, 2017, 67: 52-61
- [4] 李爱贤, 刘庆昌, 王庆美, 等. 我国甘薯育种研究现状及展望. *山东农业科学*, 2009, (01): 38-42
- [5] Barnes SL, Sanders SA. Advances in functional use of sweet potato, [*Ipomoea batatas* (L.) Lam]. *Recent Pat Food Nutr Agric*, 2012, 4: 148-54
- [6] Yan M, Nie H, Wang Y, et al. Exploring and exploiting genetics and genomics for sweetpotato improvement: status and perspectives. *Plant Commun*, 2022, 3: 100332
- [7] Liu Q. Improvement for agronomically important traits by gene engineering in sweetpotato. *Breed Sci*, 2017, 67: 15-26
- [8] 陶娜, 李茂兴, 郭华春. 发根农杆菌介导的甘薯遗传转化体系优化. *生物技术通报*, 2023, 39: 175-83
- [9] Otani M, Mii M, Handa T, et al. Transformation of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) plants by *Agrobacterium rhizogenes*. *Plant Sci*, 1993, 94: 151-9
- [10] Egnin M, Prakash CS. Genetic transformation and regeneration of transgenic sweetpotato plants. *HortSci*, 1995, 30: 435f-435
- [11] Prakash CS, Varadarajan U. Genetic transformation of sweet potato by particle bombardment. *Plant Cell Rep*, 1992, 11: 53-7
- [12] Newell CA, Lowe JM, Merryweather A, et al. Transformation of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) with *Agrobacterium tumefaciens* and regeneration of plants expressing cowpea trypsin inhibitor and snowdrop lectin. *Plant Sci*, 1995, 107: 215-27
- [13] Gama MICS, Leite RP, Cordeiro AR, et al. Transgenic sweet potato plants obtained by *Agrobacterium tumefaciens*-mediated transformation. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 1996, 46: 237-44
- [14] 刘庆昌, 鲁迪慧, 马彪, 等. 甘薯细胞悬浮培养及有效植株再生. *农业生物技术学报*, 1996, 4: 238-42
- [15] Dhir SK, Oglesby J, Bhagsari AS. Plant regeneration via somatic embryogenesis, and transient gene expression in sweet potato protoplasts. *Plant Cell Rep*, 1998, 17: 665-9
- [16] 开国银, 许明, 郑回勇. 甘薯遗传转化的研究进展. *福建农业大学学报*, 2001, 30: 158-64
- [17] Prakash CS, Varadarajan U, Kumar AS. Foreign gene transfer to sweet potato (*Ipomoea batatas*). *HortSci*, 1991, 26: 492f-492
- [18] Zhang W, Zuo Z, Zhu Y, et al. Fast track to obtain heritable transgenic sweet potato inspired by its evolutionary history as a naturally transgenic plant. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 671-3
- [19] Cao X, Xie H, Song M, et al. Cut-dip-budding delivery system enables genetic modifications in plants without tissue culture. *Innovation (Camb)*, 2023, 4: 100345
- [20] Mei G, Chen A, Wang Y, et al. A simple and efficient in planta transformation method based on the active regeneration capacity of plants. *Plant Commun*, 2024, 5: 100822
- [21] 罗红蓉, 张勇为, 张义正. 根癌农杆菌转化甘薯高频获得抗性愈伤组织的研究. *四川大学学报(自然科学版)*, 2002, 39S: 21-4
- [22] 闫会. 一种优良的甘薯遗传转化材料的选择[C]//2012年中国作物学会学术年会论文摘要集. 中国作物学会, 2012: 1
- [23] Yang J, Bi HP, Fan WJ, et al. Efficient embryogenic suspension culturing and rapid transformation of a range of elite genotypes of sweet potato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.). *Plant Sci*, 2011, 181: 701-11
- [24] 陈永文, 李坤培, 高峰, 等. AgNO₃对根癌农杆菌介导的甘薯遗传转化的影响. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2002, 27: 226-30
- [25] 杨秀荣, 陈永文, 方平, 等. 乙酰丁香酮对根癌农杆菌介导的甘薯遗传转化的影响. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2002, 27: 751-4+8
- [26] 闫会, 王欣, 李强, 等. ABA对甘薯体细胞胚分化及再生的影响. *江苏农业科学*, 2012, 40: 58-9
- [27] 余家平, 王钰, 张晨晨, 等. 发根农杆菌介导药用甘薯西蒙1号的遗传转化. *激光生物学报*, 2008, 17: 520-5
- [28] 翟红, 刘庆昌. 甘薯胚性悬浮细胞遗传转化的研究. *中国农业科学*, 2003, 36: 487-91+603
- [29] 张铅, 禹阳, 刘帅, 等. 一种高效的甘薯遗传转化方法. *江苏师范大学学报(自然科学版)*, 2023, 41: 18-23
- [30] 王欣, 周忠, 李强, 等. 甘薯SAAT法遗传转化条件的优化. *江苏农业学报*, 2006, 22: 14-8
- [31] Wang H, Xu K, Ma Y, et al. Impact of ultrasonication on the aggregation structure and physicochemical characteristics of sweet potato starch. *Ultrason Sonochem*, 2020, 63: 104868
- [32] 李志亮, 吴忠义, 王玉文, 等. 甘薯转基因研究进展. *生物技术通报*, 2013, (9): 1-6
- [33] Meng X, Dong T, Li Z, et al. First systematic review of the last 30 years of research on sweetpotato: elucidating the frontiers and hotspots. *Front Plant Sci*, 2024, 15: 1428975
- [34] Liu C, Pan Z, Wang X, et al. Overexpression of phosphatidylserine synthase IbPSS1 enhances salt tolerance by stimulating ethylene signaling-dependent lignin synthesis in sweetpotato roots. *Plant Physiol Biochem*, 2024, 212: 108727

- [35] You C, Li C, Ma M, et al. A C2-domain abscisic acid-related gene, *IbCARI*, positively enhances salt tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 9680
- [36] Yan H, Li Q, Park SC, et al. Overexpression of CuZnSOD and APX enhance salt stress tolerance in sweet potato. *Plant Physiol Biochem*, 2016, 109: 20-7
- [37] Li R, Kang C, Song X, et al. A ζ -carotene desaturase gene, *IbZDS*, increases β -carotene and lutein contents and enhances salt tolerance in transgenic sweetpotato. *Plant Sci*, 2017, 262: 39-51
- [38] Kang L, Ji CY, Kim SH, et al. Suppression of the β -carotene hydroxylase gene increases β -carotene content and tolerance to abiotic stress in transgenic sweetpotato plants. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 117: 24-33
- [39] Liu C, Zhu M, Sun J. Overexpression of an inositol phosphorylceramide glucuronosyltransferase gene *IbIPUT1* inhibits Na^+ uptake in sweet potato roots. *Genes (Basel)*, 2022, 13: 1140
- [40] Yang D, Xie Y, Sun H, et al. *IbINH* positively regulates drought stress tolerance in sweetpotato. *Plant Physiol Biochem*, 2020, 146: 403-10
- [41] Zhang Y, Deng G, Fan W, et al. *NHX1* and *eIF4A1*-stacked transgenic sweetpotato shows enhanced tolerance to drought stress. *Plant Cell Rep*, 2019, 38: 1427-38
- [42] Sun S, Li X, Gao S, et al. A novel WRKY transcription factor from *Ipomoea trifida*, *ItfWRKY70*, confers drought tolerance in sweet potato. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 686
- [43] Zhou Y, Zhai H, Xing S, et al. A novel small open reading frame gene, *IbEGF*, enhances drought tolerance in transgenic sweet potato. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 965069
- [44] Lee CJ, Kim SE, Park SU, et al. Tuberous roots of transgenic sweetpotato overexpressing *IbCAD1* have enhanced low-temperature storage phenotypes. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 166: 549-57
- [45] Jin R, Yu T, Guo P, et al. Comparative transcriptome and interaction protein analysis reveals the mechanism of *IbMPK3*-overexpressing transgenic sweet potato response to low-temperature stress. *Genes (Basel)*, 2022, 13: 1247
- [46] Ji CY, Jin R, Xu Z, et al. Overexpression of *Arabidopsis* P3B increases heat and low temperature stress tolerance in transgenic sweetpotato. *BMC Plant Biol*, 2017, 17: 139
- [47] Kang L, Kim HS, Kwon YS, et al. *IbOr* regulates photosynthesis under heat stress by stabilizing *IbPsbP* in sweetpotato. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 989
- [48] Li X, Wang Z, Sun S, et al. *IbNIEL*-mediated degradation of *IbNAC087* regulates jasmonic acid-dependent salt and drought tolerance in sweet potato. *J Integr Plant Biol*, 2024, 66: 176-95
- [49] Wang Z, Li X, Gao XR, et al. *IbMYB73* targets abscisic acid-responsive *IbGER5* to regulate root growth and stress tolerance in sweet potato. *Plant Physiol*, 2024, 194: 787-804
- [50] Zou X, Wang S, Cheng Q, et al. N-terminal truncated trehalose-6-phosphate synthase I gene (Δ *NibTPS1*) enhances the tolerance of sweet potato to abiotic stress. *Plant Physiol Biochem*, 2024, 214: 108917
- [51] Hu Y, Zhao H, Xue L, et al. *IbMYC2* contributes to salt and drought stress tolerance via modulating anthocyanin accumulation and ROS-scavenging system in sweet potato. *Int J Mol Sci*, 2024, 25: 2096
- [52] Wang W, Qiu X, Yang Y, et al. Sweetpotato bZIP transcription factor *IbABF4* confers tolerance to multiple abiotic stresses. *Front Plant Sci*, 2019, 10: 630
- [53] Cheng Q, Zou X, Wang Y, et al. Overexpression of dehydroascorbate reductase gene *IbDHAR1* improves the tolerance to abiotic stress in sweet potato. *Transgenic Res*, 2024, 33: 427-43
- [54] Jin R, Kim BH, Ji CY, et al. Overexpressing *IbCBF3* increases low temperature and drought stress tolerance in transgenic sweetpotato. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 118: 45-54
- [55] Zhang H, Gao X, Zhi Y, et al. A non-tandem CCCH-type zinc-finger protein, *IbC3H18*, functions as a nuclear transcriptional activator and enhances abiotic stress tolerance in sweet potato. *New Phytol*, 2019, 223: 1918-36
- [56] Ogero K, van der Vlugt R. Diseases of sweetpotato[M]// Elmer WH, McGrath M, McGovern RJ, Handbook of Vegetable and Herb Diseases. Cham: Springer, 2023: 1-59
- [57] Yang Y, Chen Y, Bo Y, et al. Research progress in the mechanisms of resistance to biotic stress in sweet potato. *Genes (Basel)*, 2023, 14: 2106
- [58] Yang D, Bian X, Kim HS, et al. *IbINV* positively regulates resistance to black rot disease caused by *Ceratocystis fimbriata* in sweet potato. *Int J Mol Sci*, 2023, 24: 16454
- [59] Zhang H, Zhang Q, Zhai H, et al. *IbBBX24* promotes the jasmonic acid pathway and enhances Fusarium Wilt resistance in sweet potato. *Plant Cell*, 2020, 32: 1102-23
- [60] Yu Y, Pan Z, Wang X, et al. Targeting of *SPCSV-RNase3* via CRISPR-Cas13 confers resistance against sweet potato virus disease. *Mol Plant Pathol*, 2022, 23: 104-17
- [61] Li Y, Wang Y, Zhang H, et al. The plasma membrane-localized sucrose transporter *IbSWEET10* contributes to the resistance of sweet potato to *Fusarium oxysporum*. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 197
- [62] Zhong Y, Ahmed S, Deng G, et al. Improved insect resistance against *Spodoptera litura* in transgenic sweetpotato by overexpressing Cry1Aa toxin. *Plant Cell Rep*, 2019, 38: 1439-48
- [63] Chen SP, Lin I W, Chen X, et al. Sweet potato NAC transcription factor, *IbNAC1*, upregulates *sporamin* gene expression by binding the SWRE motif against mechanical wounding and herbivore attack. *Plant J*, 2016, 86: 234-48
- [64] Zhai H, Wang F, Si Z, et al. A myo-inositol-1-phosphate synthase gene, *IbMIPS1*, enhances salt and drought tolerance and stem nematode resistance in transgenic sweet potato. *Plant Biotechnol J*, 2016, 14: 592-602
- [65] Discovery of genes conferring host resistance to sweet potato weevils. *Nat Plants*, 2022, 8: 1341-2
- [66] Kim SE, Bian X, Lee CJ, et al. Overexpression of 4-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase (*IbHPPD*) increases abiotic stress tolerance in transgenic sweetpotato plants. *Plant Physiol Biochem*, 2021, 167: 420-9

- [67] 刘姣, 王婧, 杨洁, 等. 甘薯中主要活性成分研究进展. 食品科技, 2023, 48: 139-44
- [68] Villordon AQ, Ginzberg I, Firon N. Root architecture and root and tuber crop productivity. Trends Plant Sci, 2014, 19: 419-25
- [69] Firon N, LaBonte D, Villordon A, et al. Transcriptional profiling of sweetpotato (*Ipomoea batatas*) roots indicates down-regulation of lignin biosynthesis and up-regulation of starch biosynthesis at an early stage of storage root formation. BMC Genomics, 2013, 14: 460
- [70] Fan W, Wang Y, Zhang L, et al. Sweet potato ADP-glucose pyrophosphorylase small subunit affects vegetative growth, starch content and storage root yield. Plant Physiol Biochem, 2023, 200: 107796
- [71] Wang H, Yang J, Zhang M, et al. Altered phenylpropanoid metabolism in the maize *Lc*-expressed sweet potato (*Ipomoea batatas*) affects storage root development. Sci Rep, 2016, 6: 18645
- [72] Zhou Y, Li A, Du T, et al. A small auxin-up RNA gene, *IbSAUR36*, regulates adventitious root development in transgenic sweet potato. Genes (Basel), 2024, 15: 760
- [73] Wang D, Li C, Liu H, et al. Sweetpotato sucrose transporter *IbSUT1* alters storage roots formation by regulating sucrose transport and lignin biosynthesis. Plant J, 2024, 120: 950-60
- [74] 李星, 赵海, 刘国强, 等. 甘薯营养品质评价的研究进展. 农业与技术, 2020, 40: 8-12
- [75] Jiang Z, Wei Z, Zhang J, et al. Source-sink synergy is the key unlocking sweet potato starch yield potential. Nat Commun, 2024, 15: 7260
- [76] Fan Y, Chen T, Xue L, et al. A glutathione S-transferase *IbGSTL2* interacts with *IbcPGM* to increase starch content and improve starch quality in sweetpotato. Crop J, 2024, 12: 1666-76
- [77] Ren Z, He S, Zhou N, et al. A sucrose non-fermenting-1-related protein kinase-1 gene, *IbSnRK1*, improves starch content, composition, granule size, degree of crystallinity and gelatinization in transgenic. Plant Biotechnol J, 2019, 17: 21-32
- [78] Wang H, Wu Y, Zhang Y, et al. CRISPR/Cas9-based mutagenesis of starch biosynthetic genes in sweet potato (*Ipomoea batatas*) for the improvement of starch quality. Int J Mol Sci, 2019, 20: 4702
- [79] Wang Y, Li Y, Zhang H, et al. A soluble starch synthase I gene, *IbSSI*, alters the content, composition, granule size and structure of starch in transgenic sweet potato. Sci Rep, 2017, 7: 2315
- [80] Xing S, Li R, Zhao H, et al. The transcription factor *IbNAC29* positively regulates the carotenoid accumulation in sweet potato. Hortic Res, 2023, 10: uhad010
- [81] Li RJ, Hong Z, He SZ, et al. A geranylgeranyl pyrophosphate synthase gene, *IbGGPS*, increases carotenoid contents in transgenic sweetpotato. J Integr Agric, 2022, 21: 2538-46
- [82] Xing S, Zhu H, Zhou Y, et al. A cytochrome P450 superfamily gene, *IbCYP82D47*, increases carotenoid contents in transgenic sweet potato. Plant Sci, 2022, 318: 111233
- [83] Ke Q, Kang L, Kim HS, et al. Down-regulation of *lycopene ϵ -cyclase* expression in transgenic sweetpotato plants increases the carotenoid content and tolerance to abiotic stress. Plant Sci, 2019, 281: 52-60
- [84] Kim SE, Lee CJ, Park SU, et al. Overexpression of the golden SNP-carrying *Orange* gene enhances carotenoid accumulation and heat stress tolerance in sweetpotato plants. Antioxidants, 2021, 10: 51
- [85] Kang C, Zhai H, Xue L, et al. A lycopene β -cyclase gene, *IbLCYB2*, enhances carotenoid contents and abiotic stress tolerance in transgenic sweetpotato. Plant Sci, 2018, 272: 243-54
- [86] Hou W, Yan P, Shi T, et al. Modulation of anthocyanin accumulation in storage roots of sweetpotato by transcription factor *IbMYB1-2* through direct binding to anthocyanin biosynthetic gene promoters. Plant Physiol Biochem, 2023, 196: 868-79
- [87] 刘霞宇. 甘薯CRISPR/Cas9基因编辑系统的建立及miR2111调控甘薯块根中花青素积累的功能研究[D]. 太原: 山西农业大学, 2022
- [88] Gao X R, Zhang H, Li X, et al. The B-box transcription factor *IbBBX29* regulates leaf development and flavonoid biosynthesis in sweet potato. Plant Physiol, 2023, 191: 496-514
- [89] Ren ZT, Zhao HY, He SZ, et al. Overexpression of *IbSnRK1* enhances nitrogen uptake and carbon assimilation in transgenic sweetpotato. J Integr Agri, 2018, 17: 296-305
- [90] Jiang W, Jin R, Wang D, et al. A novel high-affinity potassium transporter *IbHKT*-like gene enhances low-potassium tolerance in transgenic roots of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). Plants (Basel), 2022, 11: 1389
- [91] Sun S, Li X, Nie N, et al. Sweet potato NAC transcription factor *NAC43* negatively regulates plant growth by causing leaf curling and reducing photosynthetic efficiency. Front Plant Sci, 2023, 14: 1095977
- [92] Zhou Y, Zhao C, Du T, et al. Overexpression of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene, *IbNCED1*, negatively regulates plant height in transgenic sweet potato. Int J Mol Sci, 2023, 24: 10421
- [93] Durrant MG, Perry NT, Pai JJ, et al. Bridge RNAs direct programmable recombination of target and donor DNA. Nature, 2024, 630: 984-93
- [94] Wu S, Sun H, Hamilton JP, et al. Phased chromosome-level genome assembly provides insight into the origin of hexaploid sweetpotato. bioRxiv, 2024, <https://doi.org/10.1101/2024.08.17.608395>
- [95] 耿挺. 我国将加速转基因作物大面积推广应用[N/OL]. (2024-09-18)[2024-09-19]. <https://shkj.com/content.html?id=235386>
- [96] 余胜良. 转基因玉米产业化试点第四年在质疑与解惑中提速前行[N/OL]. (2024-10-25)[2024-10-29]. <https://www.stcn.com/article/detail/1367879.html>