

DOI:10.16515/j.cnki.32-1722/n.2021.02.013

# 萝卜全基因组 *SUS* 基因家族成员的鉴定与分析

刘同金<sup>1</sup>, 胡海琳<sup>1</sup>, 张爱慧<sup>1</sup>, 刘良峰<sup>2</sup>, 王长义<sup>1\*</sup>

(1. 金陵科技学院园艺园林学院, 江苏 南京 210038; 2. 南京市江宁区农业农村局, 江苏 南京 211100)

**摘要:**利用生物信息学方法,对萝卜全基因组 *SUS* 基因家族成员进行鉴定与表达分析,结果表明:1)从萝卜基因组中鉴定出 7 个 *SUS* 基因家族成员,且每个家族成员均包含 3 个保守基序,外显子数量为 11~14 个。2)根据进化树聚类结果,7 个 *SUS* 基因家族成员可分为 3 大类,即 *SUS I*、*SUS II* 和 *SUS III*,它们分别包含 2 个、2 个和 3 个 *SUS* 基因家族成员。3)这 7 个 *SUS* 基因家族成员分布在 4 条染色体上,7 号染色体上分布有 3 个 *SUS* 基因家族成员,9 号染色体上分布有 2 个 *SUS* 基因家族成员,3 号和 4 号染色体分别有 1 个 *SUS* 基因家族成员。4)萝卜 *SUS* 基因家族成员启动子包括参与激素响应、参与环境响应和抗性、参与厌氧诱导及分生组织表达的顺式作用元件。5)*R<sub>s</sub>SUSI* 基因的 2 个拷贝(即 *Rsa10035816* 和 *Rsa10021071*)在萝卜不同组织和不同发育时期的表达量均较高。以上研究为萝卜 *SUS* 基因家族成员的生物学功能分析提供了基础。

**关键词:**萝卜;*SUS* 基因家族;系统进化;基因表达;启动子

中图分类号:S631.1

文献标识码:A

文章编号:1672-755X(2021)02-0080-08

## Identification and Analysis of *SUS* Gene Family Members in Radish Genome

LIU Tong-jin<sup>1</sup>, HU Hai-lin<sup>1</sup>, ZHANG Ai-hui<sup>1</sup>, LIU Liang-feng<sup>2</sup>, WANG Chang-yi<sup>1\*</sup>

(1. Jinling Institute of Technology, Nanjing 210038, China;

2. Agricultural and Rural Bureau of Jiangning District, Nanjing 211100, China)

**Abstract:** The paper uses bioinformatics methods to identify and analyze the expression of *SUS* gene family members in radish genome. The results show that: 1) Seven *SUS* gene family members are identified from radish genome, and each family member contains three conserved motifs with 11~14 exons. 2) According to the phylogenetic tree clustering results, the seven *SUS* gene family members can be divided into three categories, namely *SUS I*, *SUS II*, *SUS III*, which contains two, two and three *SUS* family members respectively. 3) The seven *SUS* gene family members are distributed on four chromosomes, three *SUS* gene family members are distributed on chromosome 7, two *SUS* gene family members are distributed on chromosome 9, and one *SUS* gene family member is distributed on chromosome 3 and 4 respectively. 4) The promoter of *SUS* gene family members in radish includes cis acting elements involved in hormone response, environmental response and resistance, anaerobic induction and meristem expression. 5) Two copies of *R<sub>s</sub>SUSI* (*Rsa10035816* and *Rsa10021071*) are highly expressed in different tissues and developmental stages of radish. Thus, these results will be helpful for the functional characterization of the *SUS* genes family.

**Key words:** radish; *SUS* gene family; phylogenetic evolution; gene expression; promoter

蔗糖在植物生长发育过程中起着重要作用。一方面,植物光合作用的产物主要以蔗糖的形式在植物体内进行运输;另一方面,蔗糖不仅是营养物质,也作为重要的信号分子参与调控植物的多个代谢过程。此外,在非生物胁迫条件下蔗糖也能保护细胞膜和蛋白的稳定性<sup>[1-3]</sup>。蔗糖需要在蔗糖合成酶(sucrose

收稿日期:2021-02-25

基金项目:国家自然科学基金(31801858);金陵科技学院“科教融合”项目(2020KJR39);金陵科技学院高层次人才科研启动基金(jit-b-202009)

作者简介:刘同金(1985—),男,山东德州人,讲师,博士,主要从事蔬菜分子生物学研究。

通信作者:王长义(1975—),男,山东济南人,副教授,博士,主要从事园艺作物种质资源创新与生理生态研究。

synthesis, *SUS*) 的调控下合成淀粉或分解成单糖<sup>[4]</sup>。蔗糖合成酶是植物组织中参与蔗糖代谢的一种关键酶,由 Cardini 等首次在小麦胚芽中发现<sup>[5]</sup>,一般认为 *SUS* 酶主要起分解蔗糖的作用,参与植物的多个重要代谢过程,包括调控蔗糖在源和库组织之间的分配<sup>[6]</sup>、淀粉的生物合成<sup>[7]</sup>、植物纤维素的合成<sup>[8]</sup> 及各种非生物胁迫<sup>[9]</sup>。

随着测序技术的发展和测序价格的降低,越来越多的物种已完成了全基因组测序,为 *SUS* 基因家族全基因组水平的鉴定和功能的研究奠定了基础。前人研究表明,植物 *SUS* 基因家族成员数目较少,如豌豆<sup>[7]</sup> 和玉米<sup>[10]</sup> 基因组中各有 3 个 *SUS* 基因家族成员,辣椒基因组中有 5 个 *SUS* 基因家族成员<sup>[11]</sup>,模式植物拟南芥<sup>[12]</sup>、无籽蜜柚<sup>[13]</sup> 和百脉根(*Lotus japonicas*)<sup>[14]</sup> 基因组中各有 6 个 *SUS* 基因家族成员,水稻基因组中有 7 个 *SUS* 基因家族成员<sup>[15]</sup>,四倍体棉花(*G. Hirsutum*)<sup>[16]</sup> 和杨树(*Populus trichocarpa*)<sup>[17]</sup> 基因组中分别有 15 个 *SUS* 基因家族成员,梨基因组中有 17 个 *SUS* 基因家族成员<sup>[18]</sup>。但萝卜 *SUS* 基因家族的全基因组鉴定尚未见报道。萝卜(*Raphanus sativus* L.) 是我国重要的蔬菜作物,其基因组水平 *SUS* 基因家族的结构、鉴定与表达分析,是进一步研究该家族成员生物学功能的基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 萝卜 *SUS* 基因家族成员的鉴定与蛋白理化性质

在 TAIR(<http://arabidopsis.org/>) 网站下载拟南芥 *SUS* 蛋白序列,在 ‘XYB36-2’ 萝卜基因组<sup>[19]</sup> 中执行本地 BLAST 搜索( $E\text{-value}=1e-10$ ),获得候选萝卜 *SUS* 基因家族序列,在 TAIR 数据库中对萝卜 *SUS* 候选基因进行比对,检查获取同源性最高的拟南芥序列是否为 *SUS* 基因家族序列,若不是,则认为该拟南芥序列不是萝卜 *SUS* 候选基因。利用 ExPASy(<http://web.expasy.org/protparam/>) 在线软件对萝卜 *SUS* 蛋白的分子量及等电点等理化性质进行预测和分析。

### 1.2 系统发育树的构建及保守结构域分析

拟南芥 *SUS* 蛋白序列下载自 TAIR(<http://arabidopsis.org/>) 网站;水稻 *SUS* 蛋白序列下载自 NCBI(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 网站。利用 Mega 6.0 软件的邻接法(neighbor-joining, NJ) 构建系统发育树,Bootstrap 设置为 1 000 次。

### 1.3 基因结构、Motif 序列及染色体定位分析

根据萝卜基因组信息文件(assembly gff3 file) 确定 *SUS* 基因的染色体位置和结构信息。使用 Map-Inspect 软件进行染色体定位作图;利用 MEME 软件(<http://meme-suite.org/index.html>) 对萝卜 *SUS* 蛋白质序列(即 Motif 序列) 进行分析;采用 GSDS2.0(<http://gsds.gao-lab.org/index.php>) 在线工具进行基因外显子-内含子作图<sup>[20]</sup>。

### 1.4 萝卜 *SUS* 基因家族成员的组织表达模式分析

根据前人发表的白皮白肉萝卜 ‘XYB36-2’ 和绿皮红肉萝卜 ‘心里美’ 5 个不同发育时期(芽期、破肚期、肉质根膨大前期、膨大盛期和成熟期) 的肉质根以及 ‘XYB36-2’ 5 个不同组织(茎、愈伤组织、花、叶和角果) 的转录组数据<sup>[21-22]</sup>,进行萝卜 *SUS* 基因家族成员组织表达模式分析。*SUS* 基因家族成员表达量经  $\log_2$  均一化处理后,利用 TBtools 软件绘制转录组数据的表达热图<sup>[23]</sup>。

### 1.5 萝卜 *SUS* 基因家族成员的启动子顺式作用元件分析

选取萝卜 *SUS* 基因家族成员起始密码子上游的 1 500 bp 序列作为启动子区域,利用 Plant Care 网站(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 的 Search for Care 工具预测 *RsSUS* 基因启动子区域的顺式作用元件。

## 2 结果与分析

### 2.1 萝卜 *SUS* 基因家族成员的鉴定

利用拟南芥 *SUS* 基因家族的氨基酸序列从 ‘XYB36-2’ 萝卜基因组中共鉴定出 7 个 *SUS* 基因家族成员,根据与拟南芥 *SUS* 基因的同源性进行命名(表 1)。其中, *AtSUS4* 基因在萝卜中未鉴定到其同源基

因, *AtSUS2*、*AtSUS3* 和 *AtSUS5* 基因在萝卜中均有 1 个同源基因, *AtSUS1* 和 *AtSUS6* 在萝卜中各有 2 个同源基因, 说明萝卜 *SUS* 基因家族在基因组中未发生明显的基因扩张。最长(Rsa10023452)和最短(Rsa10024870)的萝卜 *SUS* 蛋白分别包含 935 和 799 个氨基酸残基; 萝卜 *SUS* 蛋白分子量为 91 077.03~106 162.94 Da; 预测的等电点为 5.63~7.49; 不稳定指数为 34.59~44.32, 除 Rsa10007023 为不稳定蛋白外, 其余 6 个成员均为稳定蛋白; 亲水指数为 -0.360~-0.260; 脂肪指数为 83.66~94.22。

表 1 *SUS* 基因家族成员的基本信息和编码蛋白的理化性质

拟南芥基因		萝卜基因		蛋白	分子	等电点	不稳定指数	亲水指数	脂肪指数
基因名称	登录号	基因名称	登录号	长度/aa	量/Da				
<i>AtSUS1</i>	At5g20830.3	<i>RsSUS1-1</i>	Rsa10035816	806	92 574.12	5.63	35.59	-0.327	93.11
		<i>RsSUS1-2</i>	Rsa10021071	805	92 087.72	5.79	34.59	-0.291	94.22
<i>AtSUS2</i>	At5g49190.1	<i>RsSUS2</i>	Rsa10024870	799	91 077.03	6.04	38.15	-0.260	89.92
<i>AtSUS3</i>	At4g02280.1	<i>RsSUS3</i>	Rsa10007023	859	98 119.40	6.12	44.32	-0.268	90.10
<i>AtSUS4</i>	At3g43190.1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>AtSUS5</i>	At5g37180.1	<i>RsSUS5</i>	Rsa10016856	837	95 310.99	6.27	35.85	-0.315	88.30
<i>AtSUS6</i>	At1g73370.3	<i>RsSUS6-1</i>	Rsa10023452	935	106 162.94	7.49	34.95	-0.360	84.78
		<i>RsSUS6-2</i>	Rsa10022784	838	94 931.12	6.94	36.25	-0.321	83.66

## 2.2 萝卜 *SUS* 基因家族成员的结构及系统进化分析

为了解萝卜 *SUS* 基因的系统进化关系, 利用其蛋白全长构建系统进化树(图 1)。结果显示, 7 个萝卜的 *SUS* 基因家族可分成两大类, 它们分别包含 4 个和 3 个基因, 其中同一基因的不同拷贝聚集在一起。对家族成员的基因结构分析显示, 外显子数量为 11~14 个(图 1)。为进一步分析萝卜 *SUS* 基因家族成员与双子叶植物拟南芥和单子叶植物水稻同源基因的进化关系, 构建了萝卜、拟南芥和水稻 *SUS* 基因家族的系统进化树(图 2)。根据进化树聚类结果, 可将萝卜 *SUS* 基因家族分为 3 类: 即 *SUS I*、*SUS II* 和 *SUS III*, 它们分别包含 2 个、2 个和 3 个 *SUS* 基因家族成员。

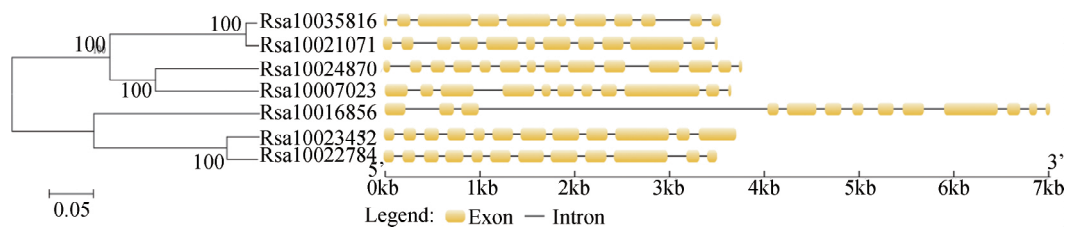


图 1 萝卜 *SUS* 基因家族进化树及基因结构

## 2.3 萝卜 *SUS* 基因家族成员的 Motif 序列分析

利用 MEME 软件对萝卜 *SUS* 基因家族成员进行 Motif 序列分析, 发现所有成员均包含 3 个 Motif 序列, 它们分别为: Motif 1 (YHFSCQFTADLIAMNHTDFIITSTYQEIAGSKERVGQYESHTAFTLPLGLY)、Motif 2 (RNGELYRYIADTKGAFVQPALYEAFLTVVEAMTCGLPTFATNQGGPAEI) 和 Motif 3 (RIPMVFENVILSPHGYFGQDBVLGLPDTGGQVVYILDQVRALETMLLRD)(图 3)。

## 2.4 萝卜 *SUS* 基因家族成员的染色体定位分析

根据基因位置信息将鉴定出的 7 个 *SUS* 基因家族成员定位在萝卜的 4 条染色体上(图 4)。它们在染色体上的分布很不均匀, 其中 1、2、5 和 8 号染色体上没有 *SUS* 基因家族成员分布; 7 号染色体上的基因数目最多, 含有 3 个 *SUS* 基因家族成员, 其次是 9 号染色体分布有 2 个 *SUS* 基因家族成员, 3 号和 4 号染色体上分别有 1 个 *SUS* 基因家族成员。

## 2.5 萝卜 *SUS* 基因家族成员的启动子顺式作用元件分析

对萝卜 *SUS* 基因家族成员的启动子序列进行顺式作用元件预测, 共发现 19 类顺式作用元件(表 2), 包括多种参与激素响应的顺式作用元件(如参与脱落酸响应的 ABRE, 参与生长素响应的 AuxRR-core 和

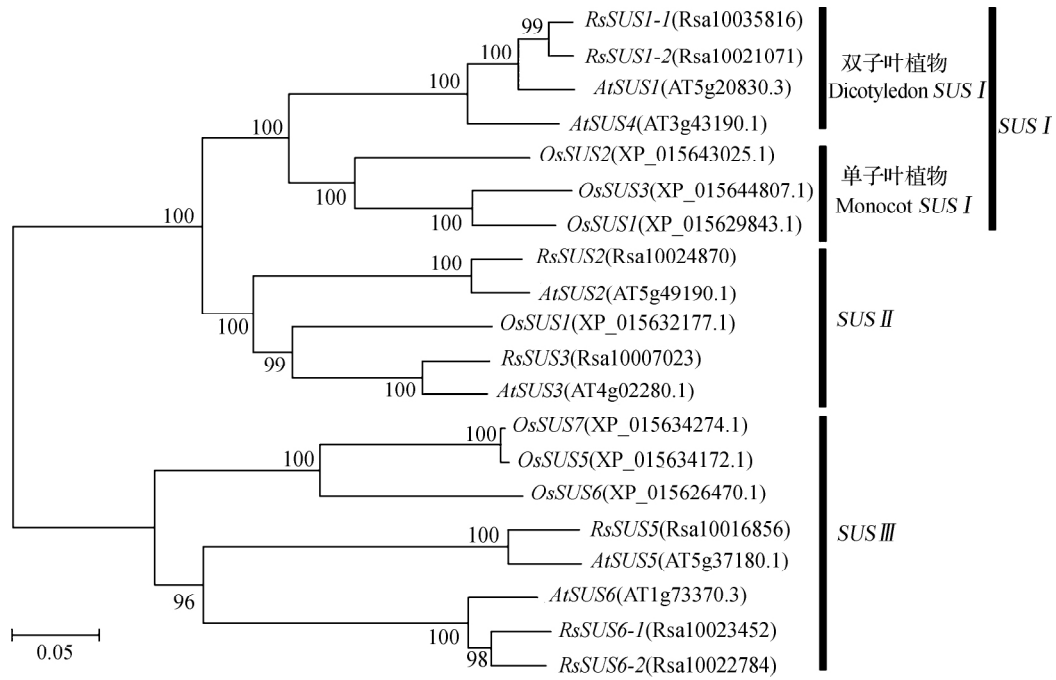


图 2 萝卜 (*Rs*)、拟南芥 (*At*) 和水稻 (*Os*) *SUS* 基因家族成员的系统进化树

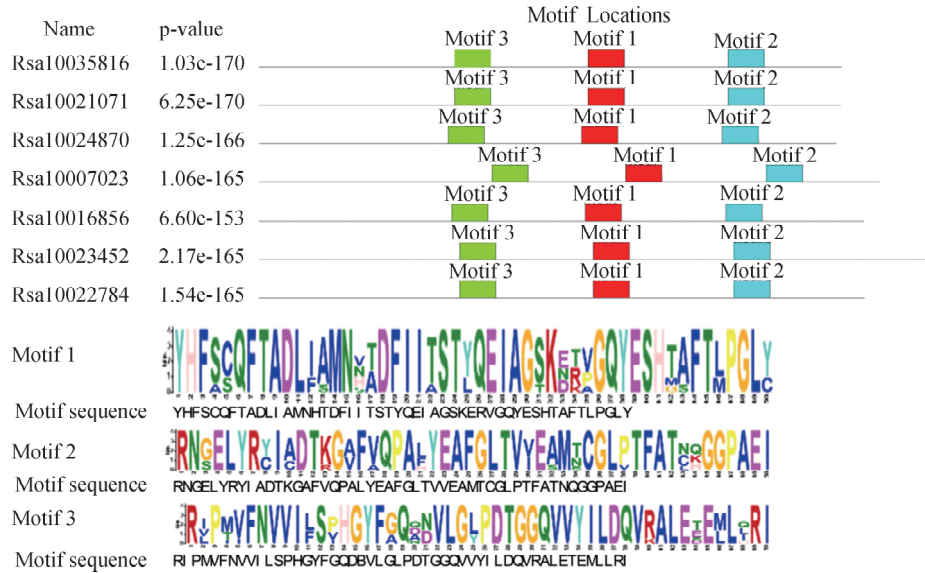
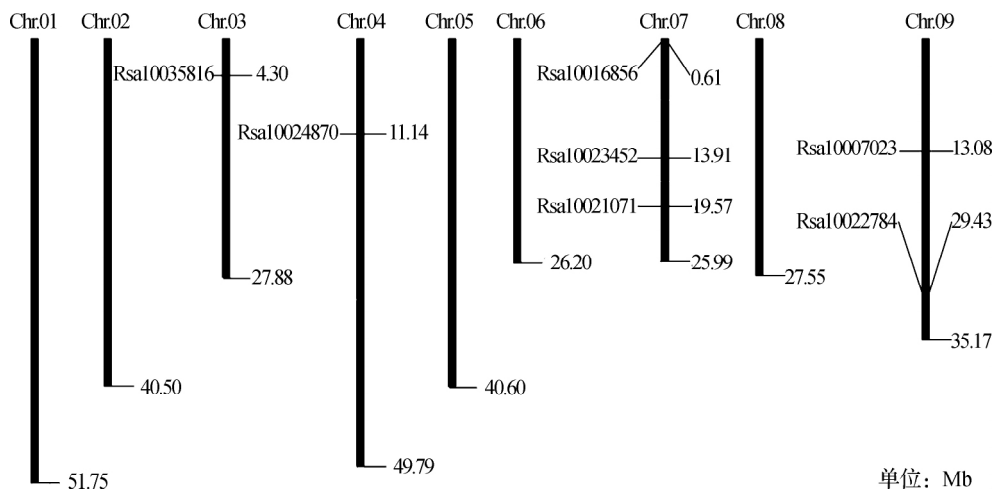


图 3 萝卜 *SUS* 基因家族成员 Motif 序列分析

TGA-element, 参与茉莉酸甲酯响应的 CGTCA-motif 和 TGACG-motif, 参与赤霉素响应的 GARE-motif、P-box 和 TATC-box, 参与水杨酸响应的 TCA-element), 参与环境响应和抗性相关的顺式作用元件 (如参与光照响应的 ACE、G-box 和 GT1-motif, 参与光照诱导的 MYB 结合位点 MRE, 参与昼夜节律调控的 Circadian, 参与低温响应的 LTR, 参与干旱诱导的 MYB 结合位点 MBS, 参与抗性和胁迫响应的 TC-rich repeats), 参与厌氧诱导所必需的顺式作用元件 ARE, 参与分生组织表达的顺式作用元件 CAT-box(表 2)。



注:染色体的左侧为 *SUS* 基因登录号,右侧为 *SUS* 基因在染色体上的位置

图 4 萝卜 *SUS* 基因家族成员的染色体定位分析

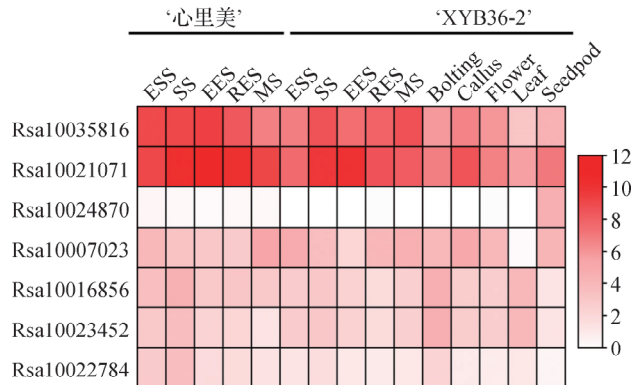
表 2 萝卜 *SUS* 基因家族成员启动子顺式作用元件序列及其功能预测

顺式作用元件	序列	元件所在萝卜基因名称	预测的功能
ABRE	ACGTG、TACGGTC、 GACACGTGGC	<i>SUS1-1/2</i> 、 <i>SUS2</i> 、 <i>SUS3</i> 、 <i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-2</i>	参与脱落酸响应的顺式作用元件
ACE	CTAACGTATT	<i>SUS3</i>	参与光照响应的顺式作用元件
ARE	AAACCA	全部成员	参与厌氧诱导所必需的顺式作用 元件
AuxRR-core	GGTCCAT	<i>SUS2</i> 、 <i>SUS5</i>	参与生长素响应的顺式作用元件
CAT-box	GCCACT	<i>SUS2</i> 、 <i>SUS6-2</i>	参与分生组织表达的顺式作用 元件
CGTCA-motif	CGTCA	<i>SUS1-1</i> 、 <i>SUS3</i> 、 <i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-2</i>	参与茉莉酸甲酯响应的顺式作用 元件
Circadian	CAAAGATATC	<i>SUS1-1/2</i>	参与昼夜节律调控的顺式作用 元件
GARE-motif	TCTGTTG	<i>SUS1-1</i>	参与赤霉素响应的顺式作用元件
G-box	TACGTG、TAACACGTAG、 CACGTC、TCCACATGGCA	<i>SUS1-1/2</i> 、 <i>SUS3</i> 、 <i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-2</i>	参与光照响应的顺式作用元件
GT1-motif	GGTAAAT	<i>SUS2</i> 、 <i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-1</i>	参与光响应的顺式作用元件
LTR	CCGAAA	<i>SUS1-1/2</i> 、 <i>SUS2</i> 、 <i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-1/2</i>	参与低温响应的顺式作用元件
MBS	CAACTG	<i>SUS1-2</i> 、 <i>SUS3</i>	参与干旱诱导的 MYB 结合位点
MRE	AACCTAA	<i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-1</i>	参与光响应的 MYB 结合位点
P-box	CCTTTTG	<i>SUS1-1</i> 、 <i>SUS2</i> 、 <i>SUS3</i>	参与赤霉素响应的顺式作用元件
TATC-box	TATCCCA	<i>SUS6-2</i>	参与赤霉素响应的顺式作用元件
TCA-element	TCAGAAGAGG、CCATCTTTTT	<i>SUS3</i> 、 <i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-2</i>	参与水杨酸响应的顺式作用元件
TC-rich repeats	ATTCTCTAAC	<i>SUS1-2</i> 、 <i>SUS3</i> 、 <i>SUS6-2</i>	参与抗性和胁迫响应的顺式作用 元件
TGACG-motif	TGACG	<i>SUS1-1</i> 、 <i>SUS3</i> 、 <i>SUS5</i> 、 <i>SUS6-2</i>	参与茉莉酸甲酯响应的顺式作用 元件
TGA-element	AACGAC	<i>SUS2</i> 、 <i>SUS3</i>	参与生长素响应的顺式作用元件

## 2.6 萝卜 *SUS* 基因家族成员的组织表达分析

为了明确 *SUS* 基因家族成员在萝卜(包括红肉萝卜‘心里美’和白肉萝卜‘XYB36-2’)不同组织中和不同生育时期的表达情况,利用前人发表的转录组数据<sup>[21-22]</sup>,绘制了萝卜 *SUS* 基因家族成员的表达热图(图 5)。结果显示,*SUS* 基因家族成员 *R<sub>s</sub>SUS1* 的 2 个拷贝 Rsa10035816 和 Rsa10021071 在萝卜的不同

组织(愈伤、肉质根、叶片、薹、花和角果)和不同发育时期的表达量均较高,而该基因家族的其他 5 个成员在不同组织和不同发育时期的表达量均较低,表明 *R<sub>s</sub>SUS1* 基因在萝卜生长发育过程中起着重要作用。此外,*SUS* 基因家族成员的组织表达结果还表明,本研究鉴定出的成员是表达基因,而不是假基因。



注:ESS、SS、EES、RES 和 MS 分别代表芽期、破肚期、膨大前期、膨大盛期和成熟期的肉质根; Callus 代表愈伤组织; Bolting 代表薹; Leaf 代表叶; Seedpod 代表角果; Flower 代表花

图 5 萝卜 *SUS* 基因家族成员的表达模式

### 3 结论与讨论

*SUS* 基因家族是参与高等植物蔗糖代谢过程的重要基因家族,在植物生长发育过程中起重要作用,不仅影响植物产量和品质,还参与植物非生物胁迫过程<sup>[24]</sup>。在马铃薯中过表达 *SuSy* 基因显著提高了其块茎干重、淀粉含量和总产量<sup>[25]</sup>;在玉米中过表达马铃薯 *StSUS4* 基因能显著增加转基因玉米种子的淀粉含量<sup>[26]</sup>;在杨树中过表达 *SuSy* 基因能增加转基因植株的木材密度<sup>[27]</sup>;黄瓜 *C<sub>s</sub>SUS3* 基因参与了对低氧胁迫抵抗<sup>[28]</sup>。萝卜是我国重要的蔬菜作物,但是目前尚未有对萝卜 *SUS* 基因家族进行鉴定与分析的相关报道。

随着植物全基因组测序的发展,研究者们对不同物种的 *SUS* 基因家族进行了鉴定与分析。本研究从萝卜全基因组中共鉴定得到 7 个 *R<sub>s</sub>SUS* 基因,其家族成员数量比豌豆(3 个)<sup>[7]</sup>、玉米(3 个)<sup>[10]</sup>、辣椒(5 个)<sup>[11]</sup>、甘蔗(5 个)<sup>[29]</sup>、葡萄(5 个)<sup>[30]</sup>、无籽蜜柚(6 个)<sup>[13]</sup>、拟南芥(6 个)<sup>[12]</sup>和百脉根(6 个)<sup>[14]</sup>多;与水稻(7 个)<sup>[15]</sup>和烟草(7 个)<sup>[31]</sup>相同;少于梨(17 个)<sup>[18]</sup>、四倍体棉花(*G. Hirsutum*)(15 个)<sup>[16]</sup>和杨树(*Populus trichocarpa*)(15 个)<sup>[17]</sup>。可见,*SUS* 基因家族是一个较小的家族,在植物基因组多倍化过程中并没有出现明显的扩张。拟南芥 *AtSUS4* 基因在萝卜基因组中没有鉴定到同源基因,推测此基因可能与其他成员存在功能冗余,从而在进化过程中丢失;2 个 *AtSUS* 基因在萝卜中被鉴定到具有 2 个同源基因,这 2 个基因在进化过程中可能是由基因复制而产生的。

萝卜 *SUS* 基因家族可分为 3 类,即 *SUS I*、*SUS II* 和 *SUS III*,它们分别包含 2 个、2 个和 3 个 *SUS* 基因家族成员(图 2),*SUS* 基因家族成员在染色体上分布不均匀。所有成员均包含 3 个 Motif 序列(图 3),其外显子数量为 11~14 个(图 1),与木薯(外显子数量为 13~15 个)<sup>[32]</sup>、葡萄(外显子数量为 13~16 个)<sup>[30]</sup>和毛果杨(外显子数量为 12~15 个)<sup>[33]</sup>的数量差异不大。分析启动子顺式作用元件发现,萝卜 *SUS* 基因家族成员启动子主要包括参与激素响应、参与环境和抗性响应、参与厌氧诱导及分生组织表达的顺式作用元件,表明萝卜 *SUS* 基因家族成员的表达可能受多种条件的调控。

基因的组织表达模式与其功能特征密切相关。本研究利用已经发表的萝卜转录组数据分析了 *SUS* 基因家族成员在红肉萝卜‘心里美’和白肉萝卜‘XYB36-2’肉质根的不同发育时期及不同组织中的表达情况(图 5)。发现萝卜 *SUS* 基因家族成员 *R<sub>s</sub>SUS1-1* 和 *R<sub>s</sub>SUS1-2* 在萝卜肉质根的不同组织和不同发育时期具有较高的表达量,而其他 5 个成员表达量很低,说明这 2 个基因在萝卜生长发育过程中起着重要作用。*R<sub>s</sub>SUS1-1* 和 *R<sub>s</sub>SUS1-2* 是拟南芥 *AtSUS1* 的同源基因,推测这 2 个基因可能参与了萝卜不同器官

的蔗糖合成和分解代谢。

本研究通过对萝卜 *SUS* 基因家族成员进行了全基因组鉴定及表达分析,预测 *R<sub>s</sub>SUS1-1* 和 *R<sub>s</sub>SUS1-2* 基因可能参与了萝卜不同器官的蔗糖合成和分解代谢,为萝卜 *SUS* 基因家族成员的功能研究提供了基础。

#### 参考文献:

- [1] LALONDE S, BOLES E, HELLMANN H, et al. The dual function of sugar carriers: transport and sugar sensing[J]. *Plant Cell*, 1999, 11(4): 707 - 726
- [2] VAUGHN M W, HARRINGTON G N, BUSH D R. Sucrose-mediated transcriptional regulation of sucrose symporter activity in the phloem[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99: 10876 - 10880
- [3] FERNANDES F M, ARRABACA M C, CARVALHO L M M. Sucrose metabolism in *Lupinus albus* L. under salt stress [J]. *Biologia Plantarum*, 2004, 48: 317 - 319
- [4] 苑智华, 何秀丽, 徐哲, 唐菖蒲球茎形成期蔗糖和淀粉代谢及其相关酶活性[J]. *林业科学*, 2008, 44(8): 47 - 51
- [5] CARDINI C E, LELOIR L F, CHIRIBOGA J. The bio-synthesis of sucrose[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1955, 214: 149 - 155
- [6] HAIGLER C H, IVANOVA D M, HOGAN P S, et al. Carbon partitioning to cellulose synthesis[J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, 47: 29 - 51
- [7] BARRATT D H P, BARBER L, KRUGER N J, et al. Multiple, distinct isoforms of sucrose synthase in pea[J]. *Plant Physiology*, 2001, 127: 655 - 664
- [8] FUJII S, HAYASHI T, MIZUNO K. Sucrose synthase is an integral component of the cellulose synthesis machinery[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51: 294 - 301
- [9] HARADA T, SATOH S, YOSHIOKA T, et al. Expression of sucrose synthase genes involved in enhanced elongation of pondweed (*Potamogeton distinctus*) turions under anoxia[J]. *Annals of Botany*, 2005, 96: 683 - 692
- [10] DUNCAN K A, HARDIN S C, HUBER S C. The three maize sucrose synthase isoforms differ in distribution, localization, and phosphorylation[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2006, 47: 959 - 971
- [11] 魏华伟, 柴松琳, 陈友根, 等. 辣椒属蔗糖合酶基因家族的鉴定及表达[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(14): 4537 - 4544
- [12] BAUD S, VAULTIER M N, ROCHAT C. Structure and expression profile of the sucrose synthase multigene family in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396): 397 - 409
- [13] 邓舒雅, 陈惠萍, 麦贻婷, 等. 无籽蜜柚蔗糖合成酶(SUS)和蔗糖转化酶(INV)基因家族生物信息学及表达分析[J]. *植物生理学报*, 2018, 54(10): 1576 - 1586
- [14] HORST I, WELHAM T, KELLY S, et al. Tilling mutants of *Lotus japonicus* reveal that nitrogen assimilation and fixation can occur in the absence of nodule-enhanced sucrose synthase[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144: 806 - 820
- [15] TATSURO H, GRAHAMN S, TOMIO T. An expression analysis profile for the entire sucrose synthase gene family in rice[J]. *Plant Science*, 2008, 174(5): 534 - 543
- [16] ZOU C, LU C, SHANG H, et al. Genome-wide analysis of the *SUS* gene family in cotton[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55: 643 - 653
- [17] AN X, CHEN Z, WANG J, et al. Identification and characterization of the *Populus* sucrose synthase gene family[J]. *Gene*, 2014, 539: 58 - 67
- [18] 吕佳红, 程瑞, 王国明, 等. 梨蔗糖合成相关酶 *SUS* 和 *SPS* 基因家族的鉴定与表达分析[J]. *园艺学报*, 2018, 45(3): 421 - 435
- [19] ZHANG X H, YUE Z, MEI S Y, et al. A *de novo* genome of a Chinese radish cultivar[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2015(3): 155 - 164
- [20] HU B, JIN J, GUO A Y, et al. GSDS 2.0: an upgraded gene feature visualization server[J]. *Bioinformatics*, 2015, 31(8): 1296
- [21] 刘同金, 张晓雪, 张晓辉, 等. 萝卜全基因组中 *LBD* 基因家族成员的鉴定与分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(1): 168 - 178



- [22] SUN Y Y, WANG J L, QIU Y, et al. Identification of ‘Xinlimei’ radish candidate genes associated with anthocyanin biosynthesis based on a transcriptome analysis[J]. *Gene*, 2018, 657: 81–91
- [23] CHEN C, CHEN H, ZHANG Y, et al. TBtools—an integrative tool kit developed for interactive analyses of big biological data[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(8): 1194–1202
- [24] 秦翠鲜, 桂意云, 陈忠良, 等. 植物蔗糖合成酶基因研究进展[J]. *分子植物育种*, 2018, 16(12): 3907–3914
- [25] BAROJA F E, MUÑOZ F J, MONTERO M, et al. Enhancing sucrose synthase activity in transgenic potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers results in increased levels of starch, ADP glucose and UDP glucose and total yield[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(9): 1651–1662
- [26] LI J, BAROJA F E, BAHAJI A, et al. Enhancing sucrose synthase activity results in increased levels of starch and ADP-glucose in maize (*Zea mays* L.) seed endosperms[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(2): 282–294
- [27] Coleman H D, YAN J, Mansfield S D. Sucrose synthase affects carbon partitioning to increase cellulose production and altered cell wall ultrastructure[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(31): 13118–13123
- [28] WANG H Y, SUI X, GUO J, et al. Antisense suppression of cucumber (*Cucumis sativus* L.) sucrose synthase 3 (*CsSUS3*) reduces hypoxic stress tolerance[J]. *Plant Cell and Environment*, 2014, 37(3): 795–810
- [29] ZHANG J S, ARRO J, CHEN Y Q, et al. Haplo type analysis of sucrose synthase gene family in three *Saccharum* species[J]. *BMC Genomics*, 2013(14): 314
- [30] ZHU X, WANG M, LI X, et al. Genome-wide analysis of the sucrose synthase gene family in grape (*Vitis vinifera*): structure, evolution, and expression profiles[J]. *Genes*, 2017(8): 111
- [31] WANG Z, WEI P, WU M Z, et al. Analysis of the sucrose synthase gene family in tobacco: structure, phylogeny, and expression patterns[J]. *Planta*, 2015, 242: 153–166
- [32] HUANG T W, LUO X L, FAN Z P, et al. Genome-wide identification and analysis of the sucrose synthase gene family in cassava (*Manihot esculenta* crantz)[J]. *Gene*, 2021, 769: 145–191
- [33] ZHANG D Q, XU B H, YANG X H, et al. The sucrose synthase gene family in *Populus*: structure, expression, and evolution[J]. *Tree Genetics and Genomes*, 2011(7): 443–456

(责任编辑: 谭彩霞)

## 声 明

本刊已被中国知网、万方、维普、超星等数据库收录, 如无特殊申明, 即视为投稿者同意授权本刊及本刊合作媒体以数字化方式复制, 并通过信息网络传播和发行。本刊支付的稿酬已包括上述所有使用方式的报酬。

作者向本刊提交文章发表的行为视为同意我刊上述声明。

本刊编辑部