中国农业大学学报 2026,31(11):163-176
Journal of China Agricultural University http://zgnydxxb.ijournals.cn

王蕊蕊,丁宁,马心科,田立涛,齐恩芳,惠娜娜,马利雯,贾小霞,王芳. 马铃薯Dicer-like蛋白基因家族的鉴定与表达分析[J]. 中国农业大学学报,2026,31(11):163-176.

WANG Ruirui, DING Ning, MA Xinke, TIAN Litao, QI Enfang, HUI Nana, MA Liwen, JIA Xiaoxia, WANG Fang. Identification and expression analysis of Dicer-like protein gene family in potato[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2026, 31(11): 163-176.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2026.11.12

马铃薯Dicer-like蛋白基因家族的鉴定与表达分析

王蕊蕊[1,2] 丁 宁[2,3] 马心科[2,3] 田立涛[2,3] 齐恩芳[2,3] 惠娜娜[4]
马利雯[1,2] 贾小霞[1,2,3*] 王 芳[5*]

(1. 甘肃农业大学 农学院,兰州 730070;
2. 甘肃省农业科学院 马铃薯研究所,兰州 730070;
3. 国家种质资源渭源观测实验站,甘肃 渭源 748201;
4. 甘肃省农业科学院 植物保护研究所,兰州 730070;
5. 甘肃农业大学 干旱生境作物学国家重点实验室,兰州 730070)

摘 要 为解析马铃薯DCL蛋白基因家族特征及其在晚疫病胁迫下的响应模式,基于双单倍体马铃薯在线基因组数据库(PGSC-v 6.1),采用生物信息学分析方法系统鉴定马铃薯DCL蛋白基因家族成员,并分析基本特征,以马铃薯感病品种'大西洋'、中抗品种'陇薯19号'和高抗品系'CIP309056.5'为试材,利用实时荧光定量PCR(RT-qPCR)分析各成员基因的组织表达情况及其对晚疫病胁迫的响应。结果表明:在马铃薯中共鉴定出6个StDCLs成员,属于4个亚家族,分布于5条染色体上。6个StDCL蛋白均含有典型的RNA酶III结构域(RNase III)和双链RNA(dsRNA)结合结构域。StDCLs与RNA诱导沉默复合体(RNA-induced silencing complex,RISC)核心元件(AGOs)、双链RNA结合蛋白(dsRNA-binding,DRBs)、RNA依赖的RNA聚合酶(RNA-dependent RNA polymerases,RDRs)均存在互作。*StDCLs*成员具有组织表达特异性;*StDCL1*在'大西洋'试管苗的茎和叶中高表达,*StDCL2b*在'大西洋'试管块茎中高表达,*StDCL3*和*StDCL4*仅在'大西洋'试管苗的叶片中高表达。晚疫病病原菌侵染后,在高抗品系'CIP309056.5'中*StDCL2c*显著上调,*StDCL4*则显著下调;中抗品种'陇薯19号'的*StDCL2c*上调,*StDCL4*下调,而*StDCL2b*和*StDCL3*在这2个品种中的表达均无显著差异,说明*StDCL2c*和*StDCL4*的拮抗表达变化可能协同参与马铃薯晚疫病的抗性调控。

关键词 马铃薯;Dicer-Like(DCL)基因家族;生物信息学分析;组织表达分析;晚疫病

中图分类号 S435.32 **文章编号** 1007-4333(2026)11-0163-14 **文献标志码** A

Identification and expression analysis of Dicer-like protein gene family in potato

WANG Ruirui[1,2], DING Ning[2,3], MA Xinke[2,3], TIAN Litao[2,3], QI Enfang[2,3], HUI Nana[4], MA Liwen[1,2], JIA Xiaoxia[1,2,3*], WANG Fang[5*]

(1. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China;
2. Potato Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China;
3. National Germplasm Resources Agricultural Experimental Station, Weiyuan 748201, China;
4. Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China;
5. State Key Laboratory of Aridland Crop Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

收稿日期:2026-02-14;接受日期:2026-04-21

基金项目:中央引导地方科技发展资金项目(25ZYJA002-2);甘肃省农业科学院生物技术育种专项(2026GAAS03);甘肃省现代农业产业技术体系建设专项(GSARS-05);甘肃省农业农村厅种业攻关项目(ZYGG-2025-4);国家现代农业产业技术体系专项(CARS-09-P06)

第一作者:王蕊蕊(ORCID:0009-0006-1711-6335),硕士研究生,E-mail:2463418714@qq.com

通讯作者:贾小霞(ORCID:0000-0002-0534-3745),研究员,主要从事马铃薯种质改良研究,E-mail:jiaxx0601@163.com
王芳(ORCID:0000-0002-6016-6833),教授,主要从事植物逆境生理和玉米抗逆育种研究,E-mail:Wangfang@gsau.edu.cn

Abstract To characterize the features of the Dicer-like protein (DCL) gene family in potato and their response patterns under late blight stress, this study systematically identified the members of the potato DCL gene family and analyzed their basic characteristics using bioinformatics approaches based on the doubled-haploid potato genome database (PGSC v6.1). Using the susceptible cultivar 'Atlantic', the moderately resistant cultivar 'Longshu 19', and the highly resistant line 'CIP309056.5' as experimental materials, The tissue-specific expression profiles and responses to late blight infection were examined via RT-qPCR. The results showed that: A total of 6 *Arabidopsis thaliana* DCLs (StDCLs) were identified in potato, belonging to four subfamilies and distributed across five chromosomes. All identified StDCL proteins contained canonical RNase III domains and double-stranded RNA (dsRNA)-binding domains. StDCLs were predicted to interact with core components of the RNA-induced silencing complex (RISC), including Argonautes (AGOs), as well as with double-stranded RNA-binding proteins (DRBs) and RNA-dependent RNA polymerases (RDRs). The *StDCL* members exhibited tissue-specific expression patterns: *DCL1* was highly expressed in stems and leaves of 'Atlantic' in vitro plantlets; *StDCL2b* showed high expression in micro tubers of the same cultivar; and *StDCL3* as well as *StDCL4* were exclusively highly expressed in leaves. Following infection with the late blight pathogen *Phytophthora infestans*, *StDCL2c* was significantly upregulated and *StDCL4* was significantly downregulated in the highly resistant line 'CIP309056.5'; Similar trends-upregulation of *StDCL2c* and downregulation of *StDCL4* were also observed in the moderately resistant cultivar 'Longshu No. 19', whereas *StDCL2b* and *StDCL3* exhibited no significant changes in either genotype. These findings suggest that the antagonistic expression changes of *StDCL2c* and *StDCL4* may coordinately participate in the regulation of potato resistance to late blight.

Keywords potato; Dicer-like (DCL) gene family; bioinformatics analysis; tissue expression analysis; late blight

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是我国仅次于水稻、小麦和玉米的第四大主粮,在保障粮食安全和减贫中贡献重大[1]。由致病疫霉菌(*Phytophthora infestans*)引起的马铃薯晚疫病是一种毁灭性病害,病原菌可危害叶片、茎秆及块茎,一旦流行可导致大规模减产,甚至绝收,严重威胁着全球马铃薯生产安全[2]。当前,抗晚疫病品种的选育虽取得一定进展,但病原菌生理小种变异频繁,品种抗性极易丧失,病害防控仍面临重大挑战[3]。马铃薯晚疫病抗性分子机制的研究仍相对薄弱[4],已报道的抗病相关基因十分有限,远不能满足抗病育种的实际需求。因此,深入挖掘马铃薯中参与晚疫病应答的关键基因并解析其抗病调控机制,对培育持久抗病品种、保障马铃薯产业可持续发展具有重要意义。

RNA介导的基因沉默作为真核生物中关键的基因表达调控机制,在植物生长发育及逆境应答中发挥重要功能,尤其在抗病毒免疫中具有不可或缺的作用。Dicer-like(DCL)是RNA介导基因沉默复合体的重要蛋白之一。是微小加工复合体(microprocessor)中的核心组分,可以与锯齿状RNA效应分子(SE)和Hyponastic Leaves 1蛋白(HYL1)共同负责双链RNA前体切割生成小RNA(small RNAs),参与基因表达调控、植物发育和抗病防御等过程[5-6]。植物DCL蛋白含有DEAD box(DEXDC)、RNA解旋酶结构域(helicase-C)、DUF283、Piwi Argo and Zwille(PAZ)、核糖核酸内切酶(RNase III)和双链RNA结合结构域(dsRBD)6种结构域,DEXDC和helicase-C在RNA代谢中起关键作用,主要参与信使RNA(mRNA)的转录和修复、mRNA前体(pre-mRNA)及核糖体RNA(rRNA)加工等过程。PAZ、RNase III及dsRBD结构域主要在双链RNA的结合和切割过程中发挥作用,其中DCL蛋白的RNase III与PAZ结构域之间的距离决定着小RNA(sRNA)长度[7-8]。在不同作物中,DCLs蛋白基因家族成员的数量存在差异,例如拟南芥4个[9]、水稻6个[10]、玉米5个[11]、番茄7个[12]。

在拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)中,DCL1虽然对RNA病毒的双链RNA(dsRNA)没有直接切割作用,但可以负调节*DCL4*表达,在*dcl1*突变体中*DCL4*的表达量降低,同时与抗病毒有关的*miR158*、*miR400*和*miR5654*表达水平也显著降低,导致植株抗病性降低[13]。DCL2和DCL4能够借助RNA干扰(RNAi)机制,与RNA诱导沉默复合体

（RNA-induced silencing complex，RISC）核心元件（AGOs）、双链RNA结合蛋白（dsRNA-binding，DRBs）、RNA依赖的RNA聚合酶（RNA-dependent RNA polymerases，RDRs）共同抵御马铃薯普通花叶病毒（Potato virus X，PVX）、雀麦花叶病毒（Brome mosaic virus，BMV）和芜菁花叶病毒（Turnip mosaic virus，TuMV）的侵袭[14-17]。玉米（*Zea mays* L.）在SCMV感染后，玉米*DCL2*的表达量显著上调，而*DCL4*的表达量下调[18-19]。在番茄（*Solanum lycopersicum* L.）中鉴定出7个*SlDCLs*基因，利用实时荧光定量PCR（RT-qPCR）检测基因TYLCV病毒侵染下的表达模式，发现*DCL1*、*DCL2a*、*DCL2c*、*DCL2d*基因在TYLCV病毒感染时显著上调[20]。

在茄科作物与疫霉菌的互作研究中，*DCL*基因的功能也逐渐受到关注。在马铃薯中，Sorokan等[21]发现，接种马铃薯晚疫病强毒力菌株*P. infestans Sn*可导致马铃薯*DCL*基因转录本的积累，而弱毒力菌株*P. infestans* 1840则同时诱导*DCL*和*Ago4*基因的转录本积累。在烟草（*Nicotiana benthamiana*）中[22]，*NbDCL3*和*NbDCL4*产生次级干扰RNA（siRNAs）的丰度与对辣椒疫霉（*Phytophthora capsici*）的抗性水平呈正相关。Qiao等[23]发现在拟南芥和烟草中各存在一个疫霉菌效应蛋白PSR1，其过表达于植株的细胞核中，改变了DCL1复合体的亚细胞定位，从而抑制siRNA加工、削弱植物免疫、促进侵染。目前，虽有部分对马铃薯DCL蛋白的研究报道，但对其基因家族成员的系统鉴定、序列特征及其在晚疫病胁迫下的响应模式的研究尚未见报道。本研究基于双单倍体马铃薯数据库DM 6.1，运用生物信息学方法对StDCLs基因家族进行全基因组鉴定，系统解析其序列特征、进化关系和表达调控规律，以马铃薯品种‘大西洋’（感病晚疫病）、‘陇薯19号’（中抗晚疫病）和品系‘CIP309056.5’（高抗晚疫病）为试材，通过RT-qPCR技术检测不同组织及晚疫病菌（*P. infestans*）侵染胁迫下DCLs基因的表达模式，旨在揭示该家族成员在马铃薯抗晚疫病免疫应答中的调控功能，以期为抗晚疫病新品种选育提供理论参考。

1　材料与方法

1.1　试验材料

参试马铃薯品种为‘大西洋’（试管苗）、品系‘CIP309056.5’和品种‘陇薯19号’（原原种）均由甘肃省农业科学院马铃薯研究所提供。‘大西洋’为马铃薯晚疫病感病品种，其试管苗用于组织表达分析。‘陇薯19号’中抗马铃薯晚疫病。‘CIP309056.5’高抗晚疫病。将‘CIP309056.5’和‘陇薯19号’的原原种经盆栽后用于晚疫病菌侵染试验，分别取其叶片和块茎进行接种及RT-qPCR分析。

参试的晚疫病菌株：25HCL138-3、25HCL31-6、25HC214-2、25HCL20-1、25158-3、25WY和龙14-7由甘肃省农业科学院植物保护研究所提供。

1.2　StDCLs基因家族成员鉴定

以TAIR数据库（https://www.arabidopsis.org）下载的DCLs蛋白序列（AtDCLs）作为检索序列（query），从双单倍体马铃薯数据库PGSC（https://spuddb.uga.edu/dm_v6_1_download.shtml）获取马铃薯蛋白序列后，通过E＜1e^{-5}的筛选标准进行本地BLASTp比对，初步筛选出马铃薯DCLs蛋白的候选基因。结合Pfam（http://pfam-legacy.xfam.org/）数据库及SMART（http://smart.emblheidelberg/）在线软件对目标序列进行结构域注释，将含有PF00636对应的RNase Ⅲ保守结构域的候选蛋白[20]，鉴定为马铃薯DCL蛋白家族（StDCL）成员。

1.3　StDCLs基因家族成员的序列及结构特征分析

使用在线网站Expasy ProtParam（https://web.expasy.org/protparam/）进行StDCLs蛋白包括氨基酸数目、分子量、pI、不稳定系数、亲水性平均系数等理化性质分析。并根据GFF3注释结果，使用MapGene2Chromosome v2.1（http://mg2c.iask.in/mg2c_v2.1/）绘制*StDCLs*基因在马铃薯染色体上的分布图。使用MEGA 11软件，基于最大似然法（Maximum Likelihood，ML），参数Bootstrap设置为1 000，构建拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）、玉米（*Zea mays*）、水稻（*Oryza sativa*）、马铃薯（*Solanum tuberosum*）、番茄（*Solanum lycopersicum*）和辣椒（*Capsicum annuum*）DCLs家族的系统进化树。通过Gene Structure Display Server 2.0（https://gsds.gao-lab.org/Gsds_help.php）网站，分析其基因的结构特征。利用在线软件SMART（https://smart.embl.de/）检索StDCLs蛋白保守结构域，Illustrator for Biological Sequences 2.0（https:// www.ibs.renlab.org/）在线网站进行可视化分析。利用在线

软件 AlphaFold Server（https://alphafoldserver.com）预测StDCLs蛋白的三级结构。

1.4 StDCLs基因家族的启动子顺式元件分析及蛋白互作预测

使用TBtools-Ⅱ软件（v2.310）[24]，提取*StDCLs*的第1个外显子起始密码子ATG上游2 000 bp的序列，通过PlantCARE（https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/）对序列中的顺式作用元件进行预测。利用STRING（https://cn.string-db.org/）在线网站预测StDCLs蛋白互作关系，置信参数为0.400。

1.5 实时荧光定量PCR（RT-qPCR）

将马铃薯品种‘大西洋’的试管苗剪切为只带1个腋芽的茎段，转接到含有30 mL 80 g/L蔗糖的MS固体培养基的培养瓶中，置于（23±2）℃、光照强度3 500 lx，光周期为16 h光照/8 h黑暗的培养箱中培养，待块茎形成后（60～80 d），分别采集试管苗的根、茎、叶和块茎组织，3个生物学重复，每重复为3个独立植株的对应组织混样。采集的样品经液氮快速冷冻后，置于－80 ℃保存，用于后续总RNA提取及基因表达分析。

样本总RNA使用RNA simple Total RNA Kit（TIANGEN，DP419）提取，利用RevertAid H Minus First Strand cDNA Synthesis Kit（M16325、M16315）将纯化后的RNA反转录合成cDNA第一链。以该cDNA为模板，以马铃薯*EF1α*基因为内参基因，根据*StDCLs*基因的cDNA序列设计的特异引物（表1）与SYBR®Premix EX Taq（TaKaRa Bio Inc.，TaKaRa）试剂，按说明书配置20 μL反应体系，在QuantStudio™ 5 Real-Time PCR System（Applied Biosystems™，Thermo Fisher Scientific，Waltham，MA，USA）荧光定量PCR仪进行RT-qPCR扩增，扩增程序为：95 ℃ 3 min，95 ℃ 5 s，60 ℃ 30 s，40个循环。试验包含3个生物学重复，每个生物学重复下设3个技术重复。基因的相对表达量用$2^{-\Delta\Delta CT}$法[25]计算。

表1 实时荧光定量PCR引物

Table 1 RT-qPCR primers

基因 Gene	上游引物（5'→3'） Forward primer	下游引物（5'→3'） Reverse primer
StDCL1	TGCTGCTTGACTAGCCACTT	ATGAGGGGACAGATACTCGAT
StDCL2a	AGGTTGAAGCAAATGGCGTT	CCAAACAGACAAGGGCAGAA
StDCL2b	ACCGATTCAAAGGCACTTCCC	TGATGCAAAGAGAGTGAGACAGA
StDCL2c	ATTTCGCAAGGGGTTGGTGA	TTGTGCATGCGAGTAAGGGT
StDCL3	GCATGGTTTCTGTTCCAGCC	CAAACACCGTCCTAGAGTTCAC
StDCL4	GCAGCTTAATCCGACAAGGG	CAGCACCAGACTGTCATTTTCC
EF1a	ATTGGAAACGGATATGCTCCA	TCCTTACCTGAACGCCTGTCA

1.6 晚疫病菌侵染

以马铃薯晚疫病高抗品系‘CIP309056.5’和中抗品种‘陇薯19号’为试材，盆栽基质种植其脱毒原原种，置培养箱中培养，光照周期为16 h光照/8 h黑暗，温度（23±2）℃，光照强度3 500 lx，待幼苗长至6周龄时，采集生长健壮的植株从顶叶向下数第3—5片复叶，背面朝上置于无菌培养皿中接种病原菌。待植株生长至成熟期时，选取生长一致、无病虫害的植株，小心挖取大小均匀、无机械损伤的块茎，用自来水冲洗去除表面基质，经70%（*V*/*V*）乙醇浸泡30 s、0.1%（*w*/*V*）NaClO溶液表面消毒10 min，无菌水漂洗3次，用无菌滤纸吸干表面水分后，用打孔器制成*d*=3 cm的圆片，置于湿润无菌培养皿中，用参试菌株混合菌液，参照蒋锐[26]的方法接种浸染，即每片叶或块茎接种20 μL浓度为5×10^4个/mL的晚疫病混合菌孢子悬浮液，以喷施ddH_2O为对照，然后置于18～21 ℃光照培养箱内保湿培养，经24 h黑暗处理后，放入16 h/d光照周期的恒温培养箱，叶片于接种后持续培养4 d（中抗品种已出现典型病斑）取样。盆栽块茎分别于接种后0、1、2和3 d取样。每个处理设3次生物学重复。侵染后采集的叶片和块茎样品，按照1.5中的方法提取总RNA并进行RT-qPCR分析，检测*StDCLs*基因的相对表达量。

1.7　数据统计及分析

RT-qPCR数据采用Microsoft Excel 2021进行整理及初步计算。统计学分析和图表绘制通过GraphPad Prism 10 CN软件完成，其中组织表达数据的组间差异比较采用单因素方差分析（One-way ANOVA）。晚疫病菌侵染后相对表达数据的组间差异比较采用双因素方差分析（ANOVA）。以$P<0.05$作为差异具有统计学意义的判定标准，$P<0.01$被认为具有极显著差异。

2　结果与分析

2.1　StDCLs基因家族成员的鉴定及理化性质

由表2可知，从双单倍体马铃薯全基因组数据库PGSC中鉴定出6个*StDCLs*家族成员，依据其在*AtDCLs*基因进化分支中的位置，命名为*StDCL1*、*StDCL2a*、*StDCL2b*、*StDCL2c*、*StDCL3*、*StDCL4*。6个*StDCLs*基因分别定位于第6、7、8、10、11号染色体上，其中*StDCL2a*和*StDCL2b*位于第11号染色体上，其余染色体上均只有1个*StDCL*基因（图1）。6个StDCLs蛋白的氨基酸残基数为673～2 480，分子量介于75.29～281.40 ku，pI 6.03～6.84，均为弱酸性蛋白；不稳定系数在38.83～46.51，其中StDCL1、StDCL3的不稳定系数＜40，为稳定蛋白；其余成员＞40，为不稳定蛋白。亲水性平均系数介于－0.42（StDCL1）～－0.11（StDCL2b），均为亲水性蛋白。

2.2　StDCLs基因家族成员系统进化分析

由图2可知，DCL家族成员可分为4个亚家族，第Ⅰ亚家族包含StDCL1、AtDCL1、ZmDCL1、OsDCL1、SlDCL1、CaDCL1；第Ⅱ亚家族包含StDCL2a、StDCL2b、StDCL2c、AtDCL2、ZmDCL2、OsDCL2a、OsDCL2b、OsDCL2c、SlDCL2a、SlDCL2b、SlDCL2c、SlDCL2d、CaDCL2；第Ⅲ亚家族包含StDCL3、AtDCL3、ZmDCL3a、ZmDCL3b、OsDCL3a、OsDCL3b、SlDCL3、CaDCL3；第Ⅳ亚家族包含StDCL4、AtDCL4、ZmDCL4、OsDCL4、SlDCL4、CaDCL4。

表2　StDCLs家族成员蛋白质的理化性质

Table 2　Physicochemical properties of StDCLs proteins

蛋白质名称 Protein name	基因号 Gene ID	氨基酸数量 Amino acids	分子量/ kU Molecular weight	pI	不稳定系数 Instability index	亲水性均值 GRAVY
StDCL1	*Soltu. DM. 10G000330*	1 914	214.29	6.03	39.48	－0.42
StDCL2a	*Soltu. DM. 11G004150*	1 418	159.92	6.34	43.00	－0.12
StDCL2b	*Soltu. DM. 11G004160*	2 480	281.40	6.51	44.91	－0.11
StDCL2c	*Soltu. DM. 06G011550*	1 402	158.21	6.41	46.51	－0.12
StDCL3	*Soltu. DM. 08G015790*	673	75.29	6.84	38.83	－0.28
StDCL4	*Soltu. DM. 07G000050*	1 446	162.86	6.57	43.79	－0.17

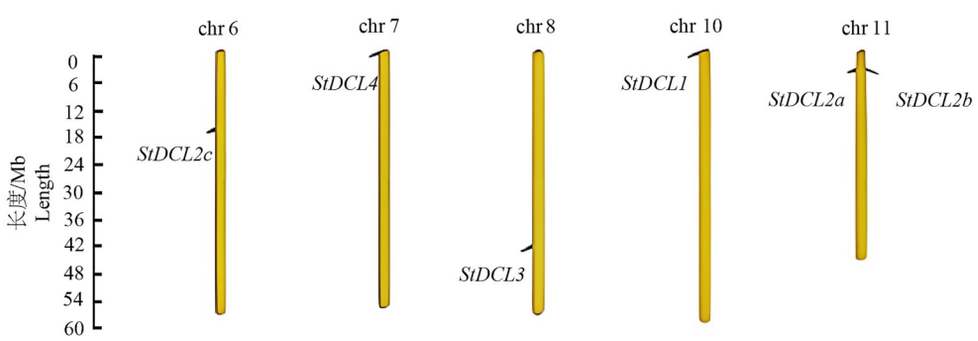
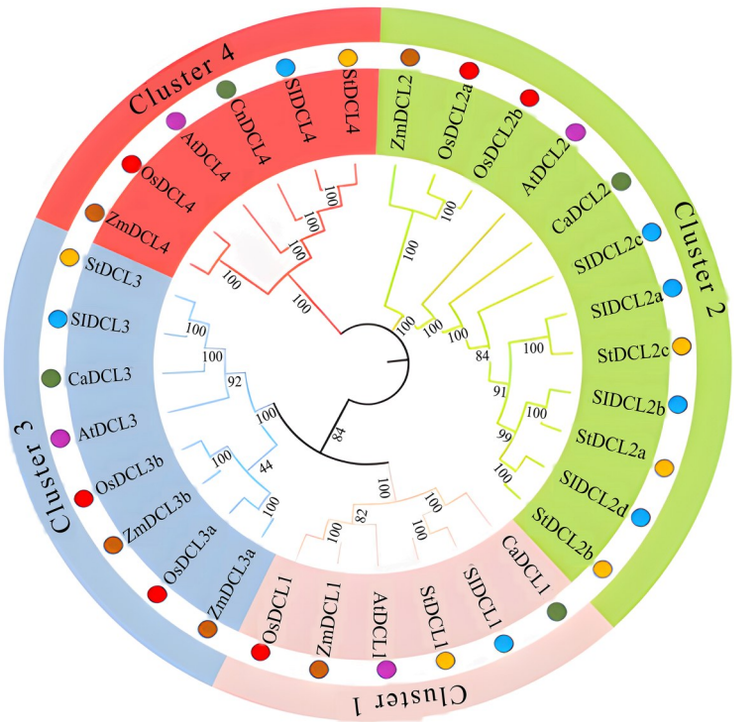


图1　*StDCLs*基因在染色体上的定位

Fig. 1　The localization of *StDCLs* gene on the chromosome



红色、黄色、蓝色、绿色、紫色、橙色分别代表OsDCL、StDCL、SlDCL、CaDCL、AtDCL、ZmDCL；粉色、绿色、蓝色、红色分别代表亚家族Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ。

Red, yellow, blue, green, purple, and orange represent OsDCL, StDCL, SlDCL, CaDCL, AtDCL, and ZmDCL, respectively. Pink, green, blue, and red represent subfamilies I, II, III, and IV, respectively.

图 2 DCLs基因家族系统发育进化树

Fig. 2 DCLs gene evolutionary relationship

2.3 StDCLs基因家族成员的基因结构特征分析

由图3可知，不同成员的基因结构复杂程度不同，在内含子数量上，StDCL3最少（8个），StDCL2b最多（40个），其他家族内含子数量介于21～40个。

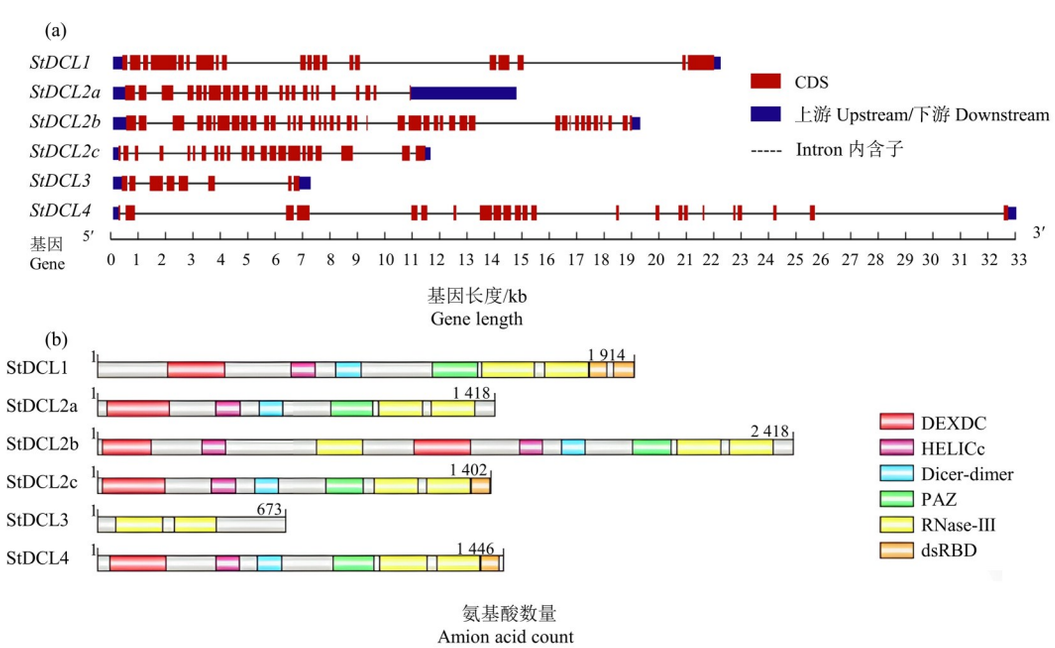
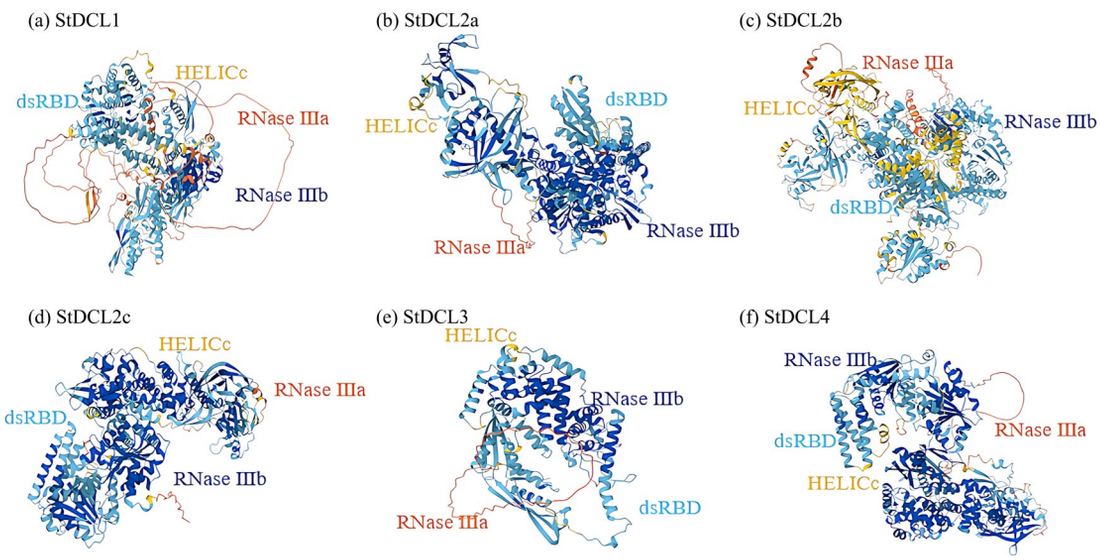


图 3 *StDCLs*基因结构（a）和保守结构域（b）

Fig. 3 Structure (a) and conserved domains (b) analysis of the *StDCLs*

在编码区长度上，StDCL3的编码区最短，为7 kb；其他家族成员编码区长度为11～22 kb；StDCL4的编码区最长，为33 kb。对6个StDCLs蛋白的保守结构域进行预测，发现与其他物种DCLs蛋白的典型结构域一致，StDCLs家族成员StDCL1、StDCL2c、StDCL4均含DEXDc、HELICc、Dicer-dimer、PAZ、RNase III和dsRBD结构域，而StDCL2a和StDCL2b均不具有dsRBD结构域，StDCL3仅含有2个RNase III结构域（图3(b)）。

由图4可知，StDCLs家族成员的整体折叠主要以α-螺旋和β-折叠为主，HELICc、RNase IIIa/b等保守功能结构域均形成独立且紧凑的折叠单元。其中，HELICc结构域呈α-螺旋形态；RNase IIIa/b则主要以β-折叠和α-螺旋为主。dsRBD结构域主要以α-螺旋为主。



黄色、蓝色、橙色、浅蓝色分别代表HELICc、RNase IIIa、RNase IIIb、dsRBD结构域。

Yellow, blue, orange and light blue represent the HELICc, RNase IIIa, RNase IIIb, and dsRBD domains, respectively.

图4　StDCLs家族成员蛋白质的三级结构

Fig. 4　Protein structure of the StDCLs

2.4　StDCLs基因家族成员的顺式作用元件分析

由图5可知，该基因家族启动子区域除具有调控转录活性的CAAT-box、TATA-box等保守区域外，还富集光信号响应、植物激素响应、生长发育调控及生物/非生物胁迫响应等功能元件，且不同*StDCLs*基因所含的元件种类与数量差异较大。*StDCL1*的光响应元件数量最多（共12个），主要为蓝光响应元件（AE-box、GA-motif和8个Box 4）以及核心的光信号整合元件（G-box）；*StDCL3*数量最少（仅3个），包含参与低光强/光周期响应的（TCT-motif）和蓝光/红光响应元件（I-box）。生长发育相关的元件在*StDCL2a*/b中最多，各2个，其中*StDCL2a*含2个昼夜节律响应元件（circadian），*StDCL2b*含1个昼夜节律响应元件（circadian）和1个分生组织表达元件（CAT-box），而*StDCL1*中则未发现此类元件。*StDCL1*同样含有最多的激素响应元件（共6个），主要响应脱落酸（ABRE）、赤霉素（GARE-motif）和茉莉酸甲酯（CGTCA-motif）等信号；*StDCL4*的激素响应元件最少，2个，仅涉及茉莉酸甲酯（CGTCA-motif）和赤霉素（P-box）响应。*StDCL4*的胁迫响应元件数量最多（9个），涉及防御与胁迫（TC-rich repeats）、干旱诱导（MBS）、低温（LTR）、厌氧（ARE）及茉莉酸甲酯（TGACG-motif）等多种抗逆响应；而*StDCL2b*中此类元件最少，仅3个，涉及低温、厌氧及茉莉酸甲酯响应。以上结果说明*StDCLs*各成员可能参与了不同的调控通路。

2.5　StDCLs蛋白互作分析

由图6可知，各成员的互作蛋白功能特征如下：StDCL1的互作蛋白覆盖多种功能元件，包括双链RNA结合蛋白（StDRB1、StDRB2）、RNA诱导沉默复合体（RISC）核心元件（StAGO1/2/4/5/7）、小RNA 2'-O甲基转移酶（StHEN1）、锯齿状RNA效

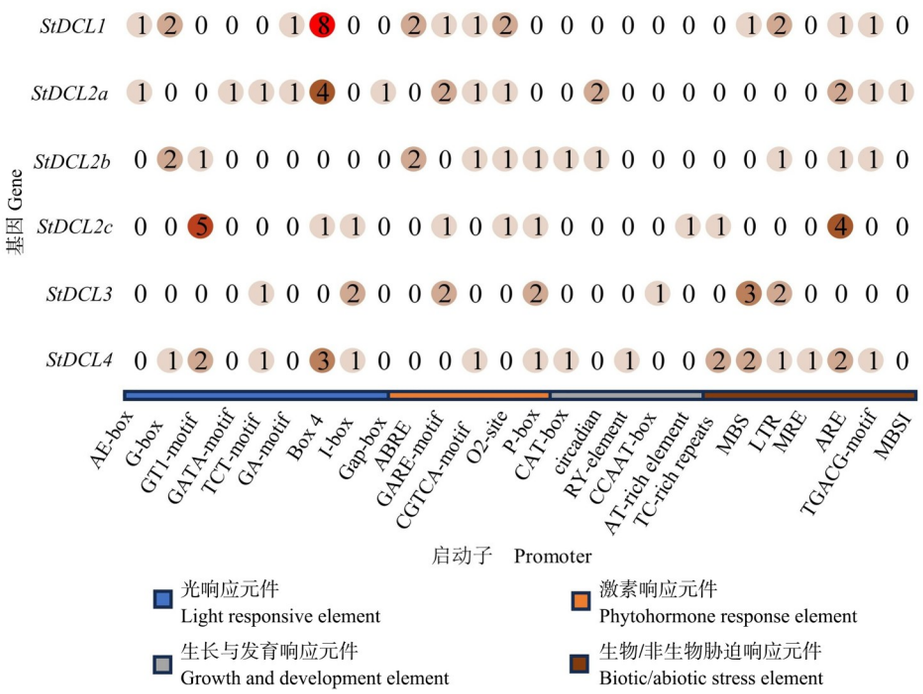


图 5 *StDCLs* 基因家族的顺式作用元件分析

Fig. 5 Analysis of cis-acting elements in the *StDCLs* gene family

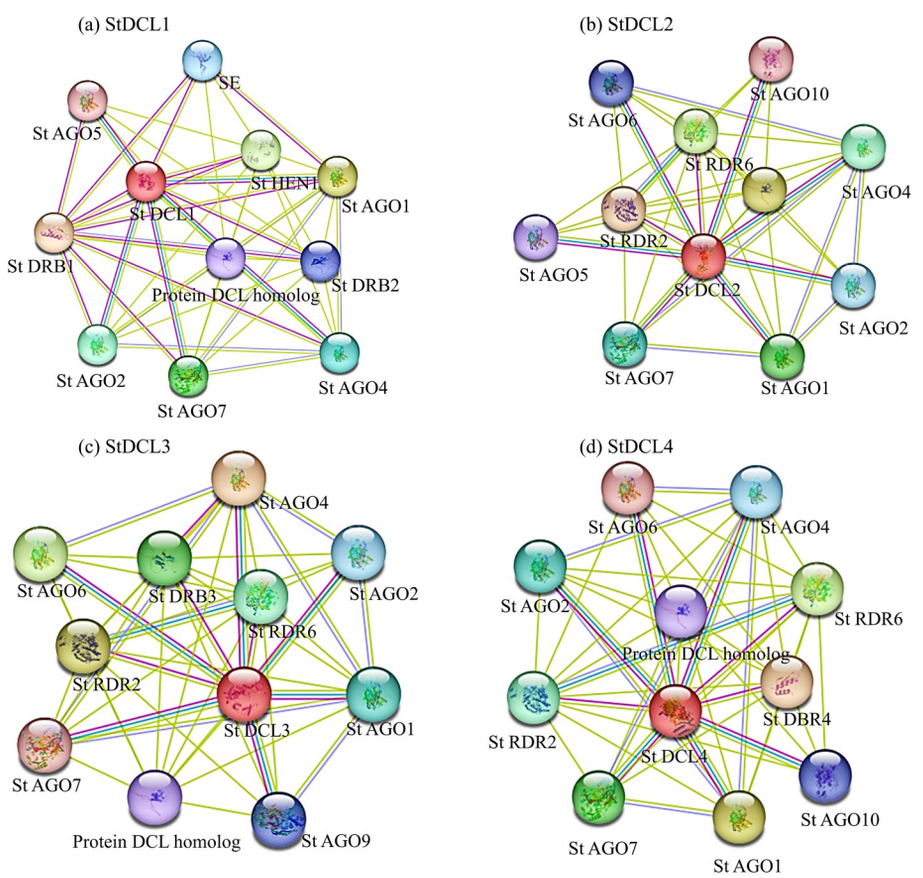


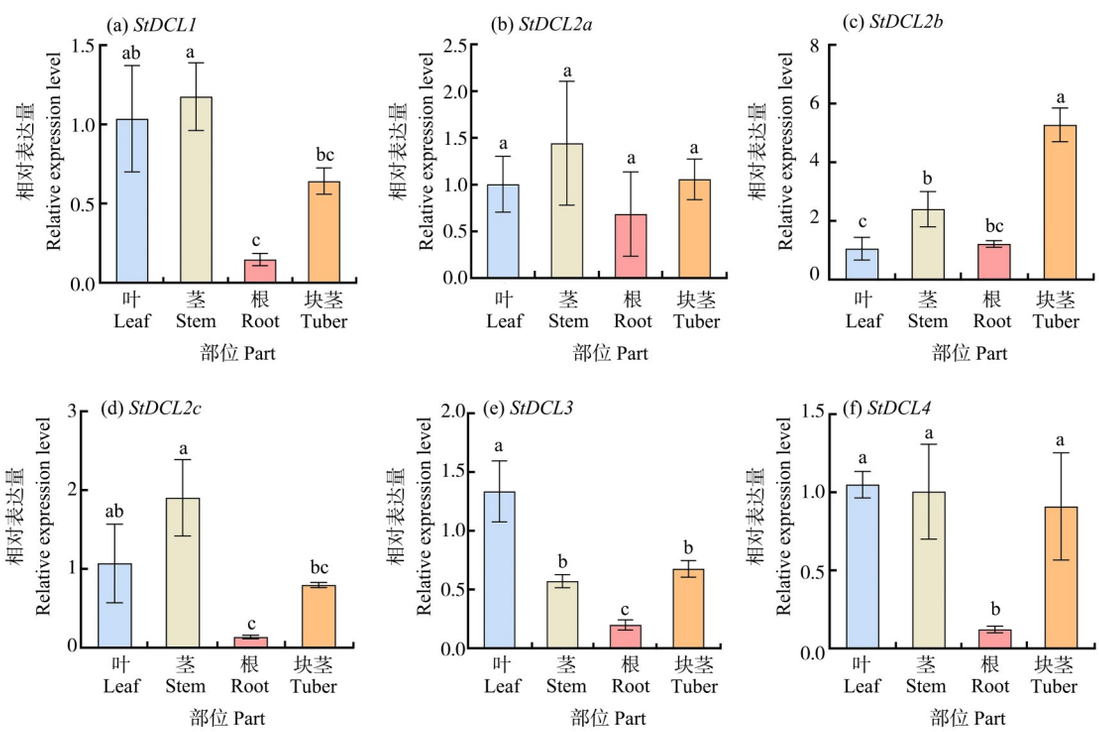
图 6 StDCLs 互作蛋白质预测

Fig. 6 Prediction of proteins interacting with StDCLs

应分子(SE)及DCL同源蛋白。StDCL2主要与RNA依赖性RNA聚合酶(StRDR2、StRDR6)、RISC核心元件(StAGO1/2/4/5/6/7/10)及DCL同源蛋白互作。StDCL3的互作蛋白包括双链RNA结合蛋白(StDRB3)、RISC核心元件(StAGO1/2/4/6/7/9)、RNA依赖性RNA聚合酶(StRDR2、StRDR6)及DCL同源蛋白。StDCL4的互作蛋白与StDCL2存在部分重叠,涵盖RNA依赖性RNA聚合酶(StRDR2、StRDR6)、RISC核心元件(StAGO1/2/4/6/7/10)、双链RNA结合蛋白(StDRB3)及DCL同源蛋白。

2.6　'大西洋'试管苗中*StDCLs*基因的表达模式

由图7可知,*StDCL1*在'大西洋'试管苗的茎和叶中的相对表达量均显著高于根和块茎;*StDCL2a*在各部位的表达量虽有差异但未达显著水平;*StDCL2b*在试管苗的块茎中的相对表达量均显著高于叶、茎和根;*StDCL2c*在茎中的相对表达量均显著高于根和块茎;*StDCL3*在叶片中的相对表达量显著高于茎、块茎和根;*StDCL4*在叶、茎和块茎之间的相对表达量无显著差异,但均显著高于根。可见,*StDCLs*基因家族成员的表达均具有组织特异性。



不同小写字母代表同一基因在不同组织间的相对表达量差异显著($P<0.05$)。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences in the relative expression levels of the same gene among different tissues ($P<0.05$). The same below.

图7　*StDCLs*基因在马铃薯品种'大西洋'试管苗不同部位的表达情况

Fig. 7　Relative expression levels of *StDCLs* genes in different tissues of in vitro plantlets of potato cultivar 'Atlantic'

2.7　*StDCLs*在晚疫病菌侵染马铃薯中的表达分析

由图8可知,晚疫病病原菌侵染后,*StDCL2b*和*StDCL3*表达量在2个品种中均未发生显著变化,其余*StDCLs*基因在2个不同抗性品种中的表达量不同。*StDCL2c*在2个品种中均显著上调,*StDCL4*均显著下调,此外,*StDCL2a*在高抗品系'CIP309056.5'中显著上调,但在中抗品种'陇薯19号'中无显著差异;*StDCL1*在中抗品种中显著上调,在高抗品系中则无显著变化。

由图9可知,高抗品系'CIP309056.5'的*StDCL2c*表达量呈持续上调趋势;接种后3 d,其表达量约为0 d的1.8倍。而*StDCL4*的相对表达量随着侵染时间的推进呈逐渐下调趋势(图10)。侵染后3 d,中抗品种'陇薯19号'的*StDCL2c*表达量约为0 d的1.4倍,而*StDCL4*在侵染后1 d出现显著下调。

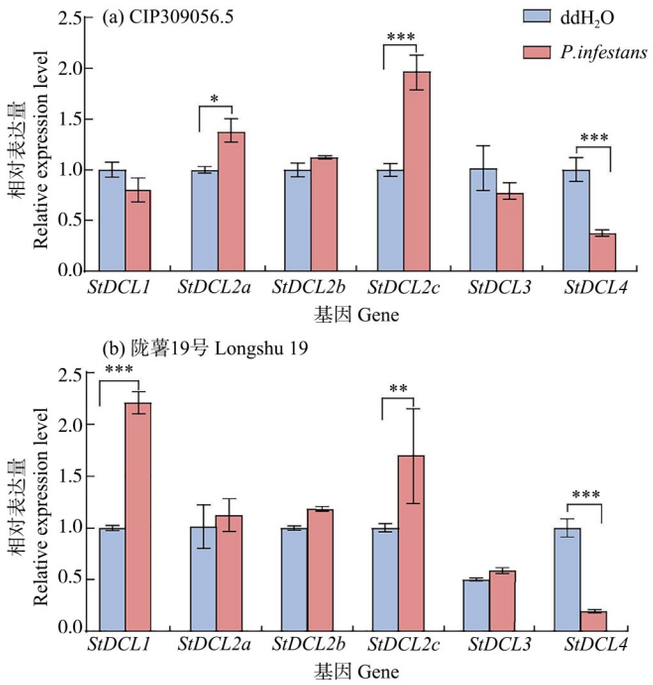


图 8 晚疫病菌侵染后马铃薯叶片 *StDCLs* 的表达模式

Fig. 8 Expression patterns of *StDCLs* in potato leaves in response to *Phytophthora infestans* infection

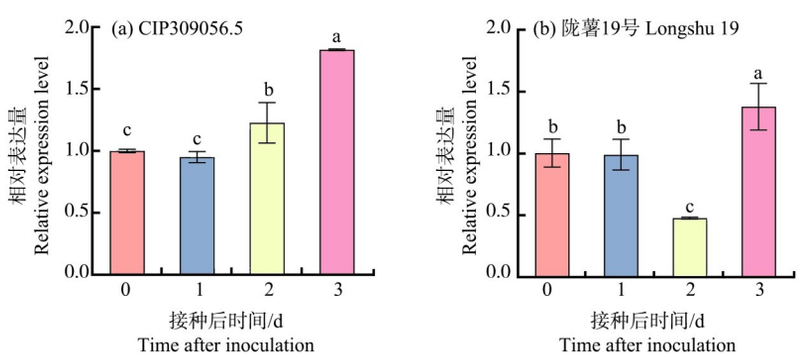


图 9 不同抗性马铃薯在晚疫病菌侵染后块茎中 *StDCL2c* 的表达情况

Fig. 9 Expression leve of *StDCL2c* in tubers of potato cultivars with different resistance after *Phytophthora infestans* infection

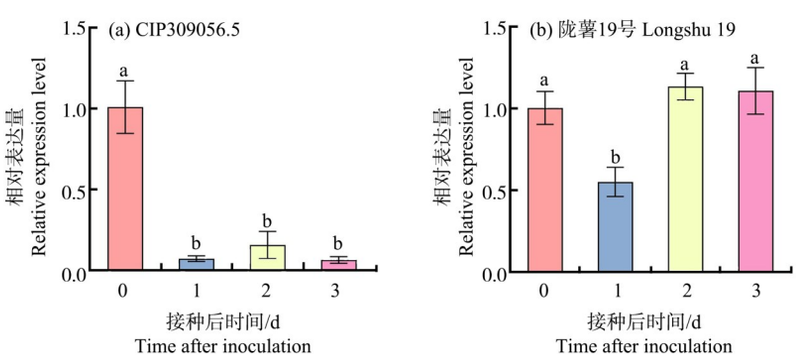


图 10 不同抗性马铃薯在晚疫病菌侵染后块茎中 *StDCL4* 的表达情况

Fig. 10 Expression level of *StDCL4* in field tubers of potato cultivars with different resistance after *Phytophthora infestans* infection

3　讨　论

3.1　StDCLs蛋白结构进化保守

作为siRNA合成过程中的重要切割酶，DCL基因家族成员在植物生长发育、基因表达调控和抗病防御中发挥着重要作用[8]。尽管*DCLs*基因在拟南芥（4个*AtDCLs*基因）[9]、水稻（6个*OsDCLs*基因）[10]、玉米（7个*ZmDCLs*基因）[11]、番茄（7个*SlDCLs*基因）[12]、辣椒（4个*CaDCLs*基因）[27]等多个物种中已得到系统鉴定，但马铃薯*DCLs*基因家族的成员组成、序列特征及生物学功能尚未见系统报道。本研究通过生物信息学分析，首次从双单倍体马铃薯全基因组数据库中鉴定出6个*StDCLs*基因，分布在5条染色体上。*StDCLs*基因家族成员数量与水稻、拟南芥等物种的*DCL*家族成员数量相近，说明其在进化过程中未发生大规模复制。StDCLs基因都含有典型的RNase Ⅲ保守结构域，这与Xie等[28]、Liu等[29]的研究结论相符；且这一特征与拟南芥（仅含1个dsRBD）[9]、番茄DCL2分支（DCL2a/b/c均缺失）[12]的结构特征相吻合[16]。表明DCL2亚家族的结构域组成可能具有一定的变异性和进化保守性。在植物中，dsRBD的主要功能是识别和结合双链RNA，DCL2则主要催化22 nt的次级干扰RNA（siRNA）和22～24 nt天然反义siRNA（nat-siRNA）的形成以及与病毒防御相关的siRNA[30]，DCL2缺少dsRBD可能直接影响其抗病毒免疫和系统信号传导能力。值得注意的是，StDCL3的氨基酸长度（673个氨基酸）远小于其他StDCLs成员（1 402～2 480个氨基酸），且仅含有2个RNase III结构域，缺乏DEXDc、HELICc、PAZ和dsRBD等典型结构域。为探究这一特征是否为马铃薯所特有，本研究比较了拟南芥AtDCL3[9]（1 468个氨基酸）、水稻OsDCL3a/b[10]（1 663个氨基酸/1 674个氨基酸）和番茄SlDCL3[20]（1 464个氨基酸）的同源序列，发现这些物种的DCL3均含有完整的典型结构域。因此，StDCL3的这种特殊结构可能是马铃薯特有的进化特征，其生物学功能有待进一步验证。StDCLs蛋白的氨基酸数目、分子量、等电点、不稳定系数、亲水性平均系数等理化指标与Sabbine等[31]和Ahmed等[32]的研究结果基本一致。

研究基因启动子序列中的顺式作用元件对于深入探索基因潜在功能至关重要[33]。本研究在*StDCLs*启动子区共鉴定到105个顺式作用元件，按功能主要分为光响应、植物激素响应、生长和发育调控以及生物与非生物胁迫响应4类。该分布模式与番茄*SlDCLs*启动子的系统分析高度一致[12]。*StDCLs*家族的启动子区域富含多个响应植物激素的顺式元件。已有研究表明，病原菌侵染通常会促使细胞中茉莉酸甲酯、水杨酸、脱落酸等激素水平的升高[34]。由此推测，*StDCLs*基因可能借助响应多种激素信号途径参与对病原菌的防御。

3.2　StDCLs基因家族成员的表达特异性及抗病潜能

基因表达模式能够在一定程度上反映基因功能[35]。*StDCL1*在叶和茎中的相对表达量较高，这与番茄[9]和拟南芥[12]*DCL1*的研究结果一致，番茄*DCL1*基因在植物发育过程中具有重要作用[18]；拟南芥*DCL1*基因主要参与miRNA的生物合成及调控植物发育过程[28]，这表明*StDCL1*可能同样在马铃薯地上部分的营养器官发育过程中发挥重要作用。*StDCL2a*、*StDCL2c*在茎中的表达量较高，这一组织表达特性与在辣椒[20]和番茄中[27]的研究结果一致，推测该基因在茎部生长发育中发挥作用。*StDCL2b*在块茎中高表达，这一结果与柑橘*CsDCL2b*在果实中高表达的特征[31]类似，推测该基因参与块茎形成。*StDCL3*、*StDCL4*在叶片中高表达，这与它们在拟南芥中的同源基因*DCL3*、*DCL4*的表达模式一致[28]。*AtDCL3*和*AtDCL4*主要参与拟南芥反式作用次级干扰RNA（tasiRNA）和siRNA的生成，并在叶片介导的RNAi通路中起关键作用，推测*StDCL3*、*StDCL4*与*AtDCL3*和*AtDCL4*有相似的功能。

本研究采用分离自甘肃省马铃薯主栽品种、强致病性菌株的混合液进行人工接种，最大程度模拟田间病原菌的复杂性，避免单一菌株的偶然性，从而更真实地反映参试品种（系）的晚疫病抗性水平。侵染叶片后，高抗马铃薯品系‘CIP309056.5’和中抗品种‘陇薯19号’的*StDCL2c*基因均显著上调，*StDCL4*的表达量显著下调，这一结果与番茄[20]和辣椒[27]在病毒侵染后的*DCL2*，以及马铃薯疫霉病侵染后*DCL*的表达情况一致[21]。表明*DCL2*和*DCL4*介导的抗病毒机制可能也在卵菌病害中具有类似的抵御功能。在拟南芥中，*DCL4*产生的21 nt siRNA与*DCL2*产生的22 nt siRNA在生物合成路

径上可能存在竞争关系[36]。本研究结果表明,马铃薯*DCL2*和*DCL4*可能也会以该拮抗调控模式介导晚疫病免疫过程,然而由于缺乏晚疫病侵染下21 nt siRNA和22 nt siRNA表达丰度的定量分析,需要后续工作进一步完善。但从顺式作用元件分析显示*StDCL4*启动子含21个如干旱、低温等逆境响应元件(图6),而*StDCL2c*启动子顺式元件以厌氧和赤霉素响应元件为主。推测*StDCL2c*表达上调可能与厌氧通路的激活有关,这些通路响应病原菌诱导的缺氧或激素变化,进而介导宿主的部分防御反应,而*StDCL4*可能由于与*DCL2*的竞争关系表达水平受到了抑制,表现为下调表达。Sorokan等[21]研究报道,马铃薯芽孢杆菌*Bacillus velezensis* M66可以诱导马铃薯产生晚疫病抗性,除了与过氧化氢积累,以及蛋白酶抑制剂、β-1,3-葡聚糖酶和阴离子过氧化物酶等基因的转录本上调有关外,还激活了马铃薯体内RNA干扰机制中DCL、Ago4等转录本的积累。

4 结 论

从马铃薯全基因组(PGSC-v 6.1)鉴定出6个StDCLs蛋白家族成员,均具有典型的DCL蛋白结构。蛋白互作网络预测,StDCLs与RISC核心元件AGOs、双链RNA结合蛋白DRBs及RNA依赖的RNA聚合酶RDRs等均存在互作。*StDCLs*成员具有明显的组织表达特异性,*StDCL1*在茎和叶中高表达,*StDCL2b*在试管块茎中高表达,*StDCL3*和*StDCL4*仅在叶片中高表达,说明各成员可能参与不同的生长发育调控通路。在晚疫病菌侵染后,*StDCL2c*在高抗品系'CIP309056.5'和中抗品种'陇薯19号'中均呈显著上调表达,而*StDCL4*显著下调,推测二者共同参与马铃薯对晚疫病的抗性调控。

参考文献 References

[1] 魏钰琳, 侯庆丰, 窦磊. 高质量发展背景下我国马铃薯产业发展现状、困境及对策[J]. 中国瓜菜, 2025, 38(10): 249-256
Wei Y L, Hou Q F, Dou L. Development status, challenges, and countermeasures of China's potato industry under the high-quality development background[J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2025, 38(10): 249-256 (in Chinese)

[2] 毛彦芝, 孙贺光, 李庆全, 郭梅, 王文重, 魏琪, 董学志, 闵凡祥, 孙晶, 宋晓宇. 我国马铃薯晚疫病监测预警研究进展[J]. 作物杂志, 2025(1): 10-14
Mao Y Z, Sun H G, Li Q Q, Guo M, Wang W Z, Wei Q, Dong X Z, Min F X, Sun J, Song X Y. Research progress in monitoring and early warning of potato late blight in China[J]. *Crops*, 2025(1): 10-14 (in Chinese)

[3] 韩彦卿, 秦宇轩, 朱杰华, 王鹤, 耿硕, 吴婧莲, 杨志辉. 2006—2008年中国部分地区马铃薯晚疫病菌生理小种的分布[J]. 中国农业科学, 2010, 43(17): 3684-3690
Han Y Q, Qin Y X, Zhu J H, Wang H, Geng S, Wu J L, Yang Z H. Distribution of physiological races of *Phytophthora infestans* on potato collected in the investigated areas of China from 2006 to 2008[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(17): 3684-3690 (in Chinese)

[4] 孔乐辉, 宗德乾, 史青尧, 殷盼盼, 巫文玉, 田鹏, 单卫星, 强晓玉. 马铃薯StCYP83基因家族鉴定及其抗晚疫病的功能分析[J]. 中国农业科学, 2023, 56(16): 3124-3139
Kong L H, Zong D Q, Shi Q Y, Yin P P, Wu W Y, Tian P, Shan W X, Qiang X Y. Identification of StCYP83 gene family in potato and analysis of its function in resistance against late blight[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2023, 56(16): 3124-3139 (in Chinese)

[5] Xu M, Liu H, Zhu K, Zhang T, Long R C, Yang Q C, He F, Guo C H. Genome-wide identification and characterization of DCL, AGO, and RDR gene families and their abiotic stress responses in alfalfa (*Medicago sativa* L)[J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, (2026-02-15). DOI: 10.3389/fpls.2026.1753305

[6] Jin L Y, Chen M N, Xiang M Q, Guo Z X. RNAi-based antiviral innate immunity in plants[J/OL]. *Viruses*, (2022-02-20). DOI: 10.3390/v14020432

[7] Karlova R, van Haarst J C, Maliepaard C, van de Geest H, Bovy A G, Lammers M, Angenent G C, de Maagd R A. Identification of microRNA targets in tomato fruit development using high-throughput sequencing and degradome analysis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(7): 1863-1878

[8] Margis R, Fusaro A F, Smith N A, Curtin S J, Watson J M, Finnegan E J, Waterhouse P M. The evolution and diversification of dicers in plants[J]. *FEBS Letters*, 2006, 580(10): 2442-2450

[9] Hiraguri A, Itoh R, Kondo N, Nomura Y, Aizawa D, Murai Y, Koiwa H, Seki M, Shinozaki K, Fukuhara T. Specific interactions between Dicer-like proteins and HYL1/DRB-family dsRNA-binding proteins in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2005, 57(2): 173-188

[10] Liu B, Chen Z Y, Song X W, Liu C Y, Cui X, Zhao X F, Fang J, Xu W Y, Zhang H Y, Wang X J, Chu C C, Deng X W, Xue Y B, Cao X F. *Oryza sativa* dicer-like 4 reveals a key role for small interfering RNA silencing in plant development[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(9): 2705-2718

[11] Teng C, Zhang H, Hammond R, Huang K, Meyers B C, Walbot V. *Dicer-like 5* deficiency confers temperature-sensitive male sterility in maize[J/OL]. *Nature Communications*, (2020-06-09). DOI: 10.1038/s41467-020-16634-6

[12] 高振华. 番茄Dicer-like家族的表达分析以及*SlDCL1*的功能鉴定[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2021
Gao Z H. Expression analysis of tomato dicer-like family and functional identification of SlDCL1[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2021 (in Chinese)

[13] Wu C, Li X Y, Guo S, Wong S M. Analyses of RNA-seq and sRNA-seq data

reveal a complex network of anti-viral defense in TCV-infected *Arabidopsis thaliana*[J/OL]. *Scientific Reports*,(2016-10-26). DOI: doi.org/10.1038/srep36007

[14] Dzianott A, Sztuba-Solińska J, Bujarski J J. Mutations in the antiviral RNAi defense pathway modify brome mosaic virus RNA recombinant profiles[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2012, 25(1): 97-106

[15] Qu F, Ye X H, Morris T J. *Arabidopsis* DRB4, AGO1, AGO7, and RDR6 participate in a DCL4-initiated antiviral RNA silencing pathway negatively regulated by DCL1[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(38): 14732-14737

[16] Garcia-Ruiz H, Takeda A, Chapman E J, Sullivan C M, Fahlgren N, Brempelis K J, Carrington J C. *Arabidopsis* RNA-dependent RNA polymerases and dicer-like proteins in antiviral defense and small interfering RNA biogenesis during turnip mosaic virus infection[J]. *The Plant Cell*, 2010, 22(2): 481-496

[17] Fukudome A, Kanaya A, Egami M, Nakazawa Y, Hiraguri A, Moriyama H, Fukuhara T. Specific requirement of DRB4, a dsRNA-binding protein, for the in vitro dsRNA-cleaving activity of *Arabidopsis* Dicer-like 4[J]. *RNA*, 2011, 17(4): 750-760

[18] Qian Y X, Cheng Y, Cheng X, Jiang H Y, Zhu S W, Cheng B J. Identification and characterization of Dicer-like, Argonaute and RNA-dependent RNA polymerase gene families in maize[J]. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(7): 1347-1363

[19] Xia Z H, Peng J, Li Y Q, Chen L, Li S, Zhou T, Fan Z F. Characterization of small interfering RNAs derived from *sugarcane mosaic virus* in infected maize plants by deep sequencing[J/OL]. *PLoS One*,(2014-05-12). DOI: 10.1371/journal.pone.0097013

[20] Bai M, Yang G S, Chen W T, Mao Z C, Kang H X, Chen G H, Yang Y H, Xie B Y. Genome-wide identification of Dicer-like, Argonaute and RNA-dependent RNA polymerase gene families and their expression analyses in response to viral infection and abiotic stresses in *Solanum lycopersicum*[J]. *Gene*, 2012, 501(1): 52-62

[21] Sorokan A V, Gabdrakhmanova V F, Mardanshin I S, Maksimov I V. Effect of endophytic bacteria *Bacillus velezensis* M66 on transcriptional activity of the genes of the RNA interference system upon development of defense responses against the late blight pathogen *Phytophthora infestans* (Mont) de bary[J/OL]. *Russian Journal of Plant Physiology*,(2024-09-17). DOI:doi.org/10.1134/S1021443724607407

[22] Wang Z W, Gao X, Zhong S, Li Y, Shi M R, Zhang B R, Zhang S C, Shen H L, Liu X L. Host-induced gene silencing of PcCesA3 and PcOSBP1 confers resistance to Phytophthora capsici in *Nicotiana benthamiana* through NbDCL3 and NbDCL4 processed small interfering RNAs[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2022, 222: 1665-1675

[23] Qiao Y L, Shi J X, Zhai Y, Hou Y N, Ma W B. Phytophthora effector targets a novel component of small RNA pathway in plants to promote infection[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(18): 5850-5855

[24] Axtell M J, Westholm J O, Lai E C. Vive la difference: Biogenesis and evolution of microRNAs in plants and animals[J/OL]. *Genome Biology*,(2011-04-28). DOI:doi.org/10.1186/gb-2011-12-4-221

[25] Zhang H W, Jiao B, Dong F S, Liang X X, Zhou S, Wang H B. Genome-wide identification of CCT genes in wheat (*Triticum aestivum* L) and their expression analysis during vernalization[J/OL]. *PLoS One*,(2022-01-05). DOI: doi.org/10.137/journal.pone.0262147

[26] 蒋锐. 马铃薯晚疫病广谱抗性QTL dPI09c的精细定位及抗性基因克隆[D]. 武汉：华中农业大学, 2017

Jiang R. Broad-spectrum resistance QTL *dPI09c* fine mapping and cloning of resistance genes in Potato Late Blight[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017 (in Chinese)

[27] Qin L, Mo N, Muhammad T, Liang Y. Genome-wide analysis of *DCL*, *AGO*, and *RDR* gene families in pepper (*Capsicum annuum* L)[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*,(2018-03-30). DOI: doi.org/10.3390/ijms19041038

[28] Xie Z X, Allen E, Wilken A, Carrington J C. DICER-LIKE 4 functions in trans-acting small interfering RNA biogenesis and vegetative phase change in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(36): 12984-12989

[29] Liu Q P, Feng Y, Zhu Z J. Dicer-like (DCL) proteins in plants[J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2009, 9(3): 277-286

[30] Zhang P C, Zhang X L, Mohamed A M, Wang L Z, Daròs J A, Li S F, Tör M, Hong Y G. RNA silencing response in chloroplast-replicating viroid siRNA biogenesis in plants[J/OL]. *Phytopathology Research*,(2025-07-24). DOI: 10.1186/s42483-025-00351-3

[31] Sabbione A, Daurelio L, Vegetti A, Talón M, Tadeo F, Dotto M. Genome-wide analysis of AGO, DCL and RDR gene families reveals RNA-directed DNA methylation is involved in fruit abscission in *Citrus sinensis*[J/OL]. *BMC Plant Biology*,(2019-09-12). DOI: 10.1186/s12870-019-1998-1

[32] Ahmed F F, Hossen M I, Sarkar M A R, Konak J N, Zohra F T, Shoyeb M, Mondal S. Genome-wide identification of DCL, AGO and RDR gene families and their associated functional regulatory elements analyses in banana (*Musa acuminata*)[J/OL]. *PLoS One*.(2021-09-02). DOI: 10.1371/journal.pone.0256873

[33] 贾小霞, 齐恩芳, 马胜, 黄伟, 郑永伟, 白永杰, 文国宏. 马铃薯PYL基因家族的全基因组鉴定及表达分析[J]. 作物学报, 2022, 48(10): 2533-2545

Jia X X, Qi E F, Ma S, Huang W, Zheng Y W, Bai Y J, Wen G H. Genome-wide identification and expression analysis of potato PYL gene family[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(10): 2533-2545 (in Chinese)

[34] 余慧芳, 张卫娜, 康益晨, 范艳玲, 杨昕宇, 石铭福, 张茹艳, 张俊莲, 秦舒浩. 马铃薯CrRLK1Ls基因家族的鉴定及响应晚疫病菌信号的表达分析[J]. 作物学报, 2022, 48(1): 249-258

Yu H F, Zhang W N, Kang Y C, Fan Y L, Yang X Y, Shi M F, Zhang R Y, Zhang J L, Qin S H. Genome-wide identification and expression patterns in response to signals from *Phytophthora infestans* of CrRLK1Ls gene family in potato[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(1): 249-258 (in Chinese)

[35] 靳容, 蒋薇, 刘明, 赵鹏, 张强强, 李铁鑫, 王丹凤, 范文静, 张爱君, 唐忠厚. 甘薯Dof基因家族挖掘及表达分析[J]. 作物学报, 2022, 48(3): 608-623

Jin R, Jiang W, Liu M, Zhao P, Zhang Q Q, Li T X, Wang D F, Fan W J, Zhang A J, Tang Z H. Genome-wide characterization and expression analysis

of Dof family genes in sweetpotato[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(3): 608-623 (in Chinese)

[36] 武亮, 戚益军. 小RNA, 大本领: 22 nt siRNAs在植物适应逆境中的重要作用[J]. 植物学报, 2020, 55(3): 270-273

Wu L, Qi Y J. Small RNA, No small feat: Plants deploy 22 nt siRNAs to cope with environmental stress[J]. *Bulletin of Botany*, 2020, 55(3): 270-273 (in Chinese)

责任编辑: 吕晓梅



第一作者简介: 王蕊蕊,甘肃农业大学农学院农艺与种业专业硕士研究生。2025—2026学年甘肃农业大学研究生学业奖学金三等。



通讯作者简介: 贾小霞,博士,硕士生导师,甘肃省农业科学院马铃薯研究所副研究员,国家产业体系马铃薯高淀粉品种改良团队成员。主要从事马铃薯种质资源保存、脱毒快繁及遗传改良工作,主持或承担国家自然科学基金项目5项、其他省部级科研项目10余项,参与选育陇薯系列马铃薯新品种10个,以第一作者发表研究论文20余篇,制定甘肃省地方技术规程1项,获专利授权5项。



通讯作者简介: 王芳,博士,甘肃农业大学农学院教授、博士生导师,主要从事玉米育种及抗逆机理研究。主讲《种子学》《种子加工与贮藏》等课程。主持国家自然科学基金、甘肃省自然科学基金重点项目等多项课题,参编专著2部,获甘肃省科技进步奖一等奖1项、三等奖2项,获国际发明专利授权2项及实用新型专利授权7项,制定甘肃省地方标准2项,发表论文40余篇。