中国农业大学学报 2026,31(11):137-150
Journal of China Agricultural University http://zgnydxxb.ijournals.cn

马杰茹,马艳红,武小娟,李楠,柴荣,王沛捷,马宇,杨恩泽,郭辰桓,哈日呼,张丹,聂虎帅.彩色马铃薯*TOE3*亚族的筛选、鉴定与表达分析[J].中国农业大学学报,2026,31(11):137-150.

MA Jieru, MA Yanhong, WU Xiaojuan, LI Nan, CHAI Rong, WANG Peijie, MA Yu, YANG Enze, GUO Chenhuan, HA Rihu, ZHANG Dan, NIE Hushuai. Screening, identification, and expression analysis of the *TOE3* subfamily in colored potatoes[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2026, 31(11): 137-150.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2026.11.10

彩色马铃薯*TOE3*亚族的筛选、鉴定与表达分析

马杰茹[1] 马艳红[1] 武小娟[1] 李 楠[1] 柴 荣[1] 王沛捷[1] 马 宇[1]
杨恩泽[1] 郭辰桓[2] 哈日呼[2] 张 丹[3] 聂虎帅[1*]

(1. 内蒙古农业大学 农学院,呼和浩特 010019;
2. 内蒙古科学技术研究院,呼和浩特 010020;
3. 乌兰察布市农林科学研究所,内蒙古 乌兰察布 012000)

摘 要 为鉴定参与彩色马铃薯块茎花青素合成相关的AP2/ERF转录因子家族中*TOE3*亚族成员,基于马铃薯转录组数据,筛选*AP2*基因家族中的*TOE3*亚族成员,利用TBtools,MEGA11、NCBI-CD Search等组学工具分析其染色体定位、系统进化和表达模式,并通过qRT-PCR验证6个*StTOE3*亚族基因在紫肉马铃薯'华颂66'和白肉马铃薯'大西洋'块茎中不同生育时期的表达情况。结果表明:筛选得到马铃薯块茎花青素合成相关的*AP2*家族成员30个,可划分为12个亚族,其中19个基因参与物种内复制,并产生9对共线性基因且未检测到明显的串联基因复制事件。其中*TOE3*亚族共鉴定到6个*StTOE3*基因,启动子均富含脱落酸、水杨酸和光响应元件。qRT-PCR显示,*StTOE3-1*、*StTOE3-3*和*StTOE3-5*在'华颂66'块茎形成期(块茎花青素快速积累期)表达显著高于'大西洋';*StTOE3-2*和*StTOE3-7*的表达量均在块茎成熟期达到峰值,在2个不同颜色品种块茎中的表达量无显著差异;而*StTOE3-6*在白肉'大西洋'中表达显著高于'华颂66'。*StTOE3-1*、*StTOE3-3*和*StTOE3-5*的表达模式与'华颂66'紫肉马铃薯块茎花青素积累时期高度一致,可作为彩色马铃薯花青素合成正向调控的关键候选基因。

关键词 彩色马铃薯;AP2/ERF转录因子;*TOE3*亚族;花青素;表达模式

中图分类号 S184 **文章编号** 1007-4333(2026)11-0137-14 **文献标志码** A

Screening, identification, and expression analysis of the *TOE3* subfamily in colored potatoes

MA Jieru[1], MA Yanhong[1], WU Xiaojuan[1], LI Nan[1], CHAI Rong[1], WANG Peijie[1], MA Yu[1], YANG Enze[1], GUO Chenhuan[2], HA Rihu[2], ZHANG Dan[3], NIE Hushuai[1*]

(1. College of Agriculture, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China;
2. Inner Mongolia Academy of Science and Technology, Hohhot 010020, China;
3. Ulanqab Agricultural and Forestry Science Research Institute, Ulanqab 012000, China)

Abstract To identify members of the *TOE3* subfamily within the AP2/ERF transcription factor family involved in anthocyanin biosynthesis in colored potato tubers, *TOE3* subfamily members were screened from the *AP2* gene family based on potato transcriptome data. Their chromosomal localization, phylogenetic relationships, and

收稿日期:2026-01-21;接受日期:2026-03-28
基金项目:国家自然科学基金(32560141);内蒙古科学技术研究院产业技术创新项目(2024RCYJ04004);内蒙古自治区自然科学基金(2024QN03070);内蒙古农业大学高层次及优秀博士人才引进科研启动项目(NDYB2022-48)
第一作者:马杰茹(ORCID:0009-0001-2941-4085),硕士研究生,E-mail:1535073435@qq.com
通讯作者:聂虎帅(ORCID:0000-0001-6814-0972),副教授,主要从事马铃薯品质性状调控机制研究,E-mail:niehs@imau.edu.cn

expression patterns were analyzed using bioinformatics tools including TBtools, MEGA11, and NCBI-CD Search. The expression profiles of six *StTOE3* genes were further validated via qRT-PCR using tubers of the purple-fleshed potato cultivar 'Huasong 66' and white-fleshed cultivar 'Atlantic' sampled at different tuber growth stages. The results showed that: A total of 30 *AP2* family members associated with anthocyanin synthesis in potato tubers were identified and classified into 12 subfamilies, among which 19 genes were involved in whole-genome duplication events, generating 9 pairs of collinear genes with no significant tandem genes were identified within the *TOE3* subfamily. Segmental duplication played a predominant role in their evolution and expansion. A total of 6 *StTOE3* genes were identified in the *TOE3* subfamily, all of which contained promoters rich in abscisic acid, salicylic acid-, and light-responsive elements. qRT-PCR analysis revealed that *StTOE3-1*, *StTOE3-3*, and *StTOE3-5* exhibited significantly higher expression levels in 'Huasong 66' during tuber formation stage (the rapid anthocyanin accumulation stage) than that in 'Atlantic'. Expression of *StTOE3-2* and *StTOE3-7* reached peak at the tuber maturation stage, with no significant difference between the two varieties. In contrast, *StTOE3-6* was expressed significantly higher in the white-fleshed 'Atlantic' than in 'Huasong 66'. The expression patterns of *StTOE3-1*, *StTOE3-3*, and *StTOE3-5*, their expression patterns line up really well with when 'Huasong 66' potato tubers accumulate anthocyanins, suggesting they are key candidate genes positively regulating anthocyanin biosynthesis in colored potatoes.

Keywords colored potatos; AP2/ERF transcription factors; *TOE3* subfamily; anthocyanins; expression pattern

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是茄科茄属作物,兼具高产、耐旱、耐瘠及"省水、省肥、省药"的特性,使其在保障粮食安全、应对气候变化和贫困山区产业扶贫中扮演关键角色[1-2]。马铃薯块茎含有丰富的膳食纤维,马铃薯膳食纤维含量可达1.7 g/100 g,是小麦的4倍[3]。传统栽培马铃薯以白肉或黄肉为主,块茎中类胡萝卜素含量有限,抗氧化能力较低,难以兼顾当下消费者对马铃薯食用品质与营养功能的双重需求。彩色马铃薯是一类特殊的马铃薯,块茎中积累大量的花青素,薯皮或薯肉呈现红、紫、紫红等颜色[4],随着市场对功能性食材需求的持续增长,彩色马铃薯的开发潜力日益凸显[5]。然而,现有品种普遍存在花青素积累不稳定,且优良种质资源匮乏,制约了产业发展。因此,选育块茎花青素含量更高且积累稳定的彩色马铃薯种质,对马铃薯种质创新和营养品质提升具有重要的意义。

花青素广泛存在于植物体内,是植物次级代谢过程的产物[6]。一般情况下,花青素并不能在植物中稳定存在,只有在发生糖基化的情况下才能形成稳定的花青苷,为植物的花、叶、果实及种子等组织赋予颜色,其颜色范围可从橙色、红色、粉色、紫色一直到蓝色[7-8]。花青素是植物中广泛存在的天然色素,是极具研究价值的活性物质,具有清除自由基、抗氧化、降血糖、抑菌消炎、减缓肝脏负担和抑制肿瘤细胞等作用[9]。因此,花青素在未来的食品工业、医药研发及营养保健领域展现出广阔的应用前景和巨大的开发潜力[10]。花青素的生物合成可以分为3个阶段:基础代谢→苯丙氨酸→花青素苷元→稳定的花青素。第一阶段是生成关键前体物质'苯丙氨酸',这一过程是所有类黄酮(包括花青素、黄酮、异黄酮等)的共同起点;第二阶段是花青素合成的核心阶段,由苯丙氨酸解氨酶(PAL)、查尔酮合成酶(CHS)、查尔酮异构酶(CHI)等一系列特异性酶催化合成;第三阶段形成的花青苷易被降解氧化,植物通过糖基化、酰基化、甲基化增强其稳定性后,通过转运蛋白将其转运并储存在液泡中[11-14]。花青素的合成受许多结构基因、调控基因和其他调控因子调节[15]。结构基因主要是编码花青素合成过程中的相关酶;调控基因主要是MYB、bHLH(碱性螺旋-环-螺旋)和WD40三类转录因子,它们通常形成1个MBW复合体(MYB-bHLH-WD40)促进花青素的合成[16]。花青素的合成还受到bZIP、AP2/ERF、WRKY等多个转录因子家族的调控[15]。

AP2/ERF (APETALA2/Ethylene-responsive factor)基因家族是植物特有的、最大的转录因子基因家族之一,家族成员均包含至少1个约60个氨基酸残基组成的AP2结构域[17-18]。AP2/ERF超家族是一个庞大且复杂的家族,根据AP2/ERF结构域的相似性,该基因家族可划分为*AP2*、*ERF*、*DREB*、*RAV*和*Soloist*等多个亚家族[19]。其中,根据AP2

结构域的数量，可将其主要分为两大类：*AP2* 亚家族通常含有 2 个 AP2 结构域，主要参与调控植物生长发育和器官的建成等过程；*ERF* 亚家族仅有 1 个 AP2 结构域，专注于介导植物的应激反应和信号传导[20-21]。近年来，越来越多的研究揭示了 AP2/ERF 转录因子在调控植物次生代谢中的关键作用。*DREB* 亚族成员 *LhERF061* 通过直接结合并抑制 *LhMYBSPLATTER* 和 *LhDFR* 的表达，进而抑制花青素的积累，还通过竞争结合 LhMYBSPLATTER 蛋白，影响 MBW 复合物的正调控作用，多途径抑制百合花青苷生物合成[22]。在苹果中，MdERF38 可与花青素合成途径的正向调控因子 MdMYB1 互作，通过增强 *MdMYB1* 的转录激活活性，促进其与下游结构基因启动子区域的结合效率，进而上调靶基因的表达水平，最终加速花青素的生物合成和积累[23]。由乙烯激活的 *PyERF105* 可促进抑制型基因 *PyMYB140* 的表达，从而抑制红皮梨果实中花青素的合成[24]。参考拟南芥 AP2 转录因子亚家族的分类标准，共分为 13 个亚族，包括 AP2 型、RAP27 型、T11A7.19 型、WRI1 型、ADAP 型、ANT 型、AIL5 型、AIL6 型、AIL1 型、BBM 型、PLT1 型、PLT2 型和 TOE 型[25]。其中，*TOE* 亚族的结构域含有 2 段保守的氨基酸序列，分别命名为 YRG 和 RAYD 元件[26]。目前，关于 TOE 型 AP2 转录因子的已知功能主要聚焦在其对植物开花时间的调控和根再生调控[27-28]，而 *TOE* 亚组对花青素合成的直接调控作用及其分子机制仍尚未见报道。本研究基于不同颜色马铃薯块茎转录组表达谱，采用生物信息学方法对马铃薯中 *TOE3* 亚族成员进行鉴定，全面分析其理化性质、蛋白质保守基序、顺式作用元件等，并通过 RNA-seq 分析及 qRT-PCR 验证，旨在筛选彩色马铃薯中与块茎花青素合成相关的 *TOE3* 亚族成员，以期为马铃薯种质创新提供参考。

1　材料与方法

1.1　材料

以紫皮紫肉马铃薯‘华颂 66’（HS66）以及黄皮白肉马铃薯‘大西洋’（DXY）的块茎为供试材料。试验材料的选用和处理方案参照马杰茹等[29]的方法。

1.2　马铃薯 *AP2* 亚家族的筛选

基于不同颜色马铃薯块茎薯肉的转录组数据[29]，以“AP2 domain”为关键词筛选含有该结构域的候选 *AP2* 亚家族成员，随后通过 NCBI-CDD（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd）验证其保守结构域的完整性，剔除结构域不完整的假基因，利用 DNAMAN 软件进行氨基酸多序列比对，剔除相似性≥99% 的重复基因。重点关注紫皮紫肉品种‘华颂 66’和黄皮白肉品种‘大西洋’表达存在显著差异的基因；对于在试验材料各生育时期表达量均为 0 的基因，其参与花青素合成的可能性较低，故予以剔除。最终确定在转录组数据中可检测的马铃薯 *AP2* 亚家族成员。

1.3　马铃薯 *AP2* 亚家族成员系统发育分析

从 The Arabidopsis Information Resource（TAIR）数据库获取 14 个拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）*AP2* 亚家族成员的蛋白质序列，从 NCBI 下载其他物种 TOE3 的蛋白质序列，整合马铃薯块茎薯肉的转录组数据最终获得的 *AP2* 亚家族成员蛋白序列。利用 MEGA11.0 软件进行多序列比对，选择邻接法（NJ，neighbor-joining）作为建树方法，设置校验参数（bootstrap）为 1 000，其余参数为默认值；采用在线网站 EvolView（https://www.evolgenius.info/evolview）对系统进化树进行可视化处理。

1.4　马铃薯 *AP2* 亚家族种内及种间共线性分析

基于双子叶模式植物拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）及茄科作物番茄（*Solanum lycopersicum*）的完整基因组序列及注释文件，通过 TBtools 中 Advanced Circos 功能模块构建马铃薯基因组内相关共线性图谱，借助 MCScanX 对马铃薯与拟南芥和番茄 *AP2* 亚家族之间的共线性关系进行分析，从而系统解析该家族在拟南芥和番茄分化背景下的线性保守特征。

1.5　马铃薯 *AP2* 亚家族成员的染色体定位及表达模式分析

根据马铃薯转录组数据的基因注释文件中 *AP2* 亚家族成员染色体位置信息，通过 MG2C v2.1 在线网站绘制染色体定位图。将 $|\log_2(\text{Fold Change})|>0$ 且 $P<0.05$ 作为差异显著性标准，比较 *AP2* 亚家族成员在‘华颂 66’块茎形成期（H_1）vs‘大西洋’块茎形成期（D_1）、‘华颂 66’块茎膨大期（H_2）vs‘大西洋’块茎膨大期（D_2）和‘华颂 66’块茎成熟期（H_3）vs‘大西洋’块茎成熟期（D_3）中的差异表达

基因，并使用联川生物云平台绘制差异表达热图。

1.6 马铃薯StTOE3转录因子理化性质分析

通过在线分析软件Expasy中的ProtParam（https://web.expasy.org/protparam/）对马铃薯StTOE3转录因子的理化性质进行分析，包括氨基酸数目、相对分子质量、理论等电点及亲疏水性等指标；借助Cell-PLoc 2.0（http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/）对StTOE3蛋白进行亚细胞定位预测。

1.7 差异表达StTOE3蛋白结构分析

通过在线分析软件SOPMA secondary structure prediction（https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html）预测StTOE3蛋白质二级结构；TMHMM-2.0（https://services.healthtech.dtu.dk/service.php?TMHMM-2.0）预测其跨膜区域；SingalP-4.1（https://services.healthtech.dtu.dk/service.php?SignalP-4.1）预测StTOE3蛋白质的信号肽。

1.8 差异表达*StTOE3*基因启动子顺式作用元件分析

利用TBtools从马铃薯转录组数据中提取*StTOE3*成员基因上游2 000 bp启动子序列，利用PlantCARE在线网站（htp:/bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/）进行启动子顺式作用元件分析，使用Excel统计各类激素和胁迫响应元件的数量并使用TBtools可视化分析结果。

1.9 差异表达*StTOE3*基因保守基序及保守结构域分析

利用在线分析网站MEME（https://meme-suite.org/meme/tools/meme）对筛选出的StTOE3蛋白进行保守基序预测，设定motif＜10；利用NCBI-CD search在线工具分析StTOE3蛋白的保守结构域，导入TBtools软件进行可视化分析。

1.10 差异表达*StTOE3*基因qRT-qPCR验证

利用Trizol法[30]提取不同马铃薯品种不同时期块茎总RNA，使用FastKing RT Kit（With gDNase）cDNA第一链合成试剂盒（KR116-02）反转录合成cDNA，采用Primer Premier 5.0软件设计特异性引物，以*Actin*为内参基因，并委托上海生工进行引物合成（表1）。qRT-PCR试验过程中采用苏州莫纳生物（Monad）科技有限公司生产的MonAmpTM SYBR® Green qPCR Mix试剂进行反应，3次技术重复，3次生物学重复。用$2^{-\Delta\Delta CT}$[31]计算基因的相对表达量。

表1 马铃薯*StTOE3*基因qRT-PCR引物序列

Table 1 Potato *StTOE3* gene qRT-PCR primer sequence

引物名称 Primer name	上游引物（5′→3′） Forward sequence	下游引物（5′→3′） Reverse sequence
StTOE3-1	CTACATTCTCCAGGCTCCTTCAAG	ATCTCTTCTATTGCTGCTGCTTGG
StTOE3-2	AATGGTTCTTCACAGTGGCAATCC	TGATGGTCTCCTGAGTGAGTGATG
StTOE3-3	TCAAGCAGCAACATAGTCCGATTG	AATGTAGGTGCGTTTGGCTCAAG
StTOE3-5	TCAAGCAGCAACATAGTCCGATTG	CTGGAGAATGTAGGTGCGTTTGG
StTOE3-6	GGCGACGAGCAATGGTTCTTC	AGGTCTTACTATCTGCTGAGGGAATC
StTOE3-7	GCAGCGGACCACAATCTTGAC	ACCTTATTAAGCCTTGATGACCCTTG
Actin	CCTTGTATGCTAGTGGTCG	GCTCATAGTCAAGAGCCAC

2 结果与分析

2.1 马铃薯*AP2*亚家族成员筛选

基于马铃薯块茎转录组数据，初步筛选共得到53个具备AP2结构域的候选基因，经NCBI-CDD保守结构域验证，其中50个基因的编码蛋白序列存在典型且完整的AP2保守结构域。对上述50个AP2家族蛋白氨基酸序列进行序列比对，剔除序列相似度≥99%的重复基因，最终筛选出30个马铃薯*AP2*家族转录因子基因，见表2。

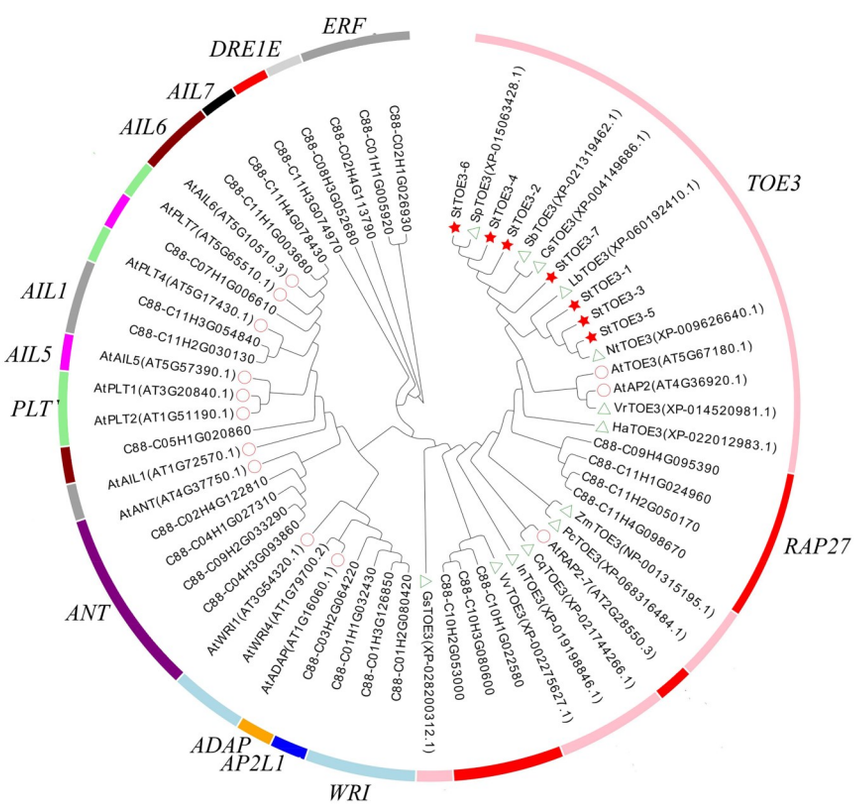
2.2 马铃薯*AP2*亚家族基因进化树分析

参考拟南芥*AP2*亚家族的分类标准，马铃薯*AP2*基因家族可划分为*TOE*、*RAP27*、*WRI*等12个亚族（图1），其中*StTOE3*、*StANT*、*StWRI*和*StAIL6*亚族中的*C88_C11H1G003680*成员，与拟南

表 2　马铃薯 *AP2* 亚家族基因筛选

Table 2　Screening of *AP2* subfamily genes in potato

基因名称 Gene name	基因 ID Gene ID			
StRAP27	C88_C10H1G022580	C88_C10H2G053000	C88_C10H3G080600	C88_C09H4G095390
	C88_C11H1G024960	C88_C11H4G098670	C88_C11H2G050170	C88_C11H3G074970
StTOE3	C88_C02H1G007940（*StTOE3-1*）	C88_C02H1G026540（*StTOE3-2*）	C88_C02H2G040360（*StTOE3-3*）	C88_C02H2G059310（*StTOE3-4*）
	C88_C02H3G072670（*StTOE3-5*）	C88_C02H4G123790（*StTOE3-6*）	C88_C03H2G040610（*StTOE3-7*）	
StAIL1	C88_C11H2G030130	C88_C11H3G054840		
StAIL5	C88_C07H1G006610			
StAIL6	C88_C11H1G003680	C88_C05H1G020860		
StAIL7	C88_C11H4G078430			
StWRI	C88_C01H1G032430	C88_C01H3G126850	C88_C01H2G080420	
StAP2L1	C88_C03H2G064220			
StANT	C88_C02H4G122810	C88_C04H3G093860	C88_C04H1G027310	C88_C09H2G033290
StDRE1E	C88_C08H3G052680			



★马铃薯 *TOE3* 亚族基因；○拟南芥 *AP2* 家族基因；△其他物种 *TOE3* 基因，Sp、Sb、Cs、Lb、Nt、Vv、Ha、Zm、Pc、Cq、In、Vr 和 Gs 分别代表潘那利番茄、高粱、黄瓜、枸杞、烟草、葡萄、向日葵、玉米、西洋梨、藜麦、牵牛、绿豆和野大豆。

★Potato *TOE3* subfamily genes; ○*Arabidopsis thaliana AP2* family genes; △*TOE3* genes from other species, Sp, Sb, Cs, Lb, Nt, Vv, Ha, Zm, Pc, Cq, In, and Gs represent *Solanum pennellii*, *Sorghum bicolor*, *Cucumis sativus*, *Lycium barbarum*, *Nicotiana tabacum*, *Vitis vinifera*, *Helianthus annuus*, *Zea mays*, *Pyrus communis*, *Chenopodium quinoa*, *Ipomoea nil*, *Vigna radiata*, *Glycine soja*.

图 1　马铃薯和拟南芥 *AP2* 家族成员系统进化树

Fig. 1　Phylogenetic tree of *AP2* family members in potato and *Arabidopsis thaliana*

芥分类体系完全对应。*StTOE3* 和潘那利番茄 *SpTOE3*、高粱 *SbTOE3*、黄瓜 *CsTOE3*、枸杞 *LbTOE3*、烟草 *NtTOE3* 聚在一个分支，说明 *TOE3* 亚族基因在进化上高度保守，且 *StTOE3-6* 与 *SpTOE3*、*StTOE3-5*、*NtTOE3* 序列相似性均较高，亲缘关系较近。马铃薯 *StRAP27*、*StAIL5* 亚族基因呈现出明显的间隔分布模式，这一结果表明，即便二者被划分为同一亚族，其在长期的进化过程中仍可能已经分化出不同的功能。

2.3 马铃薯 *AP2* 亚家族种内及种间共线性分析

由图 2 可知，分布在马铃薯 8 条染色体 11 个位点的 19 个 *AP2* 基因发生种内复制，形成 9 对共线性同源基因，分别为 *StTOE3-2* 与 *StTOE3-1*、*StTOE3-3*，*ANT* 亚族中 *C88_C02H4G122810* 与 *C88_C04H3G093860*，*AIL6* 亚族中 *C88_C11H1G003680* 与 *C88_C05H1G020860*，*RAP27* 亚族中 *C88_C11H2G050170* 与 *C88_C11H1G024960*、*C88_C10H1G022580*，以及 *AP2L1* 亚族中 *C88_C03H2G064220*、*C88_C09H4G095390* 与 *C88_C10H1G022580*、*C88_C11H1G024960*。

由图 3 可知，马铃薯与拟南芥、番茄分别有 14 264、26 662 对共线性关系，其中马铃薯 *AP2* 家族基因与拟南芥存在 9 对共线性基因，与番茄存在 16 对共线性基因，表明马铃薯与番茄的亲缘关系较拟南芥更近。

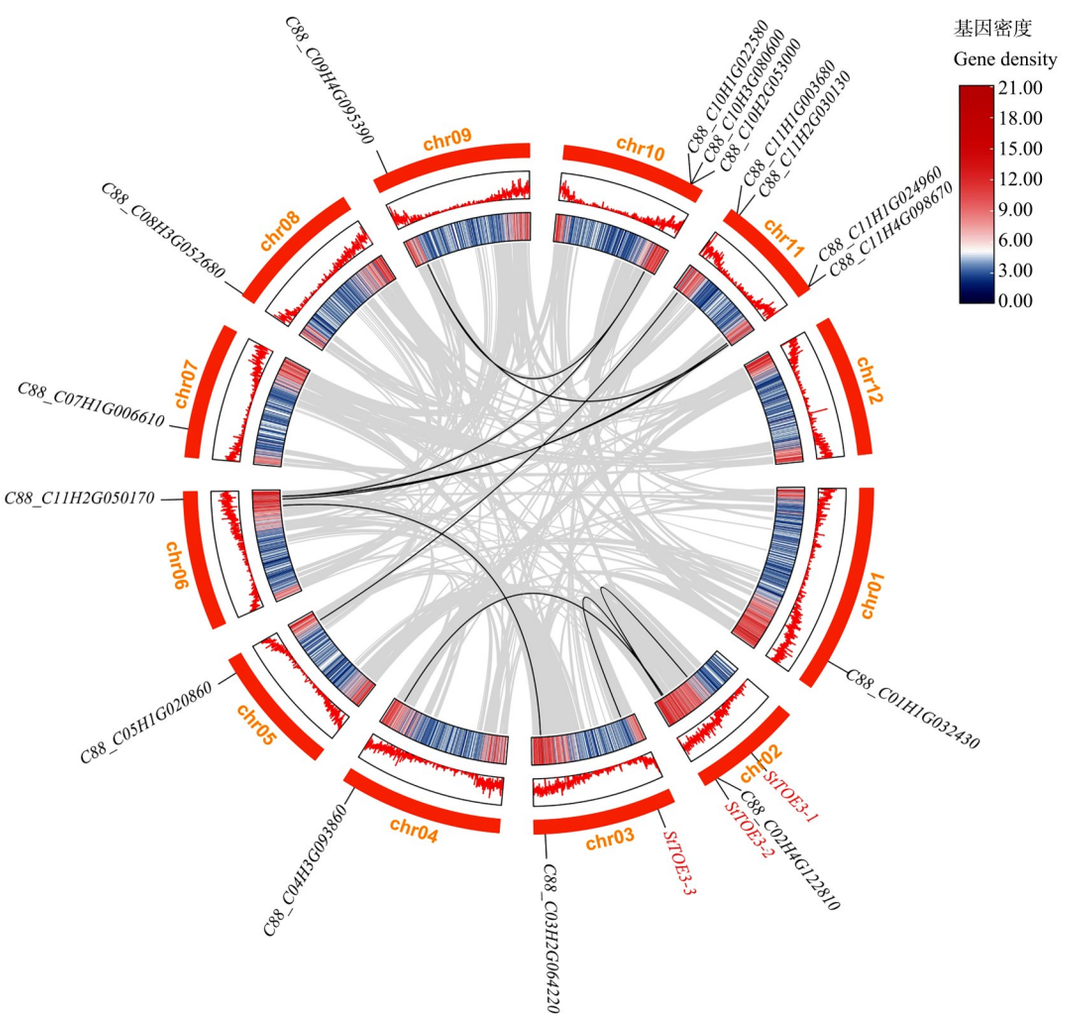


图 2 马铃薯 *AP2* 家族成员种内共线性关系

Fig. 2 Collinearity of potato *AP2* family members within species

2.4 马铃薯 *AP2* 亚家族基因染色体定位及表达模式分析

由图 4 可知，马铃薯 *AP2* 亚家族成员分布在 1、2、3、4、5、7、8、9、10 和 11 号染色体上。其中，*StWRI* 亚族基因全部分布在 1 号染色体上，*TOE3* 基因主要聚集在 2 号染色体上，*StTOE3-7* 和 *StAP2L1* 亚族

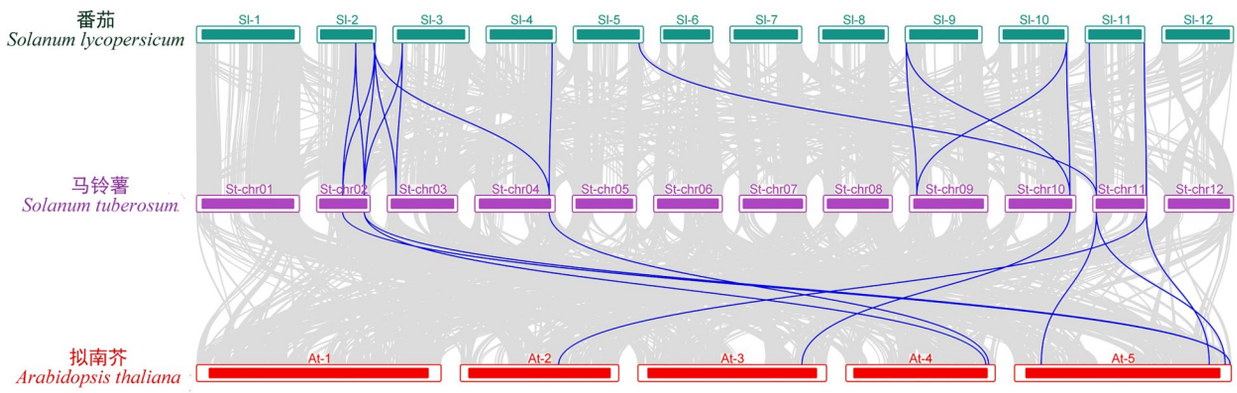


图 3　马铃薯 *AP2* 家族成员与拟南芥和番茄的种间共线性关系

Fig. 3　Collinearity of potato *AP2* family members between *Arabidopsis thaliana* and *Solanum lycopersicum*

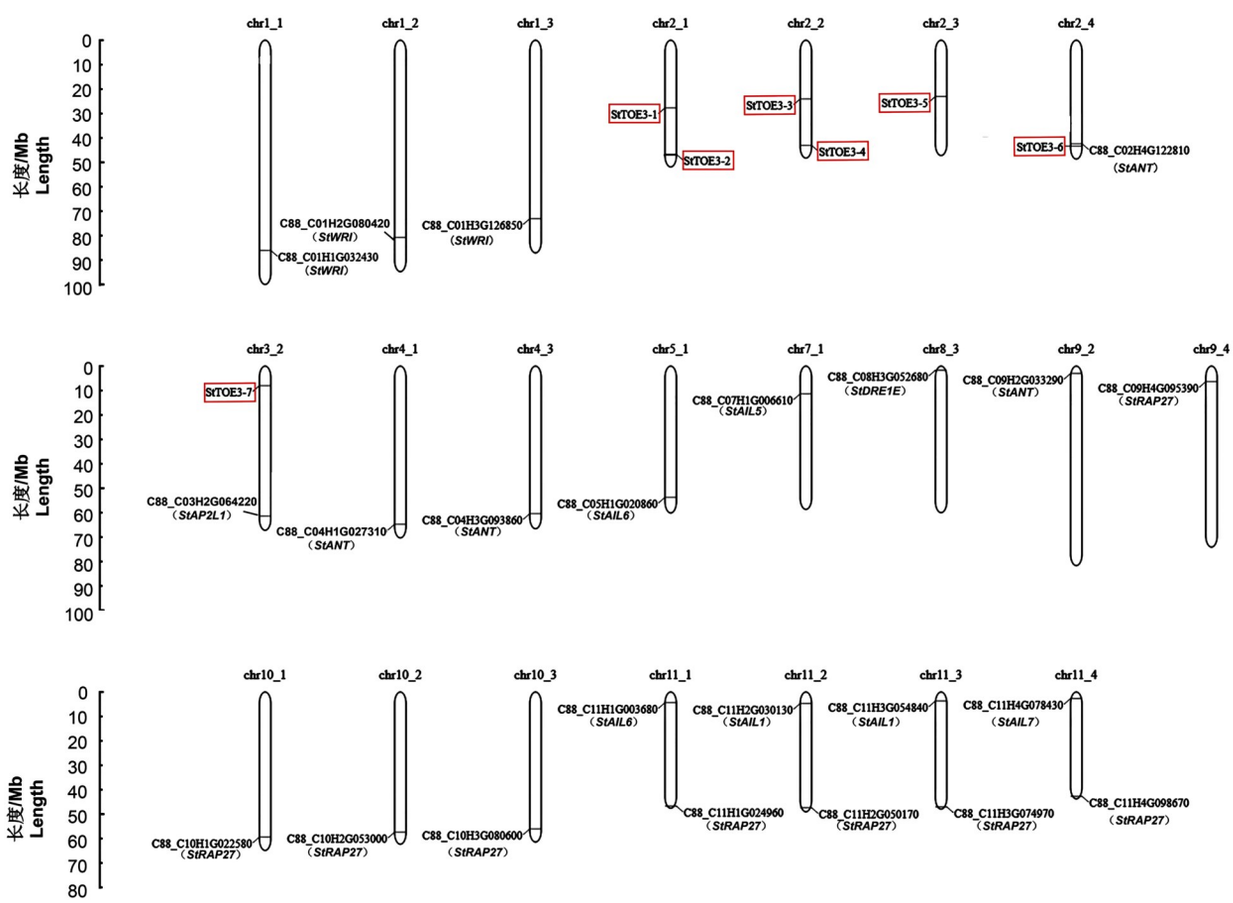


图 4　马铃薯 *AP2* 基因家族成员的染色体定位

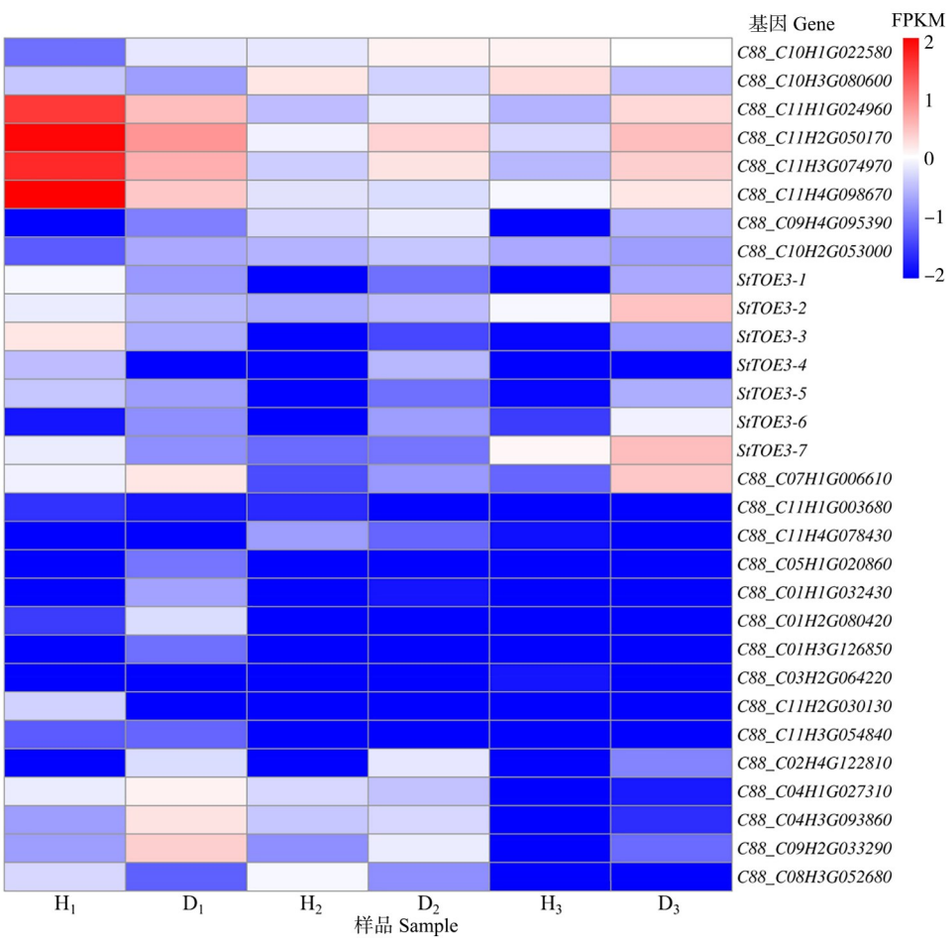
Fig. 4　Chromosomal localization of members of the *AP2* gene family in potato

基因 *C88_C03H2G064220* 位于 3 号染色体的第 2 单倍型，*StRAP27* 亚族基因分布在 9、10、11 号染色体上。

由图 5 可知，马铃薯块茎形成期、膨大期和成熟期的紫肉‘华颂 66’块茎中 *C88_C10H3G080600*（*StRAP27*）表达水平均高于白肉马铃薯‘大西洋’；而‘大西洋’中 *C88_C09H4G095390*（*StRAP27*）、*C88_C05H1G020860*（*StAIL6*）、*StTOE3-6*、*C88_C07H1G006610*（*StAIL5*）、*C88_C01H1G032430*（*StWRI*）和 *StANT* 亚组中 *C88_C02H4G122810*、

C88_C04H3G093860、*C88_C09H2G033290*在上述3个时期块茎中的表达水平均高于‘华颂66’；*C88_C01H2G080420*(*StWRI1*)、*C88_C01H3G126850*(*StWRI1*)和*C88_C11H3G054840*(*StAIL1*)仅在白肉马铃薯‘大西洋’块茎形成期特异性表达，*C88_C11H2G030130*(*StAIL1*)仅在紫肉马铃薯‘华颂66’块茎形成期表达。马铃薯*TOE3*亚组成员在‘华颂66’块茎形成期及花青素积累期表达丰度较高。

在块茎形成期，‘华颂66’中的*StTOE3*-1、*StTOE3-2*、*StTOE3-3*、*StTOE3-5*、*StTOE3-7*基因的表达均显著高于‘大西洋’，而在块茎成熟期和膨大期，在2个品种中的表达丰度无显著差异，*StTOE3-6*在白肉马铃薯块茎中表达量显著高于紫肉，呈现负调控花青素合成基因的典型表达特征。而*StTOE3-4*的表达量在‘华颂66’和‘大西洋’中的均较低，因此，后续不做分析。



H_1、D_1、H_2、D_2、H_3、D_3分别代表‘华颂66’和‘大西洋’块茎形成期、膨大期、成熟期。

H_1, D_1, H_2, D_2, H_3, D_3 represent the tuber formation period, expansion period, and maturation period of ‘Huasong 66’ and ‘Atlantic’, respectively.

图5 马铃薯*AP2*基因家族成员在不同品种不同生育时期的表达模式

Fig. 5 Expression patterns of potato *AP2* gene family members at different growth stages in different varieties

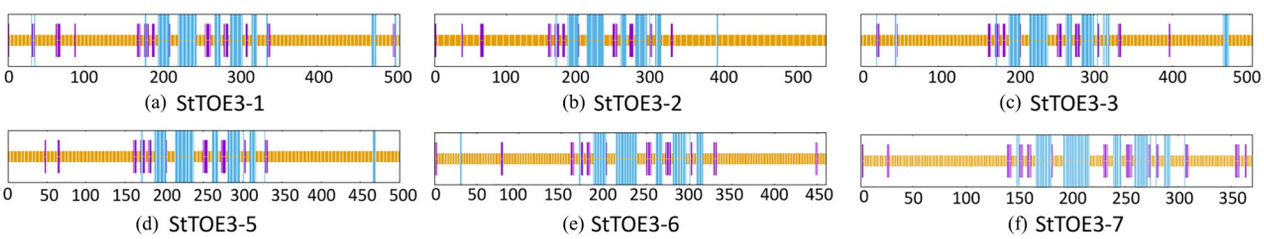
2.5 马铃薯*StTOE3*基因生物信息学及蛋白结构分析

蛋白质理化性质结果显示，6个马铃薯*TOE3*基因编码蛋白分别由370～541个氨基酸组成，相对分子量在41.5～60.6 ku，理论等电点(pI)在6.28～8.71(表3)，其中StTOE3-2、StTOE3-6、StTOE3-7为酸性蛋白(pI＜7)，StTOE3-1、StTOE3-3、StTOE3-5为碱性蛋白(pI＞7)；亲疏水性平均值均为负值，具有较强的亲水性，属于亲水蛋白；亚细胞定位预测结果显示，6个马铃薯StTOE3均分布于细胞核，且除StTOE3-2和StTOE3-6外，其余在细胞质上均有分布。蛋白二级结构预测结果表明6个马铃薯*TOE3*编码的蛋白质均以α螺旋和无规则卷曲为主(图6)，α螺旋占比介于14.05%～19.73%，无规则卷曲占比介于69.19%～78.37%，未检测到

表 3　马铃薯 *TOE3* 基因理化性质分析及亚细胞定位

Table 3　Physical and chemical property analysis and subcellular localization of the *TOE3* gene in potato

基因 Gene	氨基酸数量 No. of amino acid	相对分子量/ku Relative molecular mass	pI	亲疏水性 Hydropathicity score（GRAVY）	亚细胞定位 Subcellar localization
StTOE3-1	507	57.8	8.39	−0.996	细胞质，细胞核
StTOE3-2	541	60.5	6.69	−0.695	细胞核
StTOE3-3	503	57.5	8.71	−1.013	细胞质，细胞核
StTOE3-5	500	57.0	8.67	−1.013	细胞质，细胞核
StTOE3-6	461	52.1	6.45	−0.753	细胞核
StTOE3-7	370	41.5	6.28	−0.702	细胞质，细胞核



橙色，无规则卷曲；蓝色，α螺旋；紫色，β-折叠。

Orange, irregular coil; blue, α-helix; purple, β-sheet.

图 6　马铃薯 TOE3 蛋白二级结构

Fig. 6　Secondary structure of potato TOE3 protein

延伸链和β-折叠结构；6 个 StTOE3 蛋白均无跨膜结构位点和信号肽。

2.6　马铃薯 *StTOE3* 启动子顺式作用元件分析

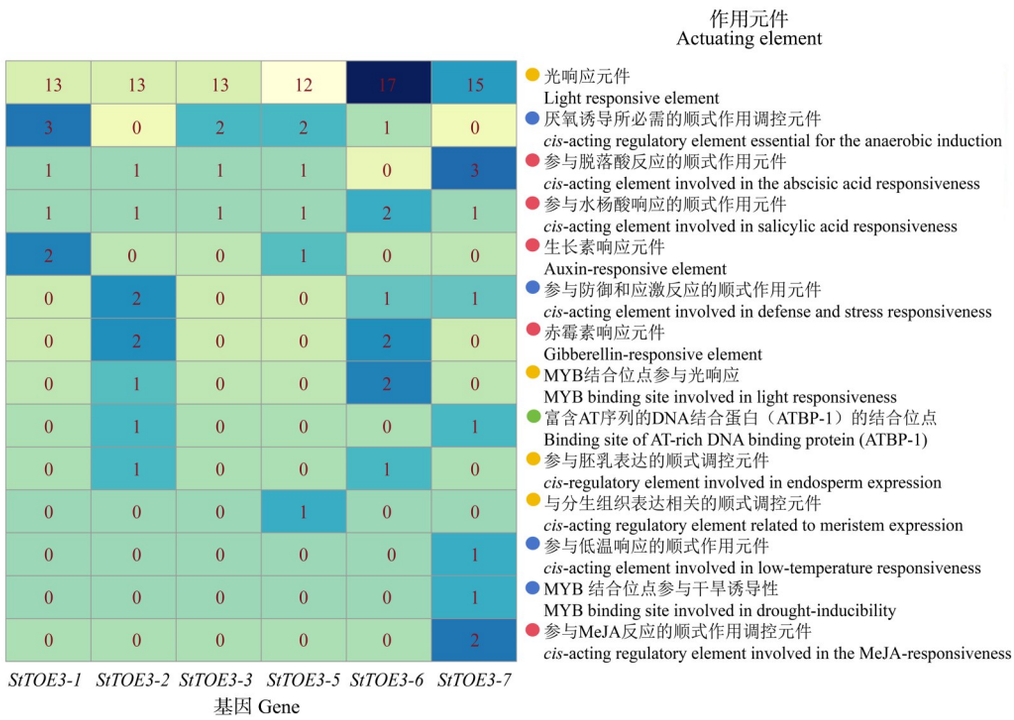
马铃薯 *TOE3* 亚族基因的顺式作用元件依其功能可大致划分为 3 类，分别为激素响应、环境胁迫以及生长发育相关的顺式作用元件（图 7）。与激素响应相关的顺式作用元件包括 5 种，其中 6 个 *StTOE3* 基因均包含水杨酸响应元件（salicylic acid responsive elements）。除 *StTOE3-6* 不含脱落酸响应元件（abscisic acid responsive element），其余 5 个基因都含有此响应元件。在环境胁迫响应相关的顺式作用元件中，*StTOE3-1*、*StTOE3-3*、*StTOE3-5* 和 *StTOE3-6* 均包含厌氧诱导响应元件（分别是 3、2、2 和 1 个）；其中 *StTOE3-7* 含有低温响应元件和 MYB 干旱诱导结合位点各 1 个。生长发育过程相关的顺式作用元件中，6 个基因都包含光响应元件且占比最高。这些结果显示，*StTOE3* 亚族基因的表达受多种植物激素与逆境胁迫的共同影响，其启动子可能通过响应不同植物激素和逆境胁迫信号，调控该基因的表达水平，进而影响马铃薯块茎中花青素的合成。

2.7　马铃薯 StTOE3 保守基序及保守结构域

由图 8 可知，motif 1 归属于 AP2 结构域，motif 2 归属于 AP2 superfamily 结构域。*StTOE3* 家族成员中，6 个马铃薯成员均包含 motif 1、2、3、4、7 和 8，这些基序按照同样的顺序排列，显示出高度保守的基序结构，表明这 6 个马铃薯 StTOE3 可能具有相似的功能。序列比对结果表明，这些蛋白的 N 端和 C 端都具有一定的保守性，但 C 端保守性较 N 端低。此外，个别成员存在基序缺失现象，如 StTOE3-6 的 C 端不具有 motif 6，StTOE3-7 的 C 端不具有 motif 5、6。StTOE3-7 的 AP2 结构域保守型较低（图 9），且 RAYD 元件中的 A 突变为 S（丙氨酸→丝氨酸），可能影响其转录激活活性。

2.8　不同颜色马铃薯 *TOE3* 表达模式的分析

由图 10 可知，6 个马铃薯块茎花青素合成相关的 *TOE3* 亚族基因中，*StTOE3-1*、*StTOE3-3* 及 *StTOE3-5* 在紫肉马铃薯‘HS66’块茎形成期（S_1）、膨大期（S_2）、成熟期（S_3）3 个生育时期表达趋势一致，均呈现出表达量在 S_1 时期（即花青素积累时期）高表达，且在 S_2、S_3 时期表达水平呈缓慢下降趋势；且 3 个基因在‘HS66’块茎形成期的表达丰度显著



数字代表预测得到的元件数量，颜色深浅表示相对富集程度。

The numbers represent the predicted number of elements, color intensity indicating relative enrichment level.

图 7 马铃薯 *StTOE3* 顺式作用元件

Fig. 7 Potato *StTOE3* cis-acting element

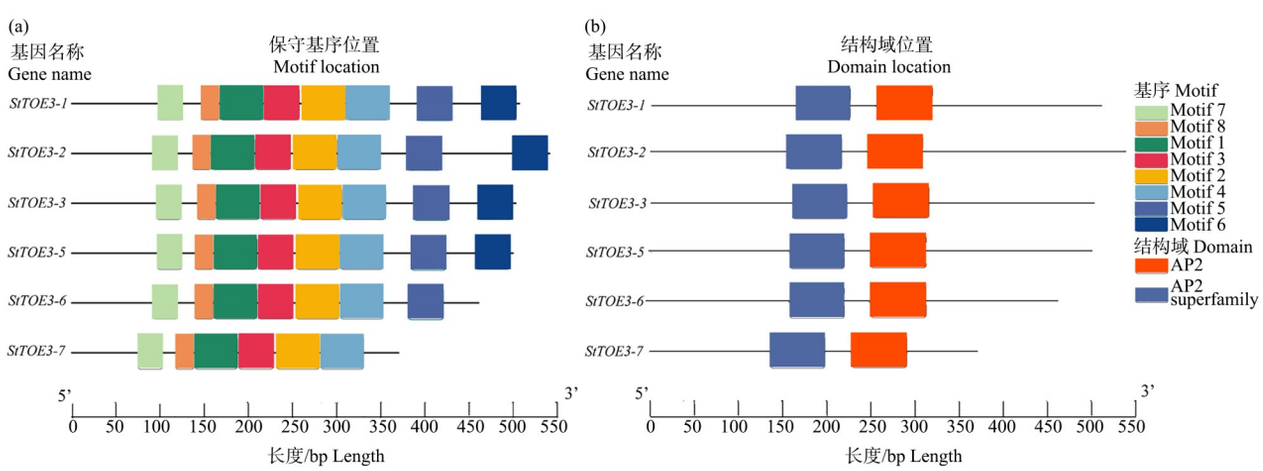


图 8 马铃薯 TOE3 保守基序(a)和保守结构域(b)

Fig. 8 The conserved motifs (a) and domains (b) of potato TOE3

高于‘DXY’形成期的块茎。*StTOE3-2* 和 *StTOE3-7* 在‘HS66’块茎形成期(S_1)的表达水平均显著高于‘DXY’，且均在成熟期表达量达到峰值；而在‘HS66’和‘DXY’2个品种间的表达水平无显著差异。此外，*StTOE3-6* 在白肉马铃薯‘DXY’各时期块茎中的表达量均显著高于‘HS66’，推测该基因可能负调控马铃薯块茎花青素的合成和积累。

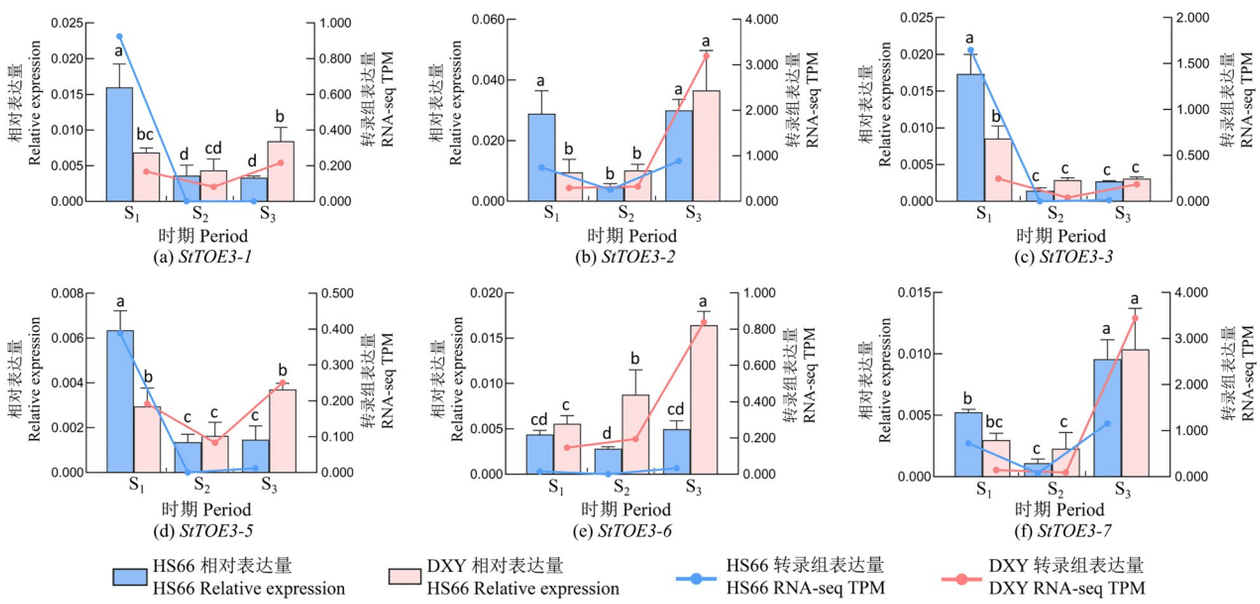
3 讨 论

AP2/ERF 超家族是植物特有的转录因子家族，主要通过与转录因子互作激活转录因子、与 MBW（MYB-bHLH-WD40）形成调控复合物或直接激活结构基因启动子的方式调控植物花青素的生物合成[32]。已有研究表明，海棠中 *MpERF105* 通



图 9　马铃薯 StTOE3 蛋白 AP2 结构域序列比对

Fig. 9　Sequence alignment of the AP2 domain in the StTOE3 protein of potato



S_1，S_2，S_3分别为块茎形成期、膨大期、成熟期。

S_1, S_2 and S_3 were tuber formation stage, swelling stage and maturity stage, respectively.

图 10　不同时期 *StTOE3* 基因的表达量

Fig. 10　Expression of *StTOE3* genes at different stage

过正向调控靶基因 *MpMYB10b* 促进花青素积累，同时与 MpNAC72 形成蛋白复合体，协同增强 *MpMYB10b* 的转录水平，可显著提升花青素含量，最终增强植株对苹果锈病的抗性[33]。MdERF38 作为苹果干旱诱导花青素合成的关键蛋白，通过蛋白-蛋白互作增强 *MdMYB1*（正向调控因子）的转录激活活性；而 *MdBT2*（负向调控因子）则通过泛素化降解 MdERF38 实现该通路的负反馈调控，实现转录与翻译后水平的动态调控[23]。红皮梨 ERF/AP2 转录因子 *PyERF3* 可与 *PyMYB114*、*PybHLH3* 协同互作，共同调控花青素合成；同时 *PyMYB114* 与 *PyMYB10* 存在转录相关性，二者共转化可显著提升花青素含量[34]。上述研究充分印证了 AP2/ERF 家族成员在植物花青素合成、逆境胁迫应答过程中的核心调控地位，而 *TOE3* 作为该家族的重要成员，自被发现以来便成为研究热点，已有大量研究证实其参与调控植物的生殖生长与逆境胁迫应答过程。Jung 等[35]首次报道，miR172 靶标 *TOE3* 可结合 AGAMOUS 第二内含子直接抑制其表达；作为 miR172 介导的开花时间与花型整合调控网络关键节点，*TOE3* 抑制解除（如 rTOE3-ox）会显著下调 AG 表达，引发花序无限化及雄蕊/心皮类器官大量增生，由此揭示 miR172 通过 *TOE3* 同时调控生殖相变和花器官身份决定的分子框架。Jiao 等[36]在烟草的研究中发现，*NtTOE3* 的超表达可显著提高植物对烟草花叶病毒（TMV）的抗性，而敲除 *NtTOE3* 则促进了病毒的感染，表明 miR172/TOE3 调控模块在植物免疫及病毒感染恢复过程中的关键作用。

*PlTOE3*通过特异性结合*PlTDC*启动子上的GCC-box元件，直接激活褪黑素合成限速酶基因*PlTDC*的转录，提升内源褪黑素水平，从而显著增强植株的抗氧化能力和膜稳定性，最终赋予芍药及异源烟草更高的高温胁迫耐受性[37]。关于*TOE3*直接参与植物花青素合成调控的相关机制尚未见报道。

本研究以不同颜色马铃薯块茎转录组数据为基础，从中共鉴定出*RAP27*、*TOE3*、*AIL1*等12个亚族，共有30个基因。马铃薯*AP2*基因家族进化分析显示，与模式作物拟南芥*AP2*亚家族分类体系相比，*StTOE3*、*StANT*分别与拟南芥*TOE3*、*ANT*亚组聚为一个分支（图1）。在*TOE3*亚族中，马铃薯与番茄、拟南芥同属茄科，*StTOE3-6*与*SpTOE3*聚在一个分支，亲缘关系最近。*StTOE3-5*和*NtTOE3*序列相似性为70.42%，推测*StTOE3-5*在植物免疫中也发挥重要作用。在物种演化过程中，染色体层面的节段复制、串联复制和全基因组复制是不同基因组发生扩张并推动基因家族扩增的关键进化机制[38]。种内共线性分析发现，30个马铃薯*AP2*基因中，19个基因参与物种内复制并产生9个同源基因对，发生片段重复的基因复制次数1～3次，且未检测到串联基因复制事件（图4），上述结果证实，片段重复在马铃薯*AP2*基因家族的进化与扩增过程中起到了主导作用，种间共线性分析发现（图3），马铃薯与番茄之间存在大量保守的共线性关系区段，这表明在进化过程中，马铃薯与番茄具有较近的亲缘关系。

启动子结构分析结果表明（图7），马铃薯*StTOE3*基因家族启动子区包含丰富的作用元件，主要包括光响应、激素响应和逆境响应元件三大类；其中，ATBP-1结合位点不归属于以上三类顺式作用元件，属于染色质架构辅助元件，不直接感应任何信号[39]。除光响应元件外，脱落酸（ABA）和水杨酸（SA）响应元件的占比较高。ABA是植物应对干旱、盐害、低温等非生物逆境胁迫的激素，还能调控种子休眠、萌发及气孔运动等生理过程[40]；SA在盐胁迫下能激活番茄植物中ABA的积累，最终促进渗透调节和提高光合色素水平，进而改善植株生长状态[41]。通过蛋白质保守基序和保守结构域分析发现（图8），马铃薯StTOE3蛋白均有2个典型的AP2结构域，符合AP2/ERF超家族的特征定义。AP2和AP2 superfamily结构域的序列比对结果显示（图9），相比于拟南芥和大豆的*TOE*家族AP2结构域[42]，马铃薯的AP2和AP2 superfamily结构域更为保守，其核心功能区域的稳定性可能更高，也反映出该结构域在马铃薯生长发育、逆境响应等生物学过程中承担着不可替代的核心作用，是维持AP2/ERF超家族转录调控功能的关键基础。对‘华颂66’（紫皮紫肉）和‘大西洋’（黄皮白肉）马铃薯块茎不同生长发育时期qRT-PCR分析显示，*StTOE3-1*、*StTOE3-3*和*StTOE3-5*基因在‘华颂66’块茎形成期表达量最高，后呈下降趋势（图10）。已知紫色马铃薯的花青素积累始于块茎形成期（播种后约60 d），并在膨大期（第60—75天）快速上升[43]。这一表达模式与花青素积累规律的关联性表明，*StTOE3-1*、*StTOE3-3*和*StTOE3-5*可能参与马铃薯块茎形成期的花青素合成过程，为后续紫色马铃薯块茎花青素的大量积累奠定了基础。后续应围绕*StTOE3-1*、*StTOE3-3*和*StTOE3-5*展开系统试验，重点探究该类基因调控马铃薯块茎花青素合成的途径与分子机制，以明确其具体调控模式。

4 结 论

基于紫肉马铃薯‘华颂66’和白肉马铃薯‘大西洋’块茎发育不同时期的测序结果，鉴定获得30个马铃薯*AP2*亚家族基因，划分为12个亚族，其中*TOE3*亚组共鉴定到6个马铃薯*StTOE3*基因，其启动子富含脱落酸和水杨酸响应元件，可能通过激素信号调控块茎花青素积累。RNA-seq分析和qRT-PCR验证结果发现，*StTOE3-1*、*StTOE3-3*和*StTOE3-5*在紫肉‘华颂66’块茎花青素快速积累的形成期显著高表达，与块茎花青素积累规律高度吻合，推测*StTOE3-1*、*StTOE3-3*和*StTOE3-5*可能参与调控马铃薯块茎花青素的合成过程。

参考文献 References

[1] 王玮璐. 基于多组学鉴定彩色马铃薯块茎类黄酮相关miRNA调控网络及miRNA828功能解析[D]. 兰州：甘肃农业大学，2025
Wang W L. Identification of flavonoid-related miRNA regulatory network and functional analysis of miRNA828 in colored potato tuber based on multi-omics and functional analysis of miRNA828 [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2025 (in Chinese)

[2] Ni Y F, Li Z, Li J D, Jian Y Q. Impact of urbanization on the sustainable production of regional specialty food: Evidence from China's potato production[J/OL]. *Land*, (2024-01-26). DOI: 10.3390/land13020147

[3] 栾羽菲. 褐变抑制剂及ε-聚赖氨酸对鲜切马铃薯保鲜效果研究[D]. 沈阳：

沈阳农业大学，2024
Luan Y F. Study on effect of browning inhibitors and ε-polylysine on the preservation of fresh-cut potatoes[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2024 (in Chinese)

[4] Hellmann H, Goyer A, Navarre D A. Antioxidants in potatoes: A functional view on one of the major food crops worldwide[J/OL]. *Molecules*, (2021-04-22). DOI: doi. org/10. 3390/molecules26092446

[5] 郭赵娟，吴焕章. 彩色马铃薯营养价值与主要品种[J]. 现代农业科技，2008(17)：107，109
Guo Z J, Wu H Z. Nutritional value and main varieties of colored potato[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2008(17): 107, 109 (in Chinese)

[6] 刘旭婷. 彩色马铃薯 miR858 对花青素生物合成调控关系研究及其 MYB 基因的克隆[D]. 呼和浩特：内蒙古农业大学，2019
Liu X T. Studies on the miR858 regulation for anthocyanin biosynthesis and cloning of MYB gene in colored potato [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019 (in Chinese)

[7] Yoshida K, Mori M, Kondo T. Blue flower color development by anthocyanins: From chemical structure to cell physiology [J]. *Natural Product Reports*, 2009, 26(7): 884-915

[8] Saigo T, Wang T, Watanabe M, Tohge T. Diversity of anthocyanin and proanthocyanin biosynthesis in land plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 55: 93-99

[9] 周宾寒. 甜荞花青素合成相关基因 FeF_3'H1 的功能研究[D]. 荆州：长江大学，2023
Zhou B H. Functional study on the genes related to sweet millet anthocyanin synthesis FeF3'H1[D]. Jingzhou: Yangtze University, 2023 (in Chinese)

[10] Starkevič P, Ražanskienė A, Starkevič U, Kazanavičiūtė V, Denkovskienė E, Bendokas V, Šikšnianas T, Rugienius R, Stanys V, Ražanskas R. Isolation and analysis of anthocyanin pathway genes from *Ribes* genus reveals MYB gene with potent anthocyanin-inducing capabilities[J/OL]. *Plants*, (2020-08-22). DOI: doi. org/10. 3390/plants9091078

[11] 邢宏阳，吴金龙，王力荣. 果实涩味物质代谢调控研究进展[J]. 果树学报，2023，40(8)：1728-1740
Xing H Y, Wu J L, Wang L R. Advances in the metabolism and regulation of astringent substances in fruits[J]. *Journal of Fruit Science*, 2023, 40(8): 1728-1740 (in Chinese)

[12] Sun S C, Xiong X P, Zhang X L, Feng H J, Zhu Q H, Sun J, Li Y J. Characterization of the *Gh4CL* gene family reveals a role of *Gh4CL7* in drought tolerance[J/OL]. *BMC Plant Biology*, (2020-03-23). DOI: doi. org/10. 1186/s12870-020-2329-2

[13] Bao Y R, Nie T K, Wang D D, Chen Q. Anthocyanin regulatory networks in *Solanum tuberosum* L leaves elucidated via integrated metabolomics, transcriptomics, and *StAN1* overexpression[J/OL]. *BMC Plant Biology*, (2022-05-04). DOI: doi. org/10. 1186/S12870-022-03557-1

[14] Zhu S J, Wu J J, Du G C, Zhou J W, Chen J. Efficient synthesis of eriodictyol from L-tyrosine in escherichia coli [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(10): 3072-3080

[15] 卢世雄. 山葡萄 VaGH3. 6-like 通过调控 IAA 的稳定性参与低温胁迫和花青素合成的分子调控机理[D]. 兰州：甘肃农业大学，2025
Lu S X. Molecular regulatory mechanism of Vitis amurensis VaGh3. 6-like in low-temperature stress and anthocyanin biosynthesis via modulating IAA homeostasis[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2025 (in Chinese)

[16] Bulanov A N, Andreeva E A, Tsvetkova N V, Zykin P A. Regulation of flavonoid biosynthesis by the MYB-bHLH-WDR (MBW) complex in plants and its specific features in cereals[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2024-12-10). DOI: doi. org/10. 3390/ijms26020734

[17] Yu Y, Yu M, Zhang S X, Song T Q, Zhang M F, Zhou H W, Wang Y K, Xiang J S, Zhang X K. Transcriptomic identification of wheat AP2/ERF transcription factors and functional characterization of *TaERF-6-3A* in response to drought and salinity stresses[J/OL]. *International Journal of Molecular Sciences*, (2022-03-18). DOI: doi. org/10. 3390/IJMS23063272

[18] 悦曼芳，张春，吴忠义. 植物转录因子 AP2/ERF 家族蛋白结构和功能的研究进展[J]. 生物技术通报，2022，38(12)：11-26
Yue M F, Zhang C, Wu Z Y. Research progress in the structural and functional analysis of plant transcription factor AP2/ERF protein family[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2022, 38(12): 11-26 (in Chinese)

[19] 任昂彦，孔英珍. 普通烟草 ERF 转录因子亚家族成员鉴定及表达模式分析[J]. 中国烟草科学，2017，38(1)：15-22
Ren A Y, Kong Y Z. Genome-wide identification and expression pattern analysis of the ERF gene subfamily in Nicotiana tabacum[J]. *Chinese Tobacco Science*, 2017, 38(1): 15-22(in Chinese)

[20] 赵连彩，古丽米热·阿勒木江，钟俐. 植物 AP2 亚家族研究进展[J]. 新疆大学学报：自然科学版(中英文)，2023，40(3)：351-357
Zhao L C, Gulimire Alemujiang, Zhong L. Advances in the study of the AP2 subfamily in plants[J]. *Journal of Xinjiang University Natural Science Edition in Chinese and English*, 2023, 40(3): 351-357 (in Chinese)

[21] Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, 1819(2): 86-96

[22] Yang Y, Bi M M, Luo K, Cao Y W, Wang J, Yang P P, Xu L F, Ming J. Lily (*Lilium* spp) LhERF061 suppresses anthocyanin biosynthesis by inhibiting *LhMYBSPLATTER* and *LhDFR* expression and interacting with LhMYBSPLATTER[J/OL]. *Plant Physiology and Biochemistry*, (2024-11-22). DOI: doi. org/10. 1016/j. plaphy. 2024. 109325

[23] An J P, Zhang X W, Bi S Q, You C X, Wang X F, Hao Y J. The ERF transcription factor MdERF38 promotes drought stress-induced anthocyanin biosynthesis in apple[J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(3): 573-589

[24] Ni J B, Premathilake A T, Gao Y H, Yu W J, Tao R Y, Teng Y W, Bai S L. Ethylene-activated PpERF105 induces the expression of the repressor-type R2R3-MYB gene *PpMYB140* to inhibit anthocyanin biosynthesis in red pear fruit[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(1): 167-181

[25] 刘俊伟，张芊芊，罗诗诗，王源源，张子扬，梁茜，薛傲琪，谢婷婷，李斌奇，林圣城，陈发炘，龙振烨，公俊凝，王佳颖，陈发兴，邓红红. 李 AP2 亚家族转录因子的全基因组鉴定与表达分析[J]. 果树学报，2026，43(3)：505-520
Liu J W, Zhang Q Q, Luo S S, Wang Y Y, Zhang Z Y, Liang Q, Xue A Q, Xie T T, Li B Q, Lin S C, Chen F X, Long Z Y, Gong J N, Wang J Y, Chen F X, Deng H H. Genome-wide identification and expression patterns of AP2 subfamily transcription factor in plums[J]. *Journal of Fruit Science*, 2026, 43(3): 505-520 (in Chinese)

[26] Zhao J, Paul L K, Grafi G. The maize HMGA protein is localized to the nucleolus and can be acetylated in vitro at its globular domain, and phosphorylation by CDK reduces its binding activity to AT-rich DNA[J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2009, 1789(11-12): 751-757

[27] Zhang B L, Wang L, Zeng L P, Zhang C, Ma H. Arabidopsis TOE proteins convey a photoperiodic signal to antagonize CONSTANS and regulate flowering time[J]. *Genes & Development*, 2015, 29(9): 975-987

[28] Li H Y, Du H P, Huang Z R, He M L, Kong L P, Fang C, Chen L Y, Yang H, Zhang Y H, Liu B H, Kong F J, Zhao X H. The AP2/ERF transcription factor TOE4b regulates photoperiodic flowering and grain yield per plant in soybean[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(8): 1682-1694

[29] 马杰茹，武小娟，王沛捷，李楠，马宇，杨恩泽，马艳红，聂虎帅. 彩色马铃

薯*ARF*基因家族的鉴定与表达分析[J]. 中国农业大学学报, 2025, 30(7): 105-118
Ma J R, Wu X J, Wang P J, Li N, Ma Y, Yang E Z, Ma Y H, Nie H S. Screening and expression analysis of ARF gene related to anthocyanin synthesis in colored potatos[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, 30(7): 105-118 (in Chinese)

[30] Heidary M, Pahlevan Kakhki M. TRIzol-based RNA extraction: A reliable method for gene expression studies[J]. *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran*, 2014, 25(1): 13-17

[31] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ method[J]. *Methods*, 2001, 25(4): 402-408

[32] 刘菊, 张会灵, 张中华, 赵亚男, 张菊平. 乙烯响应因子(ERFs)在植物花青素合成中的调控作用[J]. 植物遗传资源学报, 2023, 24(03): 615-623
Liu J, Zhang H L, Zhang Z H, Zhao Y N, Zhang J P. The regulation of ethylene responsive factors (ERFs) in plant anthocyanin synthesis in plants [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(3): 615-623 (in Chinese)

[33] Wang Y, An H, Yang Y, Yi C, Duan Y, Wang Q, Guo Y N, Yao L N, Chen M K, Meng J X, Wei J, Hu C Y, Li H H. The MpNAC72/MpERF105-MpMYB10b module regulates anthocyanin biosynthesis in *Malus* 'Profusion' leaves infected with *Gymnosporangium yamadae*[J]. *The Plant Journal*, 2024, 118(5): 1569-1588

[34] Yao G F, Ming M L, Allan A C, Gu C, Li L T, Wu X, Wang R Z, Chang Y J, Qi K J, Zhang S L, Wu J. Map-based cloning of the pear gene *MYB114* identifies an interaction with other transcription factors to coordinately regulate fruit anthocyanin biosynthesis[J]. *The Plant Journal*, 2017, 92(3): 437-451

[35] Jung J H, Lee S, Yun J, Lee M, Park C M. The miR172 target *TOE3* represses AGAMOUS expression during *Arabidopsis* floral patterning[J]. *Plant Science*, 2014, 215: 29-38

[36] Jiao B L, Peng Q D, Wu B J, Liu S C, Zhou J Y, Yuan B W, Lin H H, Xi D H. The miR172/TOE3 module regulates resistance to tobacco mosaic virus in tobacco[J]. *The Plant Journal*, 2024, 119(6): 2672-2686

[37] Zhang T T, Tang Y H, Luan Y T, Cheng Z Y, Wang X X, Tao J, Zhao D Q. Herbaceous peony AP2/ERF transcription factor binds the promoter of the tryptophan decarboxylase gene to enhance high-temperature stress tolerance[J]. *Plant*, Cell & Environment, 2022, 45(9): 2729-2743

[38] Landis J B, Soltis D E, Li Z, Marx H E, Barker M S, Tank D C, Soltis P S. Impact of whole-genome duplication events on diversification rates in angiosperms[J]. *American Journal of Botany*, 2018, 105(3): 348-363

[39] Jofuku K D, den Boer B G, Van Montagu M, Okamuro J K. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA2* [J]. *Plant Cell*. 1994, 6(9): 1211-1225

[40] Chen S Q, Li X B, Yang C, Yan W, Liu C L, Tang X Y, Gao C J. Genome-wide identification and characterization of FCS-like zinc finger (FLZ) family genes in Maize (*Zea mays*) and functional analysis of *ZmFLZ25* in plant abscisic acid response[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(7): 3529

[41] Szepesi Á, Csiszár J, Gémes K, Horváth E, Horváth F, Simon M L, Tari I. Salicylic acid improves acclimation to salt stress by stimulating abscisic aldehyde oxidase activity and abscisic acid accumulation, and increases Na^+ content in leaves without toxicity symptoms in *Solanum lycopersicum* L[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(9): 914-925

[42] 刘俊, 李海洋, 贺米兰, 张婷, 刘宝辉, 赵晓晖. 大豆TOE基因的进化分析及开花调控功能解析[J]. 大豆科学, 2021, 40(5): 581-591
Liu J, Li H Y, He M L, Zhang T, Liu B H, Zhao X H. Molecular evolutionary and flowering regulation function analysis of TOE genes in soybean[J]. *Soybean Science*, 2021, 40(5): 581-591 (in Chinese)

[43] Zhang Z J, Cai B B, Guo Y L, Na T C, Guo Y C. The impact of different nitrogen levels on the tuber yield and anthocyanin synthesis of purple potatoes[J/OL]. *Agriculture*, (2024-01-15). DOI:doi.org/10.3390/agriculture14010125

责任编辑: 吕晓梅



第一作者简介: 马杰茹,内蒙古农业大学农学院作物遗传育种专业硕士研究生。曾参与国家自然科学基金(32560141)和内蒙古自治区自然科学基金(2024QN03070)项目2项。曾在《中国农业大学学报》以第一作者发表论文1篇,《江苏农业科学》和《西南农业学报》以共同第一作者发表论文2篇。2022—2023和2023—2024年连续获内蒙古自治区学业奖学金,2024—2025年获国家奖学金。



通讯作者简介: 聂虎帅,中国农业大学农学博士、博士后,现任内蒙古农业大学农学院副教授、种子科学与工程教研室主任,硕士生导师,研究方向:马铃薯品质性状调控机制。主讲本科生《生物统计学》、《种子加工与贮藏》、研究生《农业信息学》等课程。主持国家自然科学基金、中国博士后科学基金、内蒙古自治区自然科学青年基金、内蒙古自治区引进高层次人才科研支持等项目7项;以第一作者或共同第一作者发表SCI论文10篇;获国家发明专利授权3项;荣获吉林省科学技术奖二等奖。