

石桃雄,汪 燕,梁成刚,等. 苦荞二磷酸尿核苷-半乳糖转运载体 *FtUTR* 的鉴定与分析[J]. 江苏农业科学,2021,49(15):53-57.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.15.009

# 苦荞二磷酸尿核苷-半乳糖转运载体 *FtUTR* 的鉴定与分析

石桃雄,汪 燕,梁成刚,韦春玉,关志秀,黄 娟,朱丽伟

(贵州师范大学生命科学学院/荞麦产业技术研究中心,贵州贵阳 550001)

**摘要:**植物二磷酸尿核苷-半乳糖转运蛋白(UDP-galactose transporter, UTR)参与介导 UDP-半乳糖的跨膜运输,对于高尔基体内非纤维素多糖和糖蛋白合成至关重要。为了给苦荞糖运输及调控机制研究提供科学参考,本研究基于基因功能注释与同源基因比对,鉴定到 9 个苦荞 *FtUTR* 基因,其序列长度在 1 920~5 975 bp 间,氨基酸残基在 81~352 个间。*FtUTR* 氨基酸序列的一致性为 19.14%,说明苦荞不同 *FtUTR* 蛋白间序列保守性较低。但多个苦荞 *FtUTR* 可分别与同源的拟南芥 *AtUTR* 聚在一起,说明不同物种间 UTR 蛋白的进化关系较为紧密。基于茎的转录组测序鉴定到 5 个差异表达基因(DEGs),其中 *FtPinG0001931200.01* 在出苗后 5 d 高表达;*FtPinG0001901300.01* 和 *FtPinG0002689200.01* 在出苗后 10 d 高表达;*FtPinG0001931400.01* 和 *FtPinG0001052700.01* 在出苗后 15 d 高表达,推测它们可能在幼苗的特定发育阶段发挥作用。另外,幼苗发育过程中苦荞 DEGs 的表达量存在多个显著正相关或负相关关系。本研究结果可为下一步深入探索苦荞 *FtUTR* 调控 UDP-半乳糖运输以及生长发育提供基础。

**关键词:**苦荞;二磷酸尿核苷-半乳糖转运体;蛋白序列分析;基因表达

**中图分类号:**S517.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)15-0053-05

二磷酸尿核苷-半乳糖(UDP-galactose)是植物高尔基体内非纤维素多糖和糖蛋白合成的重要前体物质<sup>[1-2]</sup>。UDP-半乳糖转运蛋白(UDP-galactose transporter, UTR)则是介导 UDP-半乳糖进行跨膜运输的重要载体,对于植物的生长发育具有重要作用<sup>[3-4]</sup>。Khalil 等将人类的 UDP-半乳糖转运体基因 *hUGT1* 导入烟草,结果发现转基因烟草植株表现出类似于外源赤霉素喷施的形态特征<sup>[5]</sup>。Reyes 等研究指出,拟南芥中 UDP-半乳糖转运体 *AtUTR1* 定位于内质网,体外试验证实 *AtUTR1* 能够参与 UDP-半乳糖和 UDP-葡萄糖运输<sup>[6]</sup>。此外, Bakker 等鉴定获得 2 个拟南芥 UDP-半乳糖转运

体基因(*UDP-GalT1* 和 *UDP-GalT2*),互补试验证实它们具有 UDP-半乳糖底物特异性<sup>[7]</sup>。Rollwitz 等则在拟南芥中鉴定到一个新的 UDP-半乳糖蛋白 *AtNST-KT1*<sup>[8]</sup>。Handford 等研究发现,拟南芥 *AtUTR7* 调控了 UDP-半乳糖和 UDP-葡萄糖的运输,进而影响侧根的发育<sup>[9]</sup>。Seino 等基于拟南芥 UDP-galactose transporter 序列比对,鉴定到水稻同源基因,并克隆了 4 个 *OsUGT* 基因,分别编码 350、337、345 和 358 个氨基酸残基<sup>[10]</sup>;互补试验证实 *OsUGT1*、*OsUGT2*、*OsUGT3* 可参与介导 UDP-半乳糖的运输,而 *OsUTG4* 则介导了 UDP-葡萄糖的运输。苏莹等基于同源比对鉴定到具有 UDP-半乳糖和 UDP-鼠李糖转运活性的水稻 *OsURGT1*,氨基酸残基数为 331 个,可能参与多种激素调控途径和逆境胁迫调控途径<sup>[11]</sup>。

苦荞是我国的特色杂粮作物,主要种植于西南高寒地区<sup>[12]</sup>。苦荞生育期短,同时具有耐贫瘠、耐冷凉、耐干旱等特性,加之其营养保健功能突出,深受人们的喜爱<sup>[13-14]</sup>。不过,作为一种小宗作物,苦荞栽培驯化时间短,基础研究开展较为滞后,开展与苦荞糖运输及调控机制的相关研究工作,可为探索苦荞生长发育与产量形成提供科学参考。本研究首次对苦荞 UDP-半乳糖转运基因家族 *FtUTR*

收稿日期:20201-04-14

基金项目:国家自然科学基金(编号:32060511);贵州省科技支撑计划(编号:黔科合 ZC[2019]2298);贵州省高层次创新型人才“千层人才”项目;贵州省荞麦种质资源保育及创新重点实验室建设基金(编号:黔教合 KY[2017]002);贵州省研究生教育创新计划(编号:黔教合 YJSCXJH[2020]100)。

作者简介:石桃雄(1980—),女,宁夏石嘴山人,博士,副教授,研究方向为荞麦数量遗传学,E-mail:shitaoxiong@126.com;共同第一作者:汪 燕(1985—),女,重庆人,博士,副教授,研究方向为荞麦种质资源创新与遗传育种,E-mail:yanwanguf@163.com。

通信作者:梁成刚,博士,副教授,研究方向为荞麦遗传育种。E-mail:jesselcg@163.com。

基因进行筛选、鉴定与生物信息学分析,明确 *FtUTR* 基因信息及编码蛋白理化特性、系统发育关系,并结合转录组测序分析苦荞 *FtUTR* 的表达模式等,为苦荞糖类运输的分子调控机制等相关研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

基于拟南芥 TAIR 基因库 (<https://www.arabidopsis.org/about/datasources.jsp>) 中查询获得的 *AtUTR* 基因序列和苦荞转录组测序数据库的基因功能注释,进行序列同源比对,筛选并鉴定苦荞 *FtUTR* 基因。

1.2 苦荞 *FtUTR* 基因及编码蛋白的序列分析

登陆 NCBI 网站 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/>) 进行苦荞 *FtUTR* 基因的最长开放阅读框编码蛋白(MaxORF)及编码蛋白的氨基酸序列预测。登陆 Expasy 网站 (<https://web.expasy.org/protparam/>) 进行苦荞 *FtUTR* 编码蛋白的氨基酸残基数、蛋白分子质量、等电点、疏水性和脂肪族氨基酸指数的预测。登陆蛋白结构预测网站 (<http://smart.embl-heidelberg.de/>) 进行苦荞 *FtUTR* 蛋白的跨膜结构功能域预测。利用 DNAMAN 软件分析

*FtUTR* 氨基酸序列的保守位点。利用 MEGA 5.0 软件 Cluster W 进行 *FtUTR* 氨基酸序列多重序列比对分析,使用 Neighbor-joining 法进行蛋白聚类分析,重复次数设置为 1 000 次。

1.3 苦荞 *FtUTR* 基因的表达与相关性分析

试验于 2018 年在贵州省荞麦工程技术研究中心基地进行,在苦荞出苗后 5、10、15 d 对基部茎进行转录组测序和基因表达分析,并鉴定差异表达基因(DEGs)。利用 MeV 软件制作 *FtUTR* 基因的表达量热图,SPSS 19.0 进行 *FtUTR* 基因表达量的相关性分析。

2 结果与分析

2.1 苦荞 *FtUTR* 基因及蛋白序列分析

基于转录组测序的基因功能注释与拟南芥 *AtUTR* 序列比对筛选到 9 个同源苦荞 *FtUTR* 基因。如表 1 所示,苦荞 *FtUTR* 序列在 1 920 ~ 5 975 bp 间,MaxORF 的氨基酸残基在 81 ~ 352 个间,分子量在 8 780.03 ~ 39 287.30 u 间,等电点在 4.88 ~ 9.80 间,疏水性在 -0.200 ~ 0.728 间,脂肪族氨基酸指数在 72.35 ~ 111.03 间。跨膜结构域预测发现 6 个 *FtUTR* 的 MaxORF 跨膜结构域在 2 ~ 8 个间,3 个 *FtUTR* 的 MaxORF 蛋白不含有跨膜结构域。

表 1 苦荞 *FtUTR* 基因序列分析

基因编号	基因序列 (bp)	氨基酸 (个)	分子量 (u)	等电点	脂肪族 氨基酸指数	疏水性	跨膜结构域 数量(个)
FtPinG0002689200.01	3 638	100	11 107.10	8.61	101.30	0.632	0
FtPinG0001052700.01	2 347	332	36 840.07	9.56	93.43	0.277	5
FtPinG0001901300.01	2 193	126	14 380.89	9.80	88.97	0.196	3
FtPinG0006904300.01	2 647	111	13 194.41	4.88	106.22	0.462	0
FtPinG0001931400.01	1 952	352	39 287.30	8.14	102.44	0.410	6
FtPinG0003694100.01	5 975	339	37 165.05	9.16	111.03	0.728	8
FtPinG0001931200.01	1 945	81	8 780.03	8.57	72.35	-0.200	0
FtPinG0006716700.01	1 920	180	19 900.70	5.49	105.61	0.350	2
FtPinG0007731500.01	2 652	101	11 022.00	5.55	96.53	0.388	2

对苦荞 *FtUTR* 的 MaxORF 蛋白序列进行比对分析,结果发现 9 个苦荞 *FtUTR* 的 MaxORF 蛋白序列一致性仅为 19.14%。如图 1 所示,9 个蛋白间不存在完全共同保守位点,仅存在 19 个相对保守位点,说明 *FtUTR* 间氨基酸序列差异较大。

2.2 苦荞 *FtUTR* 蛋白序列分析

利用拟南芥 *AtUTR* 蛋白序列与苦荞 *FtUTR* 蛋白序列进行聚类分析,由图 2 可知,拟南芥

UTR1、UTR3 与苦荞 FtPinG0001052700.01、FtPinG0001901300.01 被聚为一小类;拟南芥 UTR2 与苦荞 FtPinG0001931400.01、FtPinG0006716700.01 被聚为一小类;拟南芥 UTR6 与苦荞 FtPinG0006904300.01 被聚为一小类;拟南芥 UTR7 与苦荞 FtPinG0003694100.01 被聚为一小类;另外,苦荞 FtPinG0007731500.01、FtPinG0002689200.01 和 FtPinG0001931200.01 被聚为一小类。

FtPinG0001052700.01.seq	.....MELHSSGLRRVLLLSFCVAGIWTAYISQGVILQENLSTKRFGADEKRF	47
FtPinG0001901300.01.seq	.....	0
FtPinG0001931200.01.seq	.....	0
FtPinG0001931400.01.seq	.....MKGNDDQARSLFGICLSSRPVWHQFLICSSGFFFGYGLINGVCEEVY	47
FtPinG0002689200.01.seq	.....	0
FtPinG0003694100.01.seq	MASNSTMNPILPVTEASRGDDKLFKGSAMTKRGAYAAISYMSCAVLLILFNKAALSSYSF	60
FtPinG0006716700.01.seq	.....	0
FtPinG0006904300.01.seq	.....	0
FtPinG0007731500.01.seq	.....	0
Consensus		
FtPinG0001052700.01.seq	EHLAFLN..LAQNVVCLFSY....MMIKLWSRSSVGGAPWSSFWAGITNTIGFAMGIE	101
FtPinG0001901300.01.seq	.....	0
FtPinG0001931200.01.seq	.....	0
FtPinG0001931400.01.seq	NRLQFSYGYWFTFVQGFVLA....LIYMNGFTTKQMVNPWKTVVKLSAVLMGSHGLTKG	103
FtPinG0002689200.01.seq	.....	0
FtPinG0003694100.01.seq	PSANVITLQMISSCTFLYAMRRSKMISFSASESLNVIDNPFVTLVPLETLTHTFPLAMAY	120
FtPinG0006716700.01.seq	.....	0
FtPinG0006904300.01.seq	.....	0
FtPinG0007731500.01.seq	.....	0
Consensus		
FtPinG0001052700.01.seq	ALKYISYPGQVLAKSSKMPVMLMGALVYGIR..YSTSEYICTLLVAGGVSMFALAKTSS	159
FtPinG0001901300.01.seq	.....	0
FtPinG0001931200.01.seq	.....	0
FtPinG0001931400.01.seq	SLAFINYPAQIMFKSTKVLFPVMMMGAFIPGLRRKYPVHEYISAVLLVVGILLFTLADANT	163
FtPinG0002689200.01.seq	.....	0
FtPinG0003694100.01.seq	LLYMLVTMEAVRGVNVPMYTTLRRTTVVFTMAMEYILVRQKYTSSIVGSVVLIVLIGAFVA	180
FtPinG0006716700.01.seq	.....	0
FtPinG0006904300.01.seq	.....	0
FtPinG0007731500.01.seq	.....	0
Consensus		
FtPinG0001052700.01.seq	KTISKLAHPNAPLGYLCFVNLAFDGFTNATQDSITSRYPKTTAWDIMLGMNLWGTIYNL	219
FtPinG0001901300.01.seq	.....MLGMNLWGTIYNL	13
FtPinG0001931200.01.seq	.....	0
FtPinG0001931400.01.seq	SPN.....FSIIGILMISGALIMDSFLGNLQEAIFTVNPDTTQMEMLFCCTVVGLPMLI	217
FtPinG0002689200.01.seq	.....	0
FtPinG0003694100.01.seq	GAR...DLSFDSYGYAVVFLANITTAIYLATIARIGKS.SGLNSFGLMWCNGIVCGPLLL	236
FtPinG0006716700.01.seq	.....MISGALIMDSFLGNLQEAIFTVNPDTTQMEMIFCCRIVVGLPMLI	44
FtPinG0006904300.01.seq	.....M	1
FtPinG0007731500.01.seq	.....	0
Consensus		
FtPinG0001052700.01.seq	GLMFGWPQASGYEAIKFKCKQHPAAWDVILFYCLCGAVGQNFIFLTIISRFGLTNTTITTT	279
FtPinG0001901300.01.seq	VFMFGWPQASGYEAIQFCKQHPAAWDVILFYCLCGAVGQNFIFLTIISRFGLTNTTITTT	73
FtPinG0001931200.01.seq	.....MAVVAAENKAMRDKTETWPMKVAIAKNTNTAYTYGCCHEHHARD	45
FtPinG0001931400.01.seq	PPMILTGLS...RAWSSCSQHYPVYAVLVFEAMATFIGQSVLSLIALFGAATTAMVTTA	275
FtPinG0002689200.01.seq	.....MRFLQLASIIICFPLHILHQCPEPPVFTCSAATTLTGLHFLATTSMTSV	48
FtPinG0003694100.01.seq	LWTVYRGDLS.LTMNFPFLFSFGELVVMFESCLLAFFLNYSIFINTTLNSALTQTICGNL	295
FtPinG0006716700.01.seq	PPMILTGLS...RAWSCSCQHYPVYAVLVFEAMATFIGQSVLSLIALFGAATTAMVTTA	102
FtPinG0006904300.01.seq	ELSFRLHS...KLDLVSTDFAIFFVLYTYLSDSEDPNPLVDFICSFVYVENLFLISS	58
FtPinG0007731500.01.seq	.....MIAITGNLSQFICIGRFSATVTFQVLGHM	28
Consensus	s p f s i fg t t	
FtPinG0001052700.01.seq	RKFVSIVVSSLISG.NPLSRNQGSVFMVFSGLSYQIYLLKWQKLOKQKTSRTTI.....	332
FtPinG0001901300.01.seq	RKFVSIVVSSLISG.NPLSKNQGSVFMVFSGLSYQIYLLKWQKLOKQKTKRAT.....	126
FtPinG0001931200.01.seq	NSPVRIMGG.INIG.SPTTLQ..QNIISICTSSAFQNLVS.....	81
FtPinG0001931400.01.seq	RKAVTLLLSYLLFT.KPLTEQHGSGLLLMTMGIILKMVPDSSPKKKQLPDFKEEDDQHQQ	334
FtPinG0002689200.01.seq	LKWLGIYQPTHLPVEVVKFVLFANFSIVGMNVSIMMNSVGFYQVSTNRSTS.....	100
FtPinG0003694100.01.seq	KDLFTIGLGLIFGGLPEDLLNVIGQLLGFISGLYAYYKLMGK.....	339
FtPinG0006716700.01.seq	RKAVTLLLSYLLFT.KPLTEQHGSGLLLMTMGIILKMVPDSSPKKKHLPDFKEEDDQHQQ	161
FtPinG0006904300.01.seq	NCVMCQDFFYFLMLKFLYCLLLIRNWIILNSRSLYHAFTSFARPLELTWQLKS.....	111
FtPinG0007731500.01.seq	KTIFVLILGFMFGKEGLNLHVVGMSIALGMMWYGNASSKPGGKEFWSPVLETQLEE	88
Consensus	k v ll g pl g k k	
FtPinG0001052700.01.seq	.....	332
FtPinG0001901300.01.seq	.....	126
FtPinG0001931200.01.seq	.....	81
FtPinG0001931400.01.seq	VRLQIGNLDQNEETRPLV	352
FtPinG0002689200.01.seq	.....	100
FtPinG0003694100.01.seq	.....	339
FtPinG0006716700.01.seq	VRLQIGNLDQNEETRPLV	179
FtPinG0006904300.01.seq	.....	111
FtPinG0007731500.01.seq	QDKLMDVEAEGKA.....	101
Consensus		

图1 苦荞 FtUTR 蛋白氨基酸序列的比对分析

## 2.3 苦荞茎发育过程中 *FtUTR* 基因的表达分析

基于转录组测序,检测到 9 个 *FtUTR* 基因在苦荞出苗后 5、10、15 d 茎中均有表达,DEGs 鉴定发现 5 个 *FtUTR* 基因在不同时期茎中差异表达。由图 3-A 可知,不同时期茎 *FtUTR* 基因的表达量变化趋势不一致,主要存在表达量逐渐升高、逐渐降低、先升高后降低以及相对变化幅度较小的 4 种变化类型。由图 3-B 可知,1 个苦荞 *FtUTR* 差异表达基因

(*FtPinG0001931200.01*) 在出苗后 5 d 高表达;2 个苦荞 *FtUTR* 差异表达基因(*FtPinG0001901300.01* 和 *FtPinG0002689200.01*) 在出苗后 10 d 高表达;2 个苦荞 *FtUTR* 差异表达基因(*FtPinG0001931400.01* 和 *FtPinG0001052700.01*) 在出苗后 15 d 高表达,推测不同 *FtUTR* 基因可能在茎的特定发育阶段发挥功能。

## 2.4 苦荞 *FtUTR* 基因的相关性分析

对不同时期苦荞茎 *FtUTR* 基因的表达量进行

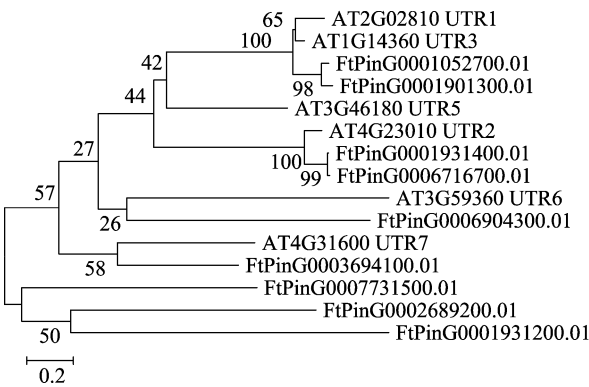


图2 苦荞 FtUTR 蛋白氨基酸序列聚类分析

相关性分析,由表 2 可知,*FtPinG0001931200.01* 与 *FtPinG0001052700.01*、*FtPinG0001931400.01* 呈显著或极显著负相关关系;*FtPinG0002689200.01* 与 *FtPinG0001901300.01* 呈极显著正相关关系,与 *FtPinG0001052700.01*、*FtPinG0001931400.01* 呈显著或极显著负相关关系;*FtPinG0001901300.01* 与 *FtPinG0001052700.01*、*FtPinG0001931400.01* 呈极显著负相关关系;*FtPinG0001052700.01* 与 *FtPinG0001931400.01* 呈极显著正相关关系。

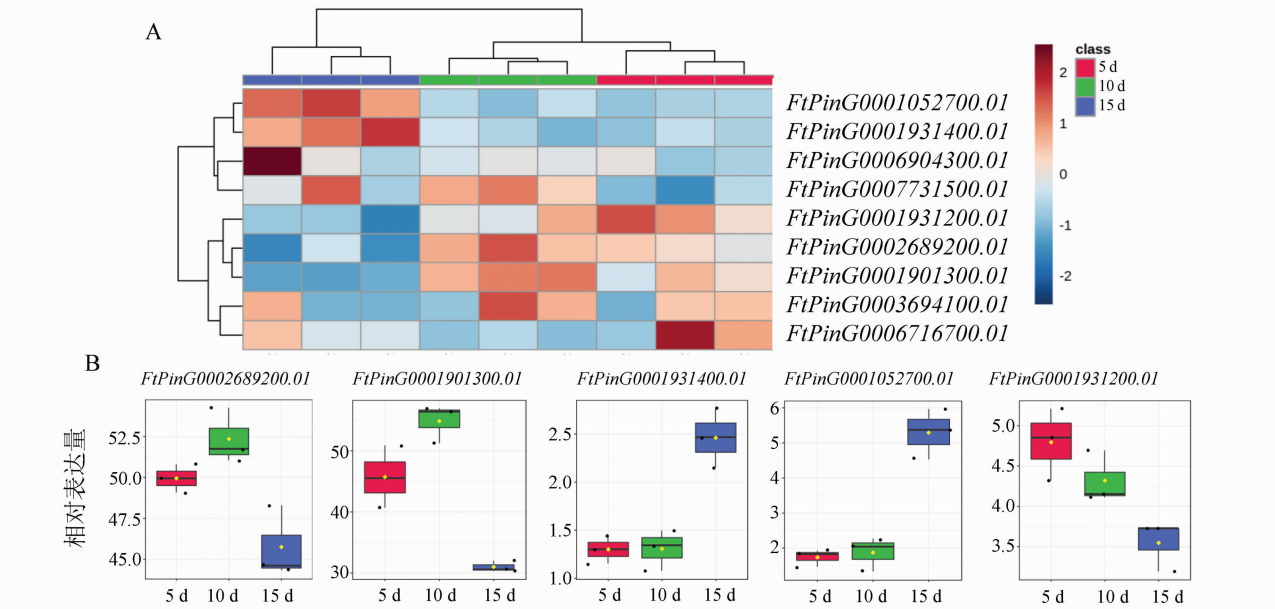


图3 苦荞茎不同发育期 *FtUTR* 的表达热图(A)与差异表达(B)基因分析

表 2 苦荞茎不同发育期 *FtUTR* 基因表达的相关性分析

基因	相关系数								
	<i>FtPinG0003694100.01</i>	<i>FtPinG0001931200.01</i>	<i>FtPinG0002689200.01</i>	<i>FtPinG0001901300.01</i>	<i>FtPinG0006716700.01</i>	<i>FtPinG0007731500.01</i>	<i>FtPinG0006904300.01</i>	<i>FtPinG0001052700.01</i>	<i>FtPinG0001931400.01</i>
<i>FtPinG0003694100.01</i>	1.00	0.15	0.30	0.55	0.30	0.07	0.21	-0.34	-0.44
<i>FtPinG0001931200.01</i>		1.00	0.60	0.57	0.09	-0.38	-0.25	-0.74 *	-0.87 **
<i>FtPinG0002689200.01</i>			1.00	0.84 **	-0.29	0.33	-0.44	-0.79 **	-0.77 *
<i>FtPinG0001901300.01</i>				1.00	-0.08	0.08	-0.43	-0.85 **	-0.82 **
<i>FtPinG0006716700.01</i>					1.00	-0.59	-0.04	0.03	0.06
<i>FtPinG0007731500.01</i>						1.00	0.15	0.25	0.13
<i>FtPinG0006904300.01</i>							1.00	0.50	0.23
<i>FtPinG0001052700.01</i>								1.00	0.88 **
<i>FtPinG0001931400.01</i>									1.00

注: \*、\*\* 分别表示相关性显著( $P < 0.05$ )、极显著( $P < 0.01$ )。

3 讨论与结论

植物 UTR 蛋白介导的 UDP - 半乳糖跨膜运输对非纤维素多糖和糖蛋白合成具有重要作

用<sup>[1-3,15]</sup>。基于拟南芥 UTR 序列,在作物中陆续开展了同源基因的相关研究。例如 Seino 等克隆得到了水稻 OsUGT1、OsUGT2、OsUGT3、OsUGT4,分别编码 350、337、345、358 个氨基酸残基<sup>[10]</sup>。本研究基

于转录组测序的基因功能注释与拟南芥 *UTR* 同源基因进行比对,筛选到 9 个苦荞 *FtUTR* 基因。其中, *FtPinG0001052700.01*、*FtPinG0003694100.01*、*FtPinG0001931400.01* *FtUTR* 基因分别编码 332、339、352 个氨基酸残基,其余 6 个 *FtUTR* 基因的最长开放阅读框编码氨基酸序列较短。跨膜结构预测发现,氨基酸序列较长的 *FtUTR* 蛋白含有多个跨膜结构域,虽然 3 个 *FtUTR* 基因的 MaxORF 不存在跨膜结构域,不过它们的其他 ORF 编码蛋白含有跨膜结构域,因此,推测 9 个苦荞 *FtUTR* 基因均能介导跨膜运输。

Seino 等指出植物中存在多个 UDP - 半乳糖转运基因,但相互间进化关系并不紧密<sup>[10]</sup>。本研究发现,苦荞 9 个 *FtUTR* 蛋白间序列一致性仅为 19.14%,且不存在完全共同保守位点,仅含 19 个相对保守位点,说明苦荞不同 *FtUTR* 蛋白间序列保守性较低。不过,多个拟南芥 *AtUTR* 与苦荞 *FtUTR* 被聚在一起,例如拟南芥 *AtUTR2* 与苦荞 *FtPinG0001931400.01*、*FtPinG0006716700.01* 被聚为一小类,说明不同物种间 *UTR* 蛋白的进化关系较为紧密。

本研究发现苦荞茎不同发育时期 9 个 *FtUTR* 基因表达量变化趋势不一致,基于转录组差异基因分析共鉴定到 5 个 DEGs,其中 *FtPinG0001931200.01* 在出苗后 5 d 高表达;*FtPinG0001901300.01* 和 *FtPinG0002689200.01* 在出苗后 10 d 高表达;*FtPinG0001931400.01* 和 *FtPinG0001052700.01* 在出苗后 15 d 高表达。苦荞出苗后 5 d,幼苗正处于子叶期,营养物质由地下种子向地上部分运输,10 d 时幼苗正逐步完成由子叶期向真叶期的过渡,而 15 d 时植株则完全进入真叶期,因此,推测这些 *FtUTR* 可能在幼苗的特定发育阶段发挥作用。另外,4 个 *FtUTR* 基因在茎不同发育时期表达量无明显变化,表明它们可能在幼苗发育过程中持续发挥作用。相关性研究发现,苦荞中 *FtUTR* 基因中 5 个 DEGs 间存在多个显著正相关或负相关的关系,而其余 4 个 *FtUTR* 基因与其他 *FtUTR* 基因间不存在显著性相关,说明这些 DEGs 间可能协调发挥功能或相互间存在功能互补现象。本研究为下一步深入探索苦荞 *FtUTR* 调控 UDP - 半乳糖运输以及生长发育提供了基础。

#### 参考文献:

[1] Zimowski J. Characterization of UDP - galactose; tomatidine

galactosyltransferase from tomato (*Lycopersicon esculentum*) leaves [J]. Acta Biochimica Polonica, 1994, 41 (2): 202 - 204.

- [2] Bergenstrahle A, Tillberg E, Jonsson L. Characterization of UDP - glucose: solanidine glucosyltransferase and UDP - galactose: solanidine galactosyltransferase from potato tuber [J]. Plant Science, 1992, 84 (1): 35 - 44.
- [3] Norambuena L. Transport of UDP - galactose in plants [J]. Journal of Biological Chemistry, 2002, 277 (36): 32923 - 32929.
- [4] Sprong H, Degroote S, Nilsson T, et al. Association of the Golgi UDP - galactose transporter with UDP - galactose: ceramide galactosyltransferase allows UDP - galactose import in the endoplasmic reticulum [J]. Molecular Biology of the Cell, 2003, 14 (8): 3482 - 3493.
- [5] Khalil M F, Kajiura H, Fujiyama K, et al. The impact of the overexpression of human UDP - galactose transporter gene *hUGT1* in tobacco plants [J]. Journal of Bioscience and Bioengineering, 2010, 109 (2): 159 - 169.
- [6] Reyes F, Marchant L, Norambuena L, et al. AtUTR1, a UDP - glucose/UDP - galactose transporter from *Arabidopsis thaliana*, is located in the endoplasmic reticulum and up - regulated by the unfolded protein response [J]. The Journal of Biological Chemistry, 2006, 281 (14): 9145 - 9151.
- [7] Bakker H, Routier F, Oelmann S, et al. Molecular cloning of two *Arabidopsis* UDP - galactose transporters by complementation of a deficient Chinese hamster ovary cell line [J]. Glycobiology, 2005, 15 (2): 193 - 201.
- [8] Rollwitz I, Santaella M, Hille D, et al. Characterization of AtNST - KT1, a novel UDP - galactose transporter from *Arabidopsis thaliana* [J]. FEBS Letters, 2006, 580 (17): 4246 - 4251.
- [9] Handford M, Rodríguez - Furlán C, Marchant L, et al. *Arabidopsis thaliana* AtUTR7 encodes a golgi - localized UDP - glucose/UDP - galactose transporter that affects lateral root emergence [J]. Molecular Plant, 2012, 5 (6): 1263 - 1280.
- [10] Seino J, Ishii K, Nakano T, et al. Characterization of rice nucleotide sugar transporters capable of transporting UDP - galactose and UDP - glucose [J]. Journal of Biochemistry, 2010, 148 (1): 35 - 46.
- [11] 苏莹, 杜强, 郭崇炎, 等. 水稻 *OsUGT1* 基因的生物信息学及表达谱分析 [J]. 华北农学报, 2020, 35 (5): 1 - 10.
- [12] 梁诗涵, 李境, 周达, 等. 中国苦荞主产区苦荞种质形态性状的遗传多样性分析 [J]. 分子植物育种, 2020, 18 (21): 7254 - 7266.
- [13] 国旭丹, 王超楠, 张婧, 等. 苦荞抗氧化性与生长条件的相关性 [J]. 中国粮油学报, 2019, 34 (3): 19 - 23, 37.
- [14] 李俊, 卢扬, 赵刚, 等. 苦荞芽苗茶饮料发酵前后营养、风味及抗氧化活性的变化 [J]. 食品与机械, 2019, 35 (7): 187 - 192.
- [15] Reyes F, León G, Donoso M, et al. The nucleotide sugar transporters AtUTR1 and AtUTR3 are required for the incorporation of UDP - glucose into the endoplasmic reticulum, are essential for pollen development and are needed for embryo sac progress in *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant Journal, 2010, 61 (3): 423 - 435.