J Plant Biotechnol (2018) 45:196-206
DOI:https://doi.org/10.5010/JPB.2018.45.3.196

ISSN 1229-2818 (Print)
ISSN 2384-1397 (Online)

Review

고구마 생명공학연구 현황과 조건 불리지역 분자육종 전망

김호수 · 윤웅한 · 이찬주 · 김소은 · 지창윤 · 곽상수

Status of research on the sweetpotato biotechnology and prospects of the molecular breeding on marginal lands

Ho Soo Kim · Ung-Han Yoon · Chan-Ju Lee · So-Eun Kim · Chang Yoon Ji · Sang-Soo Kwak

Received: 17 September 2018 / Revised: 20 September 2018 / Accepted: 20 September 2018
ⓒ Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract Dramatic increase in global population accompanied by rapid industrialization in developing countries has led to serious environmental, food, energy, and health problems. The Food and Agriculture Organization of the United Nations has estimated world population will increase to 9.7 billion by 2050 and require approximately 1.7 times more food, and more than 3.5 times energy than that of today. Particularly, sweetpotato is easy to cultivate in unfavorable conditions such as heat, drought, high salt, and marginal lands. In this respect, sweetpotato is an industrially valuable starch crop. To replace crops associated with these food and energy problems, it is necessary to develop new crops with improved nutrients and productivity, that can be grown on marginal lands, including desertification areas using plant biotechnology. For this purpose, exploring useful genes and developing genetically modified crops are essential strategies. Currently, sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] have been re-evaluated as the best health food and industrial crop that produces starch and low molecular weight antioxidants, such as vitamin A, vitamin E, anthocyanins and carotenoids. This review will focus on the current status of research on sweetpotato biotechnology on omics including genome sequencing, transcriptome, proteomics and molecular breeding. In addition, prospects on molecular breeding of sweetpotato on marginal lands for sustainable development were described.

Keywords Sweetpotato, Omics, Molecular breeding, Marginal land, Food security, Biomaterials

서 론

급속한 세계인구의 증가와 산업화로 인한 바이오 연료의 과도한 사용은 심각한 식량, 에너지, 환경 문제를 초래하고 있다. 지난 100년 동안 세계경제는 유례없는 성장과 발전을 이루었으나 급속한 산업화와 경제발전으로 인한 무분별한 개발은 결과적으로 지구 온난화, 사막화, 생물 다양성 문제와 같은 환경 문제를 더욱 심각하게 만들고 있다. 특히 세계 식량 생산량은 증가하였지만 세계 인구의 급격한 증가와 농업인구의 감소, 바이오 에탄올과 같은 대체 연료의 개발, 사료용 곡물의 사용 증가로 인하여 식량부족 문제는 심각해지고 있다.

2015년 FAO의 보고에 의하면 현재 세계 인구의 약8억1천5백만 명이 영양부족 상태로 지내고 있으며, 향후 세계인구는 2050년 97억 명, 2100년 110억 명에 도달할 것으로 전망하면서 현재보다 약 1.7배의 식량과 3.5배 이상의 에너지가 필요할 것으로 예상하고 있다(FAO 2015). 이런 심각한 상황임에도 불구하고 인구가 많은 개발도상국의 발전에 따른 동물성 단백질의 소비량이 증가하고 있으며 동물을 사육하기 위

†These authors contributed equally to this work.
H. S. Kim† · C.-J. Lee · S.-E. Kim · S.-S. Kwak (✉)
한국생명공학연구원 식물시스템공학연구센터
(Plant Systems Engineering Research Center, Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology (KRIBB), Daejeon 34141, Korea)
e-mail: sskwak@kribb.re.kr

U.-H. Yoon†
국립농업과학원 유전체과
(Genomics Division, National Academy of Agricultural Science, Jeonju 54875, Korea)

C. Y. Ji
㈜한국과기산업 기업부설연구소
(Research & Development Center, Korea Scientific Technique Industry Co., Ltd., 67, Saneop-ro 92, Gwonseon-gu, Suwon-si 16643, Korea)

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

한 사료로서의 곡물 사용이 증가하고 있다(Cargill 2014). 이러한 글로벌 식량, 에너지 부족문제를 해결하기 위해서는 조건 불리지역에 적합한 재해내성 식량작물의 개발이 시급한 현실이다.

고구마 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam]는 메꽃과에 속하는 식물로 전분, 비타민, 식이섬유 등이 풍부한 세계 7대 작물이다. 다른 주곡 작물에 비해 고온, 건조, 고염 등 척박한 지역에서도 잘 자라는 재배 특성을 가지고 있다. 2008년 미국 농무부(USDA)는 대표적인 바이오 에탄올 생산 작물인 옥수수, 카사바, 고구마, 감자 등을 척박한 땅에서 재배한 결과 고구마가 단위면적당 가장 많은 탄수화물을 생산하며 특히 조건 불리지역에 가장 적합한 바이오 에탄올 작물로 평가하였다(Ziska et al. 2009). 따라서 사막화 지역, 간척 지역, 공해 지역 등 조건 불리지역에 재배 적합한 환경재해내성 고구마 개발은 사료나 식량자원의 확보뿐만 아니라 탄소 배출권 확보를 통한 친환경 에너지 생산에도 크게 기여할 수 있을 것으로 생각된다. 본 논문에서는 오믹스 기반 고구마 생명공학 연구에 대한 최근 동향 및 조건 불리지역에 적합한 고구마 개발에 대한 향후 전망에 대하여 소개하고자 한다.

고구마 오믹스 기반 연구 현황

고구마는 단위 면적 당 최고의 전분 생산량을 나타내어 식량 작물로서 뿐만 아니라 최근소득 수준의 증가와 생활 여건의 향상에 따른 국민 건강에 대한 관심의 확대에 따라 기능성 식품으로서의 고구마가 주목을 받고 있다. 고구마에 많이 함유된 비타민 A, 비타민 C와 베타카로틴, 안토시아닌 등의 기능성 성분은 고령화 사회의 질병 예방에 도움이 될 수 있다. 최근 세계 각국은 고구마의 생산성 향상과 기능성 관련 유전자 탐색 및 활용을 위한 오믹스 기반 고구마 육종 연구에 박차를 가하고 있다.

고구마 유전체 분석 연구 동향

식용으로 사용하는 고구마의 염색체는 6배체(2n=6x=90)로 구성되어 있으며, 유전체 크기는 3 Gb 전후의 크기를 나타낸다. 특히 고구마의 배수체 구조는 매우 복잡하여 유전체 연구를 수행하는데 많은 어려움이 있다. 2018년 8월까지 미국 NCBI의 GenBank에 등록된 고구마 nucleotide 정보는 447,732개, EST 정보는 131,669개 그리고 유전자 정보는 48,796개 등록되어 있다(Table 1).

최근 10년간 PacBio, Illumina 등의 차세대 염기서열분석기의 발달과 더불어 고구마 유전체 연구가 활발히 진행되고 있다. 국내에서의 고구마 유전체 해독 연구는 2014년 4월부터 포스트게놈 다부처유전체 사업의 지원으로 농촌진흥청(국립농업과학원, 국립식량과학원 바이오에너지작물연구소)과 한국생명공학연구원이 참여하여 Xushu 18 품종 및 국내 고구마 품종 유전체 해독 연구를 수행하고 있다(Yoon et al. 2015). 아울러 2014년에 고구마 유전체 해독 연구의 효율화 및 가속화를 위하여 한·중·일 고구마연구협의회(Trilateral Research Association of Sweetpotato, TRAS)를 구성하고 세계에서 가장 많은 면적에서 재배되고 있는 중국의 Xushu 18(6배체) 고구마 유전체 해독을 우선적으로 추진하기로 하였다. 본 연구를 위하여 3개국이 분담하여 데이터를 생산하고 정보 해석을 수행하고 있다. 일본(Kazusa DNA연구소, NARO 큐슈오끼나와농업연구센터)에서는 고구마 고밀도 유전자 지도를 작성하였으며 중국(중국농업대학, 중국농업과학원 고구마연구소)에서는 유전체 해독 위한 식물재료(Xushu 18 계통, high density mapping용 S1 population)를 제공하였다. 한국(농촌진흥청, 한국생명공학연구원)은 신규 유전체(NGS) 데이터 분석 및 전사체 해석과 함께 유전체 주석 달기(genome annotation)를 진행 중이다.

현재까지 고구마 유전체 관련 주요 연구 결과로는 일본

Table 1 The list of plant genomics DB and URL

DB	URL
Arabidopsis DB	https://www.arabidopsis.org/
Casava DB	http://cassava.psc.riken.jp/
DDBJ	http://www.ddbj.nig.ac.jp/
Morning glory	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/46552
NABIC	http://nabic.rda.go.kr/
NCBI sweetpotato	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/search/?term=Ipomoea
Potato DB	http://solanaceae.plantbiology.msu.edu/
RAP DB	http://rapdb.dna.affrc.go.jp/
Sweetpotato 2x DB	http://sweetpotato-garden.kazusa.or.jp/
Sweetpotato 6x DB	http://public-genomes-ngs.molgen.mpg.de/SweetPotato/
Sweetpotato DB	http://sweetpotato.plantbiology.msu.edu/
Wheat DB	https://wheat.pw.usda.gov/GG3/db-info

Table 2 Genome assembly statistics of Taizhong 6 (NCBI database, Yang et al. 2017)

Category	Status
Total sequence length (bp)	837,013,208
Total assembly gap length (bp)	100,947,607
Number of scaffolds	28,461
Scaffold N50 length (bp)	41,463,214
Scaffold L50 length (bp)	10
Number of contigs	180,720
Contig N50 length (bp)	6,504
Contig L50 length (bp)	34,201
Total number of chromosomes	15
Number of component sequences (WGS)	28,461

Kazusa DNA 연구소의 Hirakawa 등 (2015)이 6배체 고구마인 *I. batatas* (L.) Lam의 조상으로 알려진 야생종 2배체 고구마(*I. trifida*) 유전체 해독 연구를 수행하였다. Illumina HiSeq 염기서열분석기를 이용하여 순계의 Mx23Hm(513 Mb)종과 잡종의 0431-1(712 Mb)종 등 2종의 2배체 고구마 유전체분석을 수행하였다. 2배체 고구마 유전체내에 존재하는 유전자 분석을 행한 결과 Mx23Hm 종에서는 62,407개 0431-1 종에서는 109,449개의 유전자를 포함하고 있었다. 고구마와 같은 메꽃과 식물인 나팔꽃의 유전체 해독이 2016년 완료되었다(Hoshino et al. 2016). 나팔꽃 염색체는 야생종 고구마 염색체 수와 같은 15개의 염색체로 구성되어 있었으며 전체 길이는 736 Mb를 나타내었다. 나팔꽃 유전체는 42,783개의 유전자로 구성되어 있었으며 두 종간의 유전체 비교분석 연구를 통하여 고구마와 나팔꽃의 진화 과정 분석 연구 및 종 특이적인 유용 형질 유전자 분석 연구가 활발히 이루어질 것으로 생각된다.

최근까지 6배체 고구마의 유전체 해독 연구는 작물의 중요성에 비하여 연구가 많이 이루어지지 않고 있다. 그러나 6배체 고구마 Xushu 18의 유전체 해독 연구는 한중일 공동연구를 통하여 많은 진전을 이루고 있다. 고구마 유전체 해독을 위하여 우선 고구마 고밀도 유전자 지도 작성을 수행하였다. Shirasawa 등은 Xushu 18을 자가 수정한 S1 mapping population 142개를 가지고 RADseq 분석을 통하여 고밀도 SNP 유전자 지도 작성 연구를 수행하였다(Shirasawa et al. 2017). 그 결과 S1 집단에서 28,087개의 SNP를 얻었으며 이들 정보를 이용하여 96 개의 linkage group(LG)을 작성하였으며 Linkage map은 33,020.4 cM을 나타내었다. 본 연구에서 사용된 RADseq linkage map 작성 기술은 다른 배수체 식물 종의 고밀도 지도 작성에 중요하게 사용될 것으로 생각된다. 6배체 고구마 Xushu 18 유전체 해독 연구를 위하여 최근 많은 기술적인 진전이 이루어진 PacBio 염기서열분석 기술 및 DenovoMAGIC (NRGene) 을 이용하여 유전체 분석을 수행하였다. 이후 Bionano 및 Hi-C 분석 기술을 이용하여 고구마 거대 유전체 조립을 실시한 결과 Xushu 18 유전체에는 약 7만개의 유전자를 포함하고 있음을 확인 하였다(personal communication). 그러나 최근까지 고구마의 다배수체를 정확히 조립하는 기술은 확립되지 않은 상태로 고밀도 유전자지도를 이용한 다배수체 유전체 조립을 시도하고 있다. 또한 중국의 Yang 등은 Taizhong 6 품종을 이용하여 Hiseq 및 Roche 454 염기서열 분석기를 이용하여 고구마 염기서열을 분석 한 후 반수체상태의 염기서열조립을 시도하였다(Yang et al. 2017). 그 결과 15개 염색체 상태의 Taizhong 6 유전체를 조립하였으며 그 염색체는 35,919개의 scaffold로 구성되어 있었으며 전체 염색체 길이는 836.316 Mb를 나타내었다(Table 2).

또한 고구마에 함유된 풍부한 에너지원과 비타민 등의 영양소를 이용하여 아프리카 사하라 남쪽 지역의 기근과 영양문제를 해결하기 위해 2014년 빌게이츠 재단(Bill & Melinda Gates Foundation)은 유전체정보를 기반으로 하는 고구마 육종프로젝트를 시작하였다. 미국 노스캐롤라이나 주립대학을 주축으로 국제감자연구소, 우간다 국립작물자원연구소 등이 참여하는 컨소시엄을 구성하여 고구마 육종을 위한 2배체 고구마 *I. trifida* (NSP306)와 *I. triloba* (NSP323)의 유전체 해독을 실시하였다. 그 결과 *I. trifida* (NSP306)의 유전체 길이는 462 Mb로 32,301개의 유전자를 포함하였으며 *I. triloba* (NSP323)의 유전체 길이는 458 Mb로 31,426개의 유전자를 포함하였다. 이들 유전체 분석 결과는 web DB로 공개를 하고 있다(Table 1).

한편 고구마 유전체 해독 과정 중에 분석된 고구마 엽록체 유전체 분석 및 미토콘드리아 유전체 분석을 통하여 식물 진화학적 해석 연구가 이루어지고 있다. 고구마 유전체 연구 동향 분석은 향후 고구마의 분자 육종 연구를 수행하는 연구자들에게 생산성 및 기능성 향상을 위한 양질의 유전체 정보를 제공할 수 있을 것이다. 무엇보다 6배체 고구마 유전체 해독 연구 과정에서 얻어지는 결과들은 많은 식물체가 가지고 있는 다배수체 유전체 해독 문제 해결에 큰 기여를 할 것으로 기대된다.

고구마 전사체 분석 연구 동향

고구마의 배수체 구조의 복잡성과 유전체 정보의 부족으로 인한 고구마 육종 연구에 많은 제약이 있다. 따라서 고구마의 전사체 분석을 통한 연구는 고구마의 성장과 발달과정에 중요한 유전자 및 전사 인자의 발굴과 기능 분석에 좋은 대안이 될 수 있다. 고구마 전사체 분석 연구는 최근 NGS를 이용한 전사체 분석연구가 진행되고 있다. 현재 고구마 전사체 분석을 통한 기능 연구는 크게 생물학적/비생물학적 스트레스, 저장뿌리 생성, 꽃 발달과정, 안토시아닌 생합성, 카로티노이드 생합성, 전분 생합성 등에 관한 연구가 보고되고 있다(Table 3).

아직까지 고구마의 저장뿌리의 생성에 관한 분자메커니즘이 정확하게 보고가 되고 있지 않아 전사체 분석을 통한 저장뿌리 생성의 중요 조절 유전자를 규명하고자 전사체 연구가 활발히 진행되고 있다. 반면 환경스트레스에 관한 전사체 연구는 많이 부족한 실정이다. 고구마 저장뿌리 형성 과정에서 시기별 특이적 유전자 발현을 분석해본 결과 DA1-related, SHORT-ROOT, BEL1-like, sucrose phosphate synthase, ADP-glucose pyrophosphorylase, starch synthase 등이 저장뿌리에서 발현이 높음을 알 수 있었다(Tao et al. 2012; Firon et al. 2013). 최근 고구마 저장뿌리가 생성되는 것과 생성되지 않는 품종을 이용한 비교전사체 연구가 보고 되었다. 고구마 저장뿌리가 생성되지 않는 품종과 비교하여 세포벽 pectin polysaccharide의 구성단백질인 rhamnogalacturonate lyase, K^+ efflux antipoter인 KEA5, 세포소기관의 분화과정에 관여하는 ERECTA protein kinase 유전자가 저장뿌리가 생성되는 품종에서만 발현되는 것이 확인되었다(Ponniah et al. 2017). 향후 전사체 분석으로 발굴된 유전자의 기능분석을 통해 고구마 저장뿌리 생성의 분자메커니즘 규명과 유용 유전자를 활용한 고구마 생산성 향상에 기여할 수 있을 것으로 기대된다. 환경스트레스에 반응하는 고구마 전사체 분석은 저온과 염 스트레스에 관한 연구가 보고되었다. 고구마 저장뿌리를 이용한 전사체 분석을 통해 저온 저장 시 biosynthesis of unsaturated fatty acids, pathogen defense, phenylalanine metabolism, lignin biosynthesis에 관련된 유전자들이 발현이 증가하는 반면, glycerophospholipid metabolism, antioxidant enzyme, carbohydrate metabolism, energy metabolism에 관여하는 유전자는 발현이 감소하는 것을 알 수 있었다(Ji et al. 2017). 저온저장 전사체 분석을 통해 확보된 핵심유전자를 활용하면 저온에 취약한 고구마 특성을 극복하여 저온내성 품종 개발을 할 수 있을 것이다. 또한 염 스트레스 감수성 품종과 저항성 품종을 이

Table 3 Transcriptome profiling in sweetpotato

Biological functions	Summary	Reference
Abiotic stress	Transcriptome profile of sweetpotato tuberous roots under low temperature stress	Ji et al. (2017)
	Identification of salt tolerance-related genes	Zhang et al. (2017 a)
	Identification of chilling injury-related genes	Xie et al. (2018)
Biotic stress	Identification of RNA virus sequences	Gu et al. (2014)
	Identification of defense-related genes against Fusarium	Lin et al. (2017)
Flower development	Flower transcriptome of sweetpotato	Tao et al. (2013)
Nutritional value	Identification of anthocyanin biosynthesis genes	Ma et al. (2016)
	Comparative transcriptome analysis of purple-fleshed sweetpotato	Zhao et al. (2018)
	Comparative transcriptome analysis of orange-fleshed sweetpotato	Li et al. (2015)
	Identification of carotenoid synthesis-related genes	Qin et al. (2017)
	Starch metabolism in storage root	Zhang et al. (2017 b)
	Identification of starch biosynthesis genes	Yang et al. (2018)
Storage root formation	Root transcriptome of sweetpotato	Wang et al. (2010)
	Transcriptome profiling in different tissues and at different developmental stages of sweetpotato	Tao et al. (2012)
	Tuberous root transcriptome of purple-fleshed sweetpotato	Xie et al. (2012)
	Carbon flow investigation in storage root development pathway	Firon et al. (2013)
	Transcriptome analysis of the roots from tuber and non-tuber forming cultivars	Ponniah et al. (2017)

용한 비교 전사체 분석을 통해 고구마가 내염성 표현형을 보이는 것은 Jasmonic acid (JA) 신호전달과정과 관련이 있으며 감소된 DNA methylation 과정이 내염성에 관여한다고 보고되었다(Zhang el al. 2017a). 최근 저자들의 연구팀에서는 저온저장성이 우수 품종과 취약 품종을 이용하여 6주간 4°C 에서 저장한 샘플을 RNA-seq 분석 후 de novo transcriptome assembly를 수행하여 27,636개의 unigene을 분리 하였다(Ji 2018). 현재 품종별 저온 저장에 따른 발현이 차이가 나는 유전자를 분석한 결과 저온 저장성 우수 품종에서 스트레스 관련 유전자들의 발현이 매우 높음을 알 수 있었다. 다양한 환경스트레스에 대한 고구마 전사체 분석 연구는 고구마의 성장과 환경스트레스 내성을 조절하는 가소성 인자의 발굴에 기여할 수 있을 것이다. 이를 통해 조건 불리지역에서도 잘 자라는 고구마 품종 개발로 식량부족 문제를 해결하는데 도움이 될 것으로 기대된다.

고구마 단백질체 분석 연구 동향

단백질체 분석은 특정 단백질의 발현 양상의 변화, post-translational modification, 다른 단백질간의 상호작용과 단백질 전체 수준에서의 구성 및 기능 등을 연구하여 단백질 수준에서 총괄적으로 이해할 수 있는 연구 분야이다(Blackstock and Weir 1999). 전사체 연구와 비교해서 고구마에서 단백질체 연구는 국내외적으로 많이 이루어지지 않고 있는 실정이다. Lee et al.(2012)은 오렌지색 고구마와 자색 고구마의 저장뿌리를 이용하여 단백질체 분석을 수행한 결과 발현이 차이 나는 35개의 단백질을 분리할 수 있었고 그 중 18개의 단백질은 오렌지색 고구마에서만 발현되는 것을 확인하였다. 저장뿌리 발달과정에 따른 시기별 단백질체 분석결과에서는 30개의 단백질 발현의 차이를 볼 수 있었으며 disulfide isomerase, anionic peroxidase, putative ripening protein, sporamin B, sporamin A를 포함하는 13개의 단백질이 저장뿌리에서만 발현되는 것을 알 수 있었다(Lee et al. 2015). 중국의 Wang et al. (2016c)은 자색고구마의 저장뿌리에서 39개의 단백질이 발현이 증가 되어있는 반면 11개의 단백질은 감소되어 있는 것을 보고하였다. 그리고 이들 단백질체 정보를 이용하여 anthocyanin 축적에는 전분의 분해가 관여하는 것을 해석하였다. Ha et al. (2017)은 고구마뿌리혹선충에 저항성 품종과 감수성 품종을 이용한 비교 단백질체 분석을 통해 저항성 품종에서 발현이 높은 64개의 단백질을 분리하였으며, 이 중 20개의 단백질이 병 반응, 셀 구조, 에너지 대사에 관련된 단백질임을 확인하였다. 최근 저자들의 연구팀은 저온 저장성 우수 품종과 취약 품종을 활용한 비교 단백질체 분석을 통해 저온 저장성에 관여하는 단백질 분석을 진행 중에 있다. 저온 스트레스뿐만 아니라 저온 저장성에 관여하는 단백질 분석을 통해 저온에 취약한 고구마의 품질을 향상시키는데 도움이 될 수 있을 것이다.

고구마 분자육종 연구 현황

지금까지 고구마는 교배를 통한 전통적인 육종 방법을 활용하여 우수한 품질을 가진 고구마 품종을 개발해 왔으나, 고구마는 6배체로서 배수체 구성이 복잡하고 자가 불화합성으로 인한 종자 생성의 어려움으로 인해 우수 품종을 가진 고구마 개발에 제약이 있다. 하지만, 생명공학 기술을 활용한 분자 육종은 전통 육종을 통한 품종 개량의 어려움을 극복 할 수 있다. 현재 다양한 유전자의 과발현 및 발현 억제를 통해 환경스트레스에 저항성을 향상시킬 뿐만 아니라 품질 및 수확량도 개선된 고구마가 개발되고 있다(Table 4). 염, 건조, 저온, 고온 등을 포함하는 비생물학적 스트레스 저항성에 관련된 다양한 유전자의 기능이 밝혀졌으며 바이러스 및 선충에 대한 내성이 증가된 형질전환 고구마도 보고되었다. 또한 대사조절 인자들의 과발현 및 발현 억제를 통해 전분, 카로티노이드, 안토시아닌 함량이 증가된 고구마도 개발 되었다.

고구마에 고 함유 되어있는 카로티노이드는 광합성 보조색소로서 모든 식물에 존재하며 특히 산화 스트레스로부터 엽록체를 보호하는 역할을 한다. 또한 사람과 가축에게 비타민A의 전구물질로 작용하여 암이나 심혈관계 질환, 눈 질병에서부터 보호해주는 중요한 역할을 한다. 식물에서 카로티노이드 축적에 관여하는 Orange (Or) 유전자는 모든 식물체에 존재하며 최근 조류에서도 존재한다고 보고되고 있다 (Morikawa et al. 2017). Or 유전자는 노란색의 꽃양배추에서 처음으로 발견되었으며 카로티노이드 특히 β-카로틴의 축적을 유도하며 카로티노이드 저장기관인 chromoplast 의 분화를 촉진한다고 알려져 있다(Lu et al. 2006). 지금까지 양배추, 애기장대, 멜론, 수수, 고구마 등 몇몇 식물체에서 Or 유전자의 기능이 보고되고 있다(Kim et al. 2018). 특히 본 저자들의 연구팀에서 보고한 고구마 IbOr 유전자는 노란색의 신황미 품종에서 처음으로 분리되었으며 하얀색의 고구마 배양세포에 과 발현 시켰을 때 배양세포가 노란색을 띄며 β-카로틴을 포함하는 카로티노이드 함량이 증가되는 것이 확인되었다(Kim et al. 2013a). IbOr 단백질은 DnaJ 도메인을 가지고 있으면서 높은 수준의 샤페론 활성을 가지고 있다. IbOr 단백질이 가진 샤페론 활성은 고온 및 산화스트레스에 식물체가 노출되었을 때 카로티노이드 합성과정에서 중요한 phytoene synthase(PSY) 단백질을 보호함으로서 정상적인 카로티노이드 생합성 과정이 일어나게 한다고 알려져 있다 (Park et al. 2016). 또한 IbOr 단백질이 광합성과정에 관여하는 주요 단백질의 하나인 PsbP 단백질과 결합하는 것이 확인되었고 IbOr 과발현 형질전환 고구마 식물체가 고온(47°C)에서도 정상적인 광합성과정을 통해 고온에 내성을 가지는 것이 보고되었다(Kang et al. 2017b). 최근 본 연구팀에서는 하나의 아미노산을 치환한 IbOr R96H 유전자를 고구마 배양 세포에 형질전환 하였을 때 카로티노이드 함량이 매우 높은 수

Table 4 Summary of transgenic sweetpotato plant

Biological functions	Gene	Phenotype	Reference
Abiotic stress	*FSPD1*	Enhanced tolerance to chilling and heat stresses	Kasukabe et al. (2006)
	SOD/APX	Enhanced tolerance to oxidative, cold and salt stresses	Lim et al. (2007) Yan et al. (2016)
	AtNDPK2	Enhanced tolerance to drought and salt stresses	Kim et al. (2009)
	LOS5	Enhanced tolerance to salt stress	Gao et al. (2011)
	GmSCOF1	Enhanced tolerance to cold stress	Kim et al. (2011)
	IbLEA14	Enhanced tolerance to drought and salt stresses	Park et al. (2011)
	BoBADH	Enhanced tolerance to salt, oxidative and cold stresses	Fan et al. (2012)
	IbP5CR	Enhanced tolerance to salt stress	Liu et al. (2014 a)
	IbNFU1	Enhanced tolerance to salt stress	Liu et al. (2014 b)
	IbMas	Enhanced tolerance to salt stress	Liu et al. (2014 c)
	IbSIMT1	Enhanced tolerance to salt stress	Liu et al. (2015)
	IbNHX2	Enhanced tolerance to salt and drought stresses	Wang et al. (2016 a)
	IbZFP1	Enhanced tolerance to salt and drought stresses	Wang et al. (2016 b)
	IbCBF3	Enhanced tolerance to cold and drought stresses	Jin et al. (2017)
	AtP3B	Enhanced tolerance to heat and cold stresses	Ji et al. (2017)
	XvAld1	Enhanced tolerance to drought stress	Mbinda et al. (2018)
Biotic stress	*cry7Aa1* *cry3Ca1* *cry3a*	Enhanced tolerance to sweetpotato weevil	Morán et al. (1988) Sefasi et al. (2014)
	Bar	Resistance to herbicide	Yi et al. (2007)
	SPCSV *SPFMV* *SPVG* *SPMMV*	Enhanced tolerance to virus (RNAi of virus replicase and coat protein)	Kreuze et al. (2008) Sivparsad and Gubba (2014)
	IbMIPS1	Resistance to stem nematode	Zhai et al. (2016)
	IbSWEET10	Resistance to Fusarium oxysporum	Li et al. (2017)
Development	*SRD1*	Enhanced proliferation of metaxylem and cambium	Noh et al. (2010)
	IbEXP1	Enhanced storage root development	Noh et al. (2013)
Nutritional value	*IbMADS10*	Increased anthocyanin contents in sweetpotato calli	Lalusin et al. (2006)
	IbSBEII	Increased amylose content in sweetpotato starch (RNAi)	Shimada et al. (2006)
	IbGBSSI	Produced amylose-free starch	Otani et al. (2007)
	IbMYB1	Increased anthocyanin contents in sweetpotato calli and storage roots	Mano et al. (2007) Park et al. (2015)
	IbSRF	Increased starch contents and decreased glucose and fructose	Tanaka et al. (2009)
	IbCHY-B	Carotenoid accumulation in sweetpotato calli and storage roots (RNAi)	Kim et al. (2012) Kang et al. (2017 a)
	IbDRF	Increased proanthocyanin and decreased anthocyanin contents (RNAi)	Wang et al. (2013)
	IbLCY-B	Carotenoid accumulation (RNAi)	Kim et al. (2013 b)
	IbOr	Carotenoid accumulation and enhanced tolerance to salt and heat stresses	Kim et al. (2013 a) Park et al. (2016) Kang et al. (2017 b)
	IbLCY-B	Carotenoid accumulation (RNAi)	Kim et al. (2014)
	AmA1	Increased protein and amino acid contents	Shekhar et al. (2016)
	IbZDS	Carotenoid accumulation and enhanced tolerance to salt stress	Li et al. (2017)
	IbSnRK1	Increased starch contents	Ren et al. (2018)
	IbLCYB2	Carotenoid accumulation and enhanced tolerance to abiotic stress	Kang et al. (2018)
Promoter	*Sporamin*	High expression in storage roots	Hattori et al. (1991)
	SWPA2	Stress inducible (wounding, chilling, Sulphur dioxide, ozone, UV)	Kim et al. (2003)
	SRD1	Root specific expression in response to IAA	Noh et al. (2012)

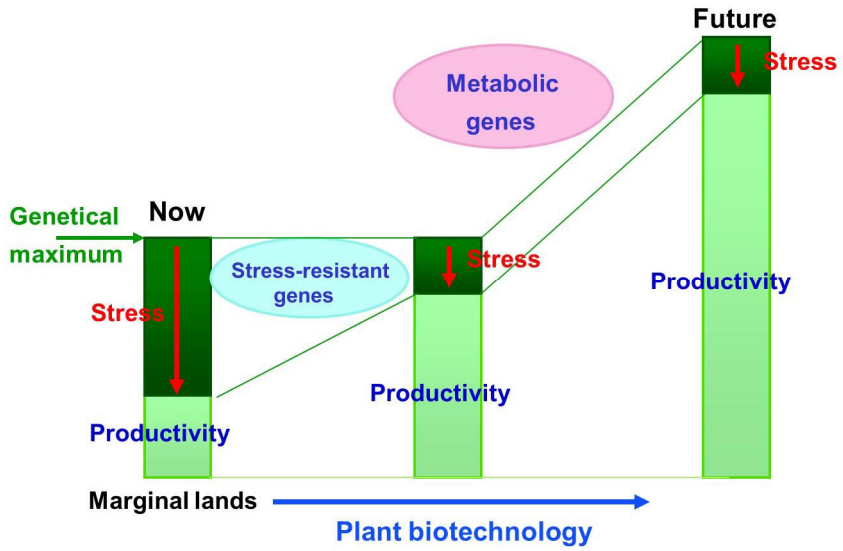

Fig. 1 The importance of plant biotechnology to develop transgenic crops, with enhanced tolerance to multiple environmental stresses and improved quality, by introduction of stress-resistant and metabolic genes. They will play a significant role for sustainable agriculture on marginal lands, including desertification and soil contaminated areas (Kwak 2011)

준으로 증가되어 있는 것을 확인하였다(unpublished data). 현재 IbOr R96H 과발현 형질전환 고구마 식물체를 제작하였고 후속연구를 진행 중에 있다. 사람의 영양뿐만 아니라 다양한 질병에 도움이 되는 카로티노이드 고 함유 유용작물 개발 연구가 생명공학기술을 활용하여 진행되어 왔다. 특히 β-카로틴 고 함유 작물은 주로 카로티노이드 생합성 과정에 관여하는 효소의 과발현을 통해 진행되어 "Golden Rice" (Ye et al. 2000; Paine et al. 2005), "Golden potato" (Diretto et al. 2007a,b) 등이 개발되었다. 하지만 생합성 유전자의 과발현을 통한 카로티노이드 과다 생합성은 ABA의 과다생성이나 GA의 생합성을 방해하여 발아가 지연되거나 성장이 잘 되지 않는 부작용도 가지고 있다(Shewmaker et al. 1999; Lindgren et al. 2003). 따라서 고 생산된 카로티노이드의 축적을 위한 새로운 전략이 필요하다. 이러한 관점에서 Or 유전자를 이용한 저장기관에서 카로티노이드 축적을 강화하는 방법은 카로티노이드 고 함유 작물개발의 새로운 대안이 될 수 있을 것으로 생각된다.

한편 최근 CRISPR/Cas9 시스템을 이용하는 유전자 교정 기술이 유용한 형질을 가진작물을 개발하기 위해 주목 받고 있다. 2013년 식물에서는 처음으로 phytoene desaturase (PDS) 유전자를 목표로 하는 유전자 교정 식물체가 보고되었다(Li et al. 2013; Nekrasov et al. 2013; Shan et al. 2013). 이후 다양한 작물에서 CRISPR/Cas9 시스템을 활용하여 생물학적/비생물학적 스트레스에 저항성을 가진 작물이 개발되고 있다 (Jung et al. 2017). 하지만 아직까지 CRISPR/Cas9 시스템을 활용한 유용형질 고구마개발에 관한 연구는 보고가 되지 않았다. 이는 6배체로서 배수체 구성이 매우 복잡하고 유전체 해독이 아직까지 끝나지 않았기 때문일 것으로 생각된다. 따라서 앞으로 고구마와 같은 다배수체 작물에서도 적용 가능한 CRISPR/Cas9 기술이 개발 된다면 amylose-free 전분을 위한 GBSS 유전자, 카로티노이드 축적을 위한 Or 유전자 등은 유용형질 고구마 개발을 위한 좋은 목표 유전자가 될 것이다.

조건 불리지역 고구마 분자육종 전망

세계 인구의 폭발적인 증가와 생활수준의 향상으로 인한 식량 수요의 급증으로 생산효율이 높고 다양한 환경스트레스에 내성이 강한 품종을 개발하여 단위경작지 당 작물생산성을 증가 시키는 것은 현대 농업이 당면한 과제이다. 기후변화로 건조지역이 확산되고 화학비료와 농약의 사용으로 생산성이 감소하는 점 등을 고려한다면, 사막화지역, 간척지역, 공해지역 등 국내 외 조건 불리지역에 잘 자라면서 고부가가치를 창출하는 산업용 고구마를 개발 할 필요가 있다. 이를 위해서는 복합 환경스트레스에 내성을 갖는 고구마의 개발은 필수적인 전략이다. 다양한 오믹스 기반 연구결과로부터 분리된 유용 유전자의 도입으로 환경스트레스에 저항성을 가지는 고구마의 개발은 조건 불리지역에 잘 자라면서 생산성을 증가 시킬 수 있을 것이다(Fig. 1). 더불어 고구마에 유용 대사 조절 인자의 도입은 고부가가치 산업용 고구마 개발이 기대된다.

적 요

고구마는 식량뿐만 아니라 전분을 비롯하여 카로티노이드, 비타민C, 비타민E, 안토시아닌과 같은 저분자 항산화물질을 생산하는 중요한 산업용 뿌리작물로 건조 등 조건 불리지

역에 적용이 가능한 최고의 전분작물로 각광받고 있다. 이러한 관점에서 중국, 일본을 비롯한 세계 각국에서 오믹스 기반 유용유전자 발굴 및 활용에 대한 연구가 활발히 진행되고 있다. 또한 2014년부터 한·중·일 고구마연구협의회(TRAS)를 중심으로 Xushu 18(6배체) 고구마 유전체 해독 연구가 진행되고 있으며 거의 완성단계에 이르고 있다. 향후 고구마 유전체 해독이 완성되면 오믹스 기반 연구결과와 더불어 전분대사, 항산화물질 대사, 환경스트레스, 기능성 등의 기작에 관여하는 유용유전자 분리 및 활용 연구의 활성화에 기여할 것이며 6배체 고구마 유전체 해독 연구는 식물 유전체 해독에 있어 가장 문제시되는 다배수체 식물의 유전체 해독 문제해결에 가장 큰 기여를 할 것으로 기대 된다. 본 논문은 현재까지 연구된 고구마 생명공학 연구 현황과 조건 불리지역 분자육종 전망에 대해 기술하였다. 이러한 연구 동향 분석은 고구마를 활용한 글로벌 식량, 에너지, 환경문제 해결을 위한 실용화 연구에 도움이 될 것으로 생각된다.

사 사

본 연구는 국가과학기술연구회 다학제 융합클러스터 지원사업(CCL-17-01-KRIBB), 농촌진흥청 차세대 바이오그린21 사업(PJ01318401), 농촌진흥청 공동연구사업(PJ01341601)의 지원으로 수행되었다. 원고를 검토하여 준 충남대학교 오만호 교수님께 감사드린다.

References

Blackstock WP, Weir MP (1999) Proteomics: quantitative and physical mapping of cellular proteins. Trends Biotechnol 17: 121-127

Cargill (2014) Food security: The challenge, 1-3

Diretto G, Al-Babili S, Tavazza R, Papacchioli V, Beyer P, Giuliano G (2007a) Metabolic engineering of potato carotenoid content through tuber-specific overexpression of a bacterial mini-pathway. PLoS One 2:e350

Diretto G, Welsch R, Tavazza R, Mourgues F, Pizzichini D, Beyer P, Giuliano G (2007b). Silencing of β-carotene hydroxylase increases total carotenoid and β-carotene levels in potato tubers. BMC Plant Biology 7:11

Fan W, Zhang M, Zhang H, Zhang P (2012) Improved tolerance to various abiotic stresses in transgenic sweet potato (*Ipomoea batatas*) expressing spinach betaine aldehyde dehydrogenase. PLoS One 7:e37344

Firon N, LaBonte D, Villordon A, Kfir Y, Solis J, Lapis E, Perlman TS, Doron-Faigenboim A, Hetzroni A, Althan L, Nadir LA (2013) Transcriptional profiling of sweetpotato (*Ipomoea batatas*) roots indicates down-regulation of lignin biosynthesis and up-regulation of starch biosynthesis at an early stage of storage root formation. BMC Genomics 14:460

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2015) The state of food insecurity in the world, 8-18

Gao S, Yuan L, Zhai H, Liu C, He S, Liu Q (2011) Transgenic sweetpotato plants expressing an LOS5 gene are tolerant to salt stress. Plant Cell, Tissue Organ Cult 107:205-213

Gu Y, Tao X, Lai X, Wang H, Zhang Y (2014) Exploring the polyadenylated RNA virome of sweet potato through high-throughput sequencing. PLoS One 9: e98884

Ha J, Won JC, Jung YH, Yang JW, Lee HU, Nam KJ, Park SC, Jeong JC, Lee SW, Lee DW, Chung JS, Lee JJ, Kim YH (2017) Comparative proteomic analysis of the response of fibrous roots of nematode-resistant and -sensitive sweet potato cultivars to root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. Acta Physiol Plant 39:262

Hattori T, Fukumoto H, Nakagawa S, Nakamura K (1991) Sucrose-induced expression of genes coding for the tuberous root storage protein, sporamin, of sweet potato in leaves and petioles. Plant Cell Physiol 32:79-86

Hirakawa H, Okada Y, Tabuchi H, Shirasawa K, Watanabe A, Tsuruoka H, Minami C, Nakayama S, Sasamoto S, Kohara M, Kishida Y, Fujishiro T, Kato M, Nanri K, Komaki A, Yoshinaga M, Takahata Y, Tanaka M, Tabata S, Isobe SN (2015) Survey of genome sequences in a wild sweetpotato, Ipomoea trifida (H.B.K.) G. Don. DNA Res 22:171-179

Hoshino A, Jayakumar V, Nitasaka E, Toyoda A, Noguchi H, Itoh T, Shin-I T, Minakuchi Y, Koda Y, Nagano AJ, Yasugi M, Honjo MN, Kudoh H, Seki M, Kamiya A, Shiraki T, Carninci P, Asamizu E, Nishide H, Tanaka S, Park KI, Morita Y, Yokoyama K, Uchiyama I, Tanaka Y, Tabata S, Shinozaki K, Hayashizaki Y, Kohara Y, Suzuki Y, Sugano S, Fujiyama A, Iida S, Sakakibara Y. (2016) Genome sequence and analysis of the Japanese morning glory Ipomoea nil. Nat Commun. 7:13295

Ji CY, Jin R, Xu Z, Kim HS, Lee CJ, Kang L, Kim SE, Lee HU, Lee JS, Kang CH, Chi YH, Lee SY, Xie Y, Li H, Ma D, Kwak SS (2017) Overexpression of Arabidopsis P3B increases heat and low temperature stress tolerance in transgenic sweetpotato. BMC Plant Biol 14:139

Ji CY, Kwak SS (2018) Molecular and physiological studies on tuberous roots of sweetpotato under low temperature storage. Ph.D Thesis, University of Science and Technology (UST). February 2018. pp. 124

Jin R, Kim BH, Ji CY, Kim HS, Li HM, Ma DF, Kwak SS (2017) Overexpressing IbCBF3 increases low temperature and drought stress tolerance in transgenic sweetpotato. Plant Physiol Biochem 118:45-54

Jung C, Capistrano-Gossmann G, Braatz J, Sashidhar N, Melzer S (2017) Recent developments in genome editing and applications in plant breeding. Plant Breeding 137:1-9

Kang C, Zhai H, Xue L, Zhao N, He S, Liu Q (2018) A lycopene β-cyclase gene, *IbLCYB2*, enhances carotenoid contents and abiotic stress tolerance in transgenic sweetpotato. Plant Sci 272:243-254

Kang L, Ji CY, Kim SH, Ke Q, Park SC, Kim HS, Lee HU, Lee JS,

Park WS, Ahn MJ, Lee HS, Deng X, Kwak SS (2017a) Suppression of the β-carotene hydroxylase gene increases β-carotene content and tolerance to abiotic stress in transgenic sweetpotato plants. Plant Physiol Biochem 117:24-33

Kang L, Kim HS, Kwon YS, Ke Q, Ji CY, Park SC, Lee HS, Deng X, Kwak SS (2017b) IbOr regulates photosynthesis under heat stress by stabilizing IbPsbP in sweetpotato. Front Plant Sci 8: 989

Kasukabe Y, He L,Watakabe Y, Otani M, Shimada T, Tachibana T (2006) Improvement of environmental stress tolerance of sweet potato by introduction of genes for spermidine synthase. Plant Biotechnol 23:75-83

Kim KY, Kwon SY, Lee HS, Hur Y, Bang JW, Kwak SS (2003) A novel oxidative stress-inducible peroxidase promoter from sweetpotato: molecular cloning and characterization in transgenic tobacco plants and cultured cells. Plant Mol Biol 51: 831-838

Kim KY, Lim S, Yang KS, Kim CY, Kwon SY, Lee HS, Wang X, Zhou Z, Ma D, Yun DJ, Kwak SS (2009) Expression of *Arabidopsis NDPK2* increase antioxidant enzyme activities and enhanced tolerance multiple environmental stresses in transgenic sweetpotato plants. Mol Breeding 24:233-244

Kim HS, Ji CY, Lee CJ, Kim SE, Park SC, Kwak SS (2018) Orange: a target gene for regulating carotenoid homeostasis and increasing plant tolerance to environmental stress in marginal lands. J EXP BOT 69:3393-3400

Kim SH, Ahn YO, Ahn MJ, Lee HS, Kwak SS (2012) Down-regulation of β-carotene hydroxylase increases β-carotene and total carotenoids enhancing salt stress tolerance in transgenic cultured cells of sweetpotato. Phytochemistry 74:69-78

Kim SH, Ahn YO, Ahn MJ, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2013a) Cloning and characterization of an *Orange* gene that increases carotenoid accumulation and salt stress tolerance in transgenic sweetpotato cultures. Plant Physiol Biochem 70:445-454

Kim SH, Kim YH, Ahn YO, Ahn MJ, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2013b) Down regulation of the lycopene ϵ-cyclase gene increases carotenoid synthesis via the β-branch-specific pathway and enhances salt-stress tolerance in sweetpotato transgenic calli. Physiol Plant 147:432-442

Kim SH, Jeong JC, Park S, Bae JY, Ahn MJ, Lee HS, Kwak SS (2014) Down-regulation of sweetpotato lycopene β-cyclase gene enhances tolerance to abiotic stress in transgenic calli. Mol Biol Rep 41:8137-8148

Kim YH, Kim MD, Park SC, Yang KS, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2011) *SCOF1*-expressing transgenic sweetpotato plants show enhanced tolerance to low-temperature stress. Plant Physiol Biochem 49:1436-1441

Kreuze JF, Klein IS, Lazaro MU, Chuquiyuri WJ, Morgan GL, Mejía PG, Ghislain M, Valkonen JP (2008) RNA silencing-mediated resistance to a crinivirus (*Closteroviridae*) in cultivated sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) and development of sweet potato virus disease following co-infection with a potyvirus. Mol Plant Pathol 9:589-598

Kwak SS (2011) Development of industrial transgenic crops with enhanced tolerance to environmental stresses to combat desertification. Biosafety 12:4-9

Lalusin AG, Nishita K, Kim SH, Ohta M, Fujimura T (2006) A new MADS-box gene (*IbMADS10*) from sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) is involved in the accumulation of anthocyanin. Mol Genet Genomics 275:44-54

Lee JJ, Park KW, Kwak YS, Ahn JY, Jung YH, Lee BH, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2012) Comparative proteomic study between tuberous roots of light orange- and purple-fleshed sweetpotato cultivars. Plant Science 193-194:120-129

Lee JJ, Kim YH, Kwak YS, An JY, Kim PJ, Lee BH, Kumar V, Park KW, Chang ES, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2015) A comparative study of proteomic differences between pencil and storage roots of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). Plant Physiol Biochem 87:92-101

Li JF, Norville JE, Aach J, McCormack M, Zhang D, Bush J, Church GM, Sheen J (2013) Multiplex and homologous recombination-mediated genome editing in *Arabidopsis* and *Nicotiana benthamiana* using guide RNA and Cas9. Nat Biotechnol 31:688-691

Li R, Zhai H, Kang C, Liu D, He S, Liu Q (2015) De novo transcriptome sequencing of the orange-fleshed sweet potato and analysis of differentially expressed genes related to carotenoid biosynthesis. Int J Genomics 843802:1-10

Li R, Kang C, Song X, Yu L, Liu D, He S, Zhai H, Liu Q (2017) A ζ-carotene desaturase gene, IbZDS, increases β-carotene and lutein contents and enhances salt tolerance in transgenic sweetpotato. Plant Sci 262:39-51

Li Y, Wang Y, Zhang H, Zhang Q, Zhai H, Liu Q, He S (2017) The plasma membrane-localized sucrose transporter IbSWEET10 Contributes to the resistance of sweet potato to *Fusarium oxysporum*. Front Plant Sci 8:197

Lim S, Kim YH, Kim SH, Kwon SY, Lee HS, Kim JS, Cho KY, Paek KY, Kwak SS (2007) Enhanced tolerance of transgenic sweetpotato plants that express both *CuZnSOD* and *APX* in chloroplasts to methyl viologen-mediated oxidative stress and chilling. Mol Breeding 19:227-239

Lin Y, Zou W, Lin S, Onofua D, Yang Z, Chen H, Wang S, Chen X (2017) Transcriptome profiling and digital gene expression analysis of sweet potato for the identification of putative genes involved in the defense response against *Fusarium oxysporum* f. sp. *batatas*. PLoS One 12:e0187838.

Lindgren LO, Stalberg KG, Hoglund AS (2003) Seed-specific overexpression of an endogenous *Arabidopsis* phytoene synthase gene results in delayed germination and increased levels of carotenoids, chlorophyll, and abscisic acid. Plant Physiol 132:779-785

Liu D, He S, Zhai H, Wang L, Zhao Y, Wang B, Li R, Liu Q (2014a) Overexpression of *IbP5CR* enhances salt tolerance in transgenic sweetpotato. Plant Cell Tissue Organ Cult 117:1-18

Liu D, Wang L, Liu C, Song X, He S, Zhai H, Liu Q (2014b) An Ipomoea batatas iron-sulfur cluster scaffold protein gene, IbNFU1, is involved in salt tolerance. PLoS One 9:e93935

Liu D, Wang L, Zhai H, Song X, He S, Liu Q (2014c) A novel α/β-hydrolase gene IbMas enhances salt tolerance in transgenic

sweetpotato. PLoS One 9:e115128
Liu D, He S, Song X, Zhai H, Liu N, Zhang D, Ren Z, Liu Q (2015) IbSIMT1, a novel salt-induced methyltransferase gene from Ipomoea batatas, is involved in salt tolerance. Plant Cell, Tissue Organ Cult 120:701-715
Lu S, Van Eck J, Zhou X, Lopez AB, O'Halloran DM., Cosman KM., Conlin BJ., Paolillo DJ, Garvin DF, Vrebalov J, Kochian LV, Küpper H, Earle ED, Cao J, Li L (2006) The cauliflower Or gene encodes a DnaJ cysteine-rich domain-containing protein that mediates high levels of β-carotene accumulation. Plant Cell 18:3594-3605
Ma P, Bian X, Jia Z, Guo X, Xie Y (2016) De novo sequencing and comprehensive analysis of the mutant transcriptome from purple sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). Gene 575:641–649
Mano H, Ogasawara F, Sato K, Higo H, Minobe Y (2007) Isolation of a regulatory gene of anthocyanin biosynthesis in tuberous roots of purple-fleshed sweetpotato. Plant Physiol 143: 1252-1268
Mbinda W, Ombori O, Dixelius C, Oduor R (2018) Xerophyta viscosa Aldose Reductase, XvAld1, Enhances Drought Tolerance in Transgenic Sweetpotato. Mol Biotechnol 60:203-214
Morán R, García R, López A, Zaldúa Z, Mena J, García M, Armas R, Somontea, J. Rodríguez D, Gómez M, Pimentela E (1998) Transgenic sweet potato plants carrying the delta-endotoxin gene from *Bacillus thuringiensis var. tenebrionis*. Plant Sci 139:175-184
Morikawa T, Uraguchi, Y, Sanda S, Nakagawa S, Sawayama S (2017) Overexpression of DnaJ-Like Chaperone Enhances Carotenoid Synthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*. Appl Biochem Biotechnol 180:80-91
Nekrasov V, Staskawicz B, Weigel D, Jones JDG, Kamoun S (2013) Targeted mutagenesis in the model plant Nicotiana benthamiana using Cas9 RNA-guided endonuclease. Nat Biotechnol 31:691-693
Noh SA, Lee HS, Huh EJ, Huh GH, Paek KH, Shin JS, Bae JM (2010) SRD1 is involved in the auxin-mediated initial thickening growth of storage root by enhancing proliferation of metaxylem and cambium cells in sweetpotato (*Ipomoea batatas*). J Exp Bot 61:1337-1349
Noh SA, Lee HS, Huh GH, Oh MJ, Paek KH, Shin JS, Bae JM (2012) A sweetpotato *SRD1* promoter confers strong root-, taproot-, and tuber-specific expression in *Arabidopsis*, carrot, and potato. Transgenic Res 21:265-278
Noh SA, Lee HS, Kim YS, Paek KH, Shin JS, Bae JM (2013) Down-regulation of the IbEXP1 gene enhanced storage root development in sweetpotato. J Exp Bot 64:129-142
Otani M, Hamada T, Katayama K, Kitahara K, Kim SH, Takahata Y, Suganuma T, Shimada T (2007) Inhibition of the gene expression for granule-bound starch synthase I by RNA interference in sweet potato plants. Plant Cell Rep 26:1801-1807
Paine JA, Shipton CA, Chaggar S, Howells RM, Kennedy MJ, Vernon G, Wright SY, Hinchliffe E, Adams JL, Silverstone AL, Drake R (2005) Improving the nutritional value of Golden rice through increased provitamin A content. Nat Biotechnol 23:482-487
Park S, Kim HS, Jung YJ, Kim SH, Ji CY, Wang Z, Jeong JC, Lee HS, Lee SY, Kwak SS (2016) Orange protein has a role in phytoene synthase stabilization in sweetpotato. Sci Rep 6:33563
Park SC, Kim YH, Jeong JC, Kim CY, Lee HS, Bang JW, Kwak SS (2011) Sweetpotato late embryogenesis abundant 14 (*IbLEA14*) gene influences lignification and increases osmotic- and salt stress-tolerance of transgenic calli. Planta 233:621-634
Park SC, Kim YH, Kim SH, Jeong YJ, Kim CY, Lee JS, Bae JY, Ahn MJ, Jeong JC, Lee HS, Kwak SS (2015) Overexpression of the *IbMYB1* gene in an orange-fleshed sweetpotato cultivar produces a dual-pigmented transgenic sweetpotato with improved antioxidant activity. Physiol Plant 153:525-537
Ponniah SK, Thimmapuram J, Bhide K, Kalavacharla V, Manoharan M (2017) Comparative analysis of the root transcriptomes of cultivated sweetpotato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam) and its wild ancestor (*Ipomoea trifida* [Kunth] G. Don). BMC Plant Biol 17:9
Qin Z, Li A, Hou F, Wang Q, Dong S, Zhang L (2017) Gene identification using RNA-seq in two sweetpotato genotypes and the use of mining to analyze carotenoid biosynthesis. S AFR J BOT 109:189-195
Ren Z, He S, Zhao N, Zhai H, Liu Q (2018) A sucrose non-fermenting-1-related protein kinase-1 gene, IbSnRK1, improves starch content, composition, granule size, degree of crystallinity and gelatinization in transgenic sweet potato. Plant Biotechnol J 1-12
Sefasi A, Ssemakula G, Ghislain M, Prentice K, Kiggundu A, Mwanga R, Mukasa SB (2014) Transient expression of *β -glucuronidase* in recalcitrant ugandan sweetpotato and putative transformation with two *cry* genes. African Crop Sci J 22:215-227
Shan Q, Wang Y, Li J, Zhang Y, Chen K, Liang Z, Zhang K, Liu J, Xi JJ, Gao C (2013) Targeted genome modification of crop plants using a CRISPR-Cas system. Nat Biotechnol 31:686-688
Shekhar S, Agrawal L, Mishra D, Buragohain AK, Unnikrishnan M, Mohan C, Chakraborty S, Chakraborty N (2016) Ectopic expression of amaranth seed storage albumin modulates photoassimilate transport and nutrient acquisition in sweetpotato. Sci Rep 6:25384
Shewmaker CK, Sheehy JA, Daley M, Colburn S, Ke DY (1999) Seed-specific overexpression of phytoene synthase: increase in carotenoids and other metabolic effects. Plant J 20:401-412
Shimada T, Otani M, Hamada T, Kim SH (2006) Increase of amylose content of sweetpotato starch by RNA interference of the starch branching enzyme II gene (*IbSBEII*). Plant Biotechnol 23:85-90
Shirasawa K, Tanaka M, Takahata Y, Ma D, Cao Q, Liu Q, Zhai H, Kwak SS, Cheol Jeong J, Yoon UH, Lee HU, Hirakawa H, Isobe S. (2017) A high-density SNP genetic map consisting of a complete set of homologous groups in autohexaploid sweetpotato (Ipomoea batatas). Sci Rep. 7:44207
Sivparsad BJ, Gubba A (2014) Development of transgenic sweet potato with multiple virus resistance in South Africa (SA). Transgenic Res 23:377-388

Tanaka M, Takahata Y, Nakayama H, Nakatani M, Tahara M (2009) Altered carbohydrate metabolism in the storage roots of sweet potato plants overexpressing the *SRF1* gene, which encodes a Dof zinc finger transcription factor. *Planta* 230: 737-746

Tao X, Gu Y, Wang H, Zheng W, Li X, Zhao C, Zhang Y (2012) Digital gene expression analysis based on integrated de novo transcriptome assembly of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]. PLoS One 7:e36234

Tao X, Gu Y, Jiang Y, Zhang Y, Wang H (2013) Transcriptome analysis to identify putative floral-specific genes and flowering regulatory-related genes of sweetpotato. Biosci Biotechnol Biochem 77:2169-2174

Wang B, Zhai H, He S, Zhang H, Ren Z, Zhang D, Liu QC (2016a) A vacuolar Na^+/H^+ antiporter gene, IbNHX2, enhances salt and drought tolerance in transgenic sweetpotato. Sci Hortic 201:153-166

Wang F, Tong W, Zhu H, Kong W, Peng R, Liu Q, Yao Q (2016b) A novel Cys2/His2 zinc finger protein gene from sweetpotato, IbZFP1, is involved in salt and drought tolerance in transgenic Arabidopsis. Planta 243:783-797

Wang H, Fan W, Li H, Yang J, Huang J, Zhang P (2013) Functional characterization of Dihydroflavonol-4-reductase in anthocyanin biosynthesis of purple sweet potato underlies the direct evidence of anthocyanins function against abiotic stresses. PLoS One 8:e78484

Wang S, Pana D, Lv X, Song X, Qiu Z, Huang C, Huang R, Chen W (2016c) Proteomic approach reveals that starch degradation contributes to anthocyanin accumulation in tuberous root of purple sweet potato

Wang Z, Fang B, Chen J, Zhang X, Luo Z, Huang L, Chen X, Li Y (2010) De novo assembly and characterization of root transcriptome using Illumina paired-end sequencing and development of cSSR markers in sweetpotato (*Ipomoea batatas*). BMC Genomics 11:726

Xie F, Burklew CE, Yang Y, Liu M, Xiao P, Zhang B, Qiu D (2012) De novo sequencing and a comprehensive analysis of purple sweet potato (*Impomoea batatas* L.) transcriptome. Planta 236:101-113

Xie Z, Zhou Z, Li Hongmin, Yu J, Jiang J, Tang Z, Ma D, Zhang B, Han Y, Li Z (2018) High throughput sequencing identifies chilling responsive genes in sweetpotato (*Ipomoea batatas Lam.*) during storage. Genomics (in press)

Yan H, Li Q, Park SC, Wang X, Liu YJ, Zhang YG, Tang W, Kou M, Ma DF (2016) Overexpression of CuZnSOD and APX enhance salt stress tolerance in sweet potato. Plant Physiol Biochem 109:20-27

Yang J, Moeinzadeh MH, Kuhl H, Helmuth J, Xiao P, Haas S, Liu G, Zheng J, Sun Z, Fan W, Deng G, Wang H, Hu F, Zhao S, Fernie AR, Boerno S, Timmermann B, Zhang P, Vingron M. (2017) Haplotype-resolved sweet potato genome traces back its hexaploidization history. Nat Plants. 3:696-703

Yang S, Liu X, Qiao S, Tan W, Li M, Feng J, Zhang C, Kang X, Huang T, Zhu Y, Yang L, Wang D (2018) Starch content differences between two sweet potato accessions are associated with specific changes in gene expression. Funct Integr Genomic 1-13

Ye X, Al-Babili S, Klöti A, Zhang J, Lucca P, Beyer P, Potrykus I (2000) Engineering the provitamin A (β-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm. Science 287: 303-305

Yi G, Shin YM, Choe G, Shin B, Kim YS, Kim KM (2007) Production of herbicide-resistant sweet potato plants transformed with the *bar* gene. Biotechnol Lett 29:669-675

Yoon UH, Jeong JC , Kwak SS , Yang JW, Kim TH, Lee HU, Nam SS, Hahn JH, (2015) Current status of sweetpotato genomics research. Korean J Plant Biotechnol 42:161-167

Zhang H, Zhang Q, Zhai H, Li Y, Wang X, Liu Q, He S (2017a) Transcript profile analysis reveals important roles of jasmonic acid signalling pathway in the response of sweet potato to salt stress. Sci Rep. 7:40819

Zhang K, Wu Z, Tang D, Luo K, Lu H, Liu Y, Dong J, Wang X, Lv C, Wang J, Lu K (2017b) Comparative transcriptome analysis reveals critical function of sucrose metabolism related-enzymes in starch accumulation in the storage root of sweet potato. Front Plant Sci 8:914

Zhai H, Wang F, Si Z, Huo J, Xing L, An Y, He S, Liu Q (2016) A myo-inositol-1-phosphate synthase gene, IbMIPS1 enhances salt and drought tolerance and stem nematode resistance in transgenic sweet potato. Plant Biotechnol J 14:592-602

Zhao H, Zhang S, Wang F, Zhao N, He S, Liu Q, Zhai H (2018) Comparative transcriptome analysis of purple-fleshed sweetpotato provides insights into the molecular mechanism of anthocyanin biosynthesis. Front Agr Sci Eng 5:214-225

Ziska LH, Runion GB, Tomecek M, Prior SA, Torbet HA, Sicher R (2009) An evaluation of cassava, sweet potato and field corn as potential carbohydrate sources for bioethanol production in Alabama and Maryland. Biomass Bioenergy 33:1503-1508