北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

油松*SAUR*基因家族鉴定及其干旱胁迫表达模式分析

燕佳惠 周成城 钮世辉 李伟

Identification of *SAUR* gene family in *Pinus tabuliformis* and analysis on its expression patterns under drought stress

Yan Jiahui, Zhou Chengcheng, Niu Shihui, Li Wei

引用本文:
燕佳惠, 周成城, 钮世辉, 李伟. 油松*SAUR*基因家族鉴定及其干旱胁迫表达模式分析[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(8):57–67. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230333
Yan Jiahui, Zhou Chengcheng, Niu Shihui, Li Wei. Identification of *SAUR* gene family in *Pinus tabuliformis* and analysis on its expression patterns under drought stress[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(8):57–67. doi: 10.12171/j.1000–1522.20230333

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230333

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

油松*JAZ*基因家族特征及其与DELLA蛋白互作的功能域鉴定
Characteristics of *JAZ* gene family of *Pinus tabuliformis* and identification of functional domain of its interaction with DELLA protein
北京林业大学学报, 2022, 44(12): 12–22. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220027

水曲柳*FmPLT*基因家族的鉴定及表达分析
Identification and expression analysis of *FmPLT* gene family of *Fraxinus mandschurica*
北京林业大学学报, 2022, 44(2): 11–21. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210105

水曲柳*FmPIF*基因家族克隆及表达模式分析
Cloning and expression pattern analysis of *FmPIF* gene family in *Fraxinus mandshurica*
北京林业大学学报, 2022, 44(1): 58–68. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200379

杨树*HSF*家族基因生物信息学与胁迫应答表达分析
Bioinformatics and stress response expression analysis of poplar *HSF* family genes
北京林业大学学报, 2021, 43(2): 34–45. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200159

枣果胶甲酯酶基因家族鉴定及基于RNA–Seq表达分析
Identification and expression analysis based on RNA–Seq of the pectin methylesterase gene family in *Ziziphus jujuba*
北京林业大学学报, 2021, 43(4): 8–16. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200338

板栗*Hsp*90基因家族的鉴定及在胚珠发育过程中的表达分析
Identification and expression analysis during ovule development of *Hsp*90 gene family in *Castanea mollissima*
北京林业大学学报, 2022, 44(11): 10–19. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210272

DOI:10.12171/j.1000−1522.20230333

油松 *SAUR* 基因家族鉴定及其干旱胁迫表达模式分析

燕佳惠　周成城　钮世辉　李　伟
（林木遗传育种全国重点实验室，北京林业大学生物科学与技术学院，林木育种与生态修复国家工程研究中心，北京 100083）

摘要:【目的】本研究旨在鉴定油松生长素响应基因 *SAUR* 家族，分析其基本特征及其在干旱胁迫中的作用，以期为油松及其他针叶树 *SAUR* 基因家族功能解析提供参考。**【方法】**以油松全基因组数据信息为基础，blast 比对鉴定出 *SAUR* 基因家族，通过生物信息学方法分析其基因结构、氨基酸特性、染色体定位、基因进化、基因功能，并通过 RNA-Seq 数据分析其在干旱胁迫下的表达模式。**【结果】**(1)在油松中共鉴定出 66 个 *SAUR* 家族基因，命名为 *PtSAUR*1 ~ *PtSAUR*66，其中 60 个 *SAUR* 家族成员不均匀地分布在 9 条染色体上，多呈现簇状分布。(2)蛋白理化特征分析结果表明，76% 的 SAUR 蛋白呈碱性；亚细胞预测结果显示，74% 的 SAUR 蛋白可定位到细胞核中。(3)油松与银杏和巨杉 *SAUR* 基因的共线关系结果显示：与银杏相比，油松与巨杉的同源关系更近。(4)顺式作用元件预测结果显示：*SAUR* 家族基因的启动子中预测到多种激素(茉莉酸甲酯、脱落酸、生长素等)、非生物胁迫(低温、干旱等)相关的顺式作用元件，其中茉莉酸甲酯相关的元件数最多，生长素相关的元件数最少。(5)系统进化分析显示：油松 SAUR 家族蛋白可分为 7 个类群，油松中既存在相近于被子植物的 SAUR 蛋白，也存在前期分离出来的油松独有的 SAUR 蛋白。(6)RNA-Seq 数据分析结果显示：油松 *SAUR* 基因家族对于干旱胁迫具有一定的调节作用，其中 *PtSAUR*23、*PtSAUR*59 和 *PtSAUR*66 3 个基因成员变化显著，推测为抗旱的关键基因。**【结论】**油松 *SAUR* 家族基因可参与调控干旱胁迫，*PtSAUR*23、*PtSAUR*59 和 *PtSAUR*66 可能在这个过程中起到关键的作用。

关键词：油松；*SAUR* 基因家族；干旱胁迫；基因表达
中图分类号：S791.254　**文献标志码：**A　**文章编号：**1000−1522(2024)08−0057−11
引文格式：燕佳惠，周成城，钮世辉，等. 油松 *SAUR* 基因家族鉴定及其干旱胁迫表达模式分析［J］. 北京林业大学学报，2024，46(8)：57−67. Yan Jiahui, Zhou Chengcheng, Niu Shihui, et al. Identification of *SAUR* gene family in *Pinus tabuliformis* and analysis on its expression patterns under drought stress［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(8): 57−67.

Identification of *SAUR* gene family in *Pinus tabuliformis* and analysis on its expression patterns under drought stress

Yan Jiahui　Zhou Chengcheng　Niu Shihui　Li Wei
(National Key Laboratory of Forest Genetics and Breeding, School of Biological Science and Technology, National Engineering Research Center of Forest Breeding and Ecological Restoration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］This paper aims to identify the small auxin-up RNA (*SAUR*) family of auxin-responsive genes in *Pinus tabuliformis*, analyze its basic characteristics and role in drought stress, in order to provide a reference for the functional analysis of *SAUR* gene family in *P. tabuliformis* and other conifers.［**Method**］Based on the whole genome data of *P. tabuliformis*, the *SAUR* gene family was identified by blast comparison. The gene structure, amino acid characteristics, chromosome localization, gene evolution, and gene function were analyzed using bioinformatics methods, and the expression patterns under drought stress were analyzed using RNA-Seq data. **[Result]** (1) A total of 66 *SAUR* family genes were identified in

收稿日期: 2023−11−18　**修回日期:** 2024−01−04
基金项目: 科技创新 2030-农业生物育种重大项目(2023ZD0405804)。
第一作者: 燕佳惠。主要研究方向：林木生物技术。Email: 1484175192@qq.com　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。
责任作者: 李伟，博士，教授。主要研究方向：针叶树遗传改良。Email: bjfuliwei@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

P. tabuliformis, named *PtSAUR*1−*PtSAUR*66. Among them, 60 *SAUR* family members were unevenly distributed on 9 chromosomes, mostly clustered. (2) The analysis of protein physicochemical characteristics showed that 76% of SAUR proteins were alkaline, and the subcellular prediction results showed that 74% of SAUR proteins can be localized in the nucleus. (3) The collinear relationship of *SAUR* genes of *P. tabuliformis* with *Ginkgo biloba* and *Sequoiadendron giganteum* showed that, compared with *G. biloba*, the homologous relationship between *P. tabuliformis* and *S. giganteum* was closer. (4) The prediction results of *cis*-acting elements showed that multiple hormones (methyl jasmonate, abscisic acid, auxin, etc.) and non-biological stress (low temperature, drought, etc.) related *cis*-acting elements were predicted in the promoters of the *SAUR* family genes. Among them, the number of elements related to methyl jasmonate was the highest, while the number of elements related to auxin was the lowest. (5) Systematic evolutionary analysis showed that the SAUR family proteins of *P. tabuliformis* can be divided into 7 groups. There were both SAUR proteins in *P. tabuliformis*, which was similar to angiosperms, as well as SAUR proteins unique to *P. tabuliformis*, which was previously isolated. (6) The RNA-Seq data analysis results showed that *P. tabuliformis SAUR* gene family had a certain regulatory effect on drought stress, with significant changes in the members of *PtSAUR*23, *PtSAUR*59, and *PtSAUR*66 genes, suggesting that they were key genes for drought resistance. [**Conclusion**] The *SAUR* family genes of *P. tabuliformis* can participate in regulating drought stress, among which *PtSAUR*23, *PtSAUR*59, and *PtSAUR*66 may play a key role in this process.

Key words: *Pinus tabuliformis*; *SAUR* gene family; drought stress; gene expression

生长素(auxin, IAA)是一类重要的植物激素，通过调节细胞分裂、扩增、分化和模式化，影响植物生长发育[1]。生长素调节的早期响应基因，主要包括生长素/吲哚-3-乙酸(*Aux/IAA*)、IAA 酰胺合成酶(*GH*3)和生长素上调小 RNA(*SAUR*)[2]。其中，*SAUR* 对于生长素介导的基因表达调控有重要作用，可在 2 ~ 5 min 内响应外源生长素的诱导[3]，是对生长素反应最快速也是最强烈的基因[4−6]。*SAUR* 可以与 PP2C.D 磷酸酶相互作用并抑制其活性，防止膜 H^+-ATP 酶去磷酸化，从而增加其活性并诱导细胞壁酸化，以此诱导植物生长[7]。

SAUR 基因最初从生长素处理的大豆(*Glycine max*)下胚轴中鉴定出来[8]，到目前为止 *SAUR* 已在许多植物中被鉴定，其中油棕(*Elaeis guineensis*) 40 个[9]，银杏(*Ginkgo biloba*)42 个[8]，水稻(*Oryza sativa*) 58 个[10]，葡萄(*Vitis vinifera*)64 个[11]，西瓜(*Citrullus lanatus*) 66 个[12]，拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) 79 个[13]，毛果杨(*Populus trichocarpa*) 105 个[14]，大多数高等植物的基因组中含有 60 ~ 140 个 *SAUR*[15]。目前，被子植物中关于 *SAUR* 的功能研究较多，研究结果表明 *SAUR* 在植物生长发育中发挥关键作用。在模式植物拟南芥中，At*SAUR*63 可以促进生长素刺激的下胚轴和雄蕊花丝伸长[16]。在农作物中，*ClaSAUR*36 可参与西瓜果实的发育[12]，甜瓜(*Cucumis melo*)中有 5 个 *SAUR* 基因在花器官和子房中特异性表达，推测其参与调控果实发育[17]。黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)的 *LrSAUR*2/8/9 基因可能与茎刺发育有关[18]。除此之外，*SAUR* 在非生物胁迫响应方面也具有重要作用。脱落酸(abscisic acid, ABA)可诱导拟南芥 *AtSAUR*41 调节植物耐盐性[6]；小麦(*Triticum aestivum*)中 34 个 *SAUR* 基因的表达量在低钾胁迫中显著升高[19]；杨树(*Populus trichocarpa*)*SAUR*34/54/67/91/97 的上调表达提高了幼苗对低温的适应性[14]。

在裸子植物中，*SAUR* 基因的研究较少，仅在银杏、买麻藤(*Gnetum montanum*)[8]等植物中鉴定到 *SAUR* 基因家族。针叶树作为裸子植物中的重要组成部分，在维持全球森林生态系统平衡中发挥重要作用，其生存环境通常比被子植物更恶劣，容易遭受各种逆境的威胁，如干旱胁迫、低温胁迫等[20]。在长期进化过程中，针叶树如何适应极端气候的分子调控机制研究仍处于萌芽阶段，因此深入鉴定研究针叶树响应生长发育和非生物胁迫的 *SAUR* 基因家族尤为必要。

油松(*Pinus tabuliformis*)是松科(Pinaceae)常绿针叶树种，是我国特有的乡土树种，由于其耐寒、耐旱的特点，在构建北方防护林和城市生态屏障方面发挥着重要的作用[21]。最近，染色体级别的油松基因组和高质量注释的公布为研究油松 *SAUR* 提供了可能[22]。因此，本文通过生物信息学方法鉴定油松 *SAUR* 基因家族成员，并对其结构特征、进化关系以及在非生物胁迫下的表达模式等进行研究，以期为油松及针叶树 *SAUR* 基因家族的功能研究奠定基础，为解析针叶树响应干旱胁迫的分子调控机制提供可能。

1　材料与方法

1.1　材料处理与收集

油松幼苗种植在 5 cm × 5 cm 的盆栽中，土壤为草炭土，在人工气候箱中（22 ℃，相对湿度 70% ~ 80%）预处理 2 个月后，选取 12 株生长健壮、长势相近的油松幼苗进行试验。在原培养环境下，试验组 6 株幼苗停止浇水以进行干旱胁迫处理，持续到幼苗枯萎（23 d），再每日浇至田间持水量以恢复导水性；对照组 6 株幼苗每日定期浇水，直到达到田间持水量。在 4 个时间节点对试验组和对照组幼苗进行取样，即干旱后 8 d 和 23 d，再浇水后 1 d 和 10 d[23]。采集每个植株针叶样本 2 g，液氮速冻后放置−80 ℃超低温冰箱保存，以便后续转录组测序。

1.2　基因序列获取和鉴定

从 CPIR 油松植物数据库（http://www.ehbio.com/CperProject/front/#/）中下载油松参考基因序列，以鉴定油松 *SAUR* 基因家族成员。从 uniprot 数据库（https://www.uniprot.org/）中下载拟南芥的 SAUR 蛋白序列，并使用其作为种子序列搜索油松参考序列中的 *SAUR* 基因家族成员。同时通过 Pfam 数据库（http://pfam.xfam.org/）下载 SAUR 蛋白结构域的隐马尔可夫模型（号码：PF02519），通过 Tbtools 软件对油松全基因组序列进行 BLAST 搜索，得到候选基因的蛋白序列。使用 NCBI 的 CDD 数据库（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/StrucTure/cdd/wrpsb.cgi）进行保守结构域预测，剔除无 SAUR 蛋白结构域的序列，然后使用 MEGA11 软件将余下的 SAUR 蛋白进行序列比对，并将重复序列剔除。使用 Exposit Proteomics Server（http://ca.expasy.org/）对最终鉴定出的 *SAUR* 基因家族成员进行氨基酸序列长度、分子量和等电点预测，通过 Cell-Ploc 网站（http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/）进行亚细胞定位预测。

1.3　染色体定位和共线性分析

利用 TBtools 对油松 *SAUR* 基因家族成员进行染色体定位[24]。利用 MCScanX 软件绘制油松与银杏和巨杉（*Sequoiadendron gigantea*）的全基因组多重共线性关系图[25−27]。

1.4　保守基序与保守结构域分析

通过 MEME 在线网站（https://meme-suite.org/meme/tools/meme）分析油松 SAUR 蛋白保守基序（motif），将获取的最大 motif 数设置为 10。结合 1.2 中 NCBI 预测到的保守结构域，使用 Tbtools 作图。

1.5　启动子顺式作用元件预测

使用 TBtools 提取油松 *SAUR* 基因上游 2 kbp 的启动子序列，上传到 Plantcare program（http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/）进行启动子顺式作用元件预测分析，使用 Tbtools 可视化。

1.6　系统进化分析

利用 MAGA11.0 构建由油松 SAUR 和拟南芥 SAUR 组成的系统发育进化树，采用邻接法绘制，将 bootstrap 值设置为 1 000，并使用在线树图绘制工具 iTOL（https://itol.embl.de/）编辑美化进化树。

1.7　油松 *SAUR* 基因家族在干旱胁迫下的表达模式

根据鉴定到的油松 *SAUR* 基因家族成员的基因号，提取 *SAUR* 在干旱处理下不同时期的转录组数据，利用 TBtools 软件对 TPM（transcripts per kilobase million）值取以 2 为底的对数，进行均一化处理，并制作热图[24]。使用 IBM SPSS Statistics24.0 软件的 Duncan 法分析单个基因不同处理下表达量的差异显著性（$P < 0.05$），利用 Graphpad Prism8.0 软件作图。

2　结果与分析

2.1　油松 *SAUR* 基因家族的鉴定

共鉴定到 66 个油松 *SAUR* 家族基因，将其命名为 *PtSAUR*1 ~ *PtSAUR*66。氨基酸的长度范围为 85 ~ 227 aa，平均长度为 153.5 aa，长度最短的蛋白为 PtSAUR50；蛋白质分子量的范围为 9.76 ~ 25.74 kDa，平均值为 17.54 kDa；pI 值的范围为 5.05 ~ 10.36，平均值为 8.42，其中 50 个 *SAUR* 基因编码的蛋白质 pI 值大于 7，说明约 76% 的 *SAUR* 基因编码碱性蛋白，在碱性的亚细胞环境中发挥作用。亚细胞预测结果显示：74% 的 SAUR 蛋白可定位在细胞核中，其次在叶绿体中，在细胞质、线粒体、细胞膜、过氧化物酶体和高尔基体中也有少量分布（表 1）。

2.2　染色体定位和共线性分析

60 个油松 *SAUR* 基因不均匀地分布在 9 条染色体上，剩余 6 个基因 *PtSAUR*1 ~ *PtSAUR*6 未被定位到染色体上；7 号、8 号和 10 号染色体上没有 *SAUR* 基因分布。图 1 显示：1 号染色体上的基因数目最多，*PtSAUR*7 ~ *PtSAUR*27 共 21 个基因在其上臂聚集成簇分布；5 号染色体有 8 个基因，其中 7 个基因成簇分布；11 号和 12 号染色体上各有 7 个基因，其中 12 号染色体有 6 个基因成簇分布；3 号染色体有 6 个基因；6 号染色体有 4 个；2 号和 4 号染色体均有 3 个基因，9 号染色体最少，仅有 1 个基因。

油松与银杏和巨杉 *SAUR* 基因的共线关系结果（图 2）显示：油松与巨杉的同源关系更近；油松与银杏共鉴定出 5 个同源基因对，油松与巨杉共鉴定出

表 1 油松 *SAUR* 基因家族成员的序列特征和亚细胞定位预测

Tab. 1 Sequence characteristics and subcellular localization prediction of members of the *SAUR* gene family of *P. tabuliformis*

基因名称 Gene name	基因号 Gene ID	氨基酸长度 Amino acid length/aa	蛋白质分子量 Protein molecular mass/kDa	等电点 Isoelectric point (PI)	亚细胞定位预测 Predicted subcellular localization
*PtSAUR*1	Pt0G04300	146	17.05	6.21	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*2	Pt0G10820	132	15.33	9.71	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*3	Pt0G13730	196	21.92	9.67	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*4	Pt0G14520	118	13.59	9.66	叶绿体/细胞质/线粒体/细胞核/过氧化物酶体 Chloroplast/cytoplasm/mitochondrion/nucleus/peroxisome
*PtSAUR*5	Pt0G24890	154	17.63	6.49	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*6	Pt0G42350	162	18.97	5.97	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*7	Pt1G07530	114	13.01	9.87	叶绿体/线粒体Chloroplast/mitochondrion
*PtSAUR*8	Pt1G07600	114	13.03	9.30	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*9	Pt1G07630	118	13.55	9.30	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*10	Pt1G08120	196	21.84	9.67	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*11	Pt1G08660	142	16.28	9.45	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*12	Pt1G08670	181	20.41	9.14	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*13	Pt1G08690	145	16.29	9.34	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*14	Pt1G08700	184	20.82	8.31	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*15	Pt1G08710	145	16.36	9.23	叶绿体/线粒体/细胞核 Chloroplast/mitochondrion/nucleus
*PtSAUR*16	Pt1G08740	136	15.53	9.32	细胞膜/叶绿体/高尔基体/线粒体/细胞核 Cell membrane/chloroplast/Golgi apparatus/mitochondrion/nucleus
*PtSAUR*17	Pt1G08750	128	14.60	9.30	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*18	Pt1G08870	139	15.85	8.99	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*19	Pt1G08900	142	16.21	9.35	叶绿体/线粒体/细胞核 Chloroplast/mitochondrion/nucleus
*PtSAUR*20	Pt1G09080	142	16.33	9.32	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*21	Pt1G09110	144	16.27	9.13	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*22	Pt1G09150	117	13.05	9.30	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*23	Pt1G09200	147	16.69	7.72	细胞质 Cytoplasm
*PtSAUR*24	Pt1G09260	152	17.56	9.42	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*25	Pt1G09740	154	17.46	9.10	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*26	Pt1G09750	152	17.27	9.14	线粒体/细胞核 Mitochondrion/nucleus
*PtSAUR*27	Pt1G09760	149	17.14	9.51	叶绿体/细胞质/线粒体/细胞核/过氧化物酶体 Chloroplast/cytoplasm/mitochondrion/nucleus/peroxisome
*PtSAUR*28	Pt2G24850	117	13.09	9.10	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*29	Pt2G25380	165	19.04	8.46	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*30	Pt2G26010	158	17.90	8.41	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*31	Pt3G09210	170	19.53	9.77	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*32	Pt3G29990	149	17.06	9.28	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*33	Pt3G64810	196	22.48	8.83	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*34	Pt3G68980	206	23.73	8.99	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*35	Pt3G72940	201	23.08	9.78	叶绿体/细胞质/线粒体 Chloroplast/cytoplasm/mitochondrion
*PtSAUR*36	Pt3G72970	193	22.10	8.73	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*37	Pt4G13060	155	17.85	8.50	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*38	Pt4G13090	177	19.77	8.41	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*39	Pt4G15910	136	15.23	5.05	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*40	Pt5G16460	196	22.22	9.98	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*41	Pt5G43140	151	17.63	5.96	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*42	Pt5G43160	154	17.60	6.49	细胞核 Nucleus

表 1(续)

Tab.1 (continued)

基因名称 Gene name	基因号 Gene ID	氨基酸长度 Amino acid length/aa	蛋白质分子量 Protein molecular mass/kDa	等电点 Isoelectric point (PI)	亚细胞定位预测 Predicted subcellular localization
*PtSAUR*43	Pt5G43260	146	16.77	5.95	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*44	Pt5G43280	152	17.58	5.79	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*45	Pt5G43310	154	17.85	8.77	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*46	Pt5G43380	144	16.54	5.39	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*47	Pt5G43400	137	15.49	6.06	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*48	Pt6G17180	149	17.35	5.07	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*49	Pt6G42330	201	23.35	10.27	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*50	Pt6G42410	85	9.76	7.74	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*51	Pt6G42420	102	12.07	9.79	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*52	Pt9G21730	163	19.18	9.46	细胞膜/叶绿体/线粒体/过氧化物酶体 Cell membrane/chloroplast/mitochondrion/peroxisome
*PtSAUR*53	PtJG06370	196	22.02	9.87	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*54	PtJG14220	172	19.36	9.4	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*55	PtJG14230	143	16.57	9.34	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*56	PtJG31250	146	16.61	8.73	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*57	PtJG31720	158	17.93	7.69	叶绿体/细胞质/细胞核 Chloroplast/cytoplasm/nucleus
*PtSAUR*58	PtJG33080	165	18.96	10.36	叶绿体 Chloroplast
*PtSAUR*59	PtJG33090	227	25.74	10.22	叶绿体/细胞核 Chloroplast/nucleus
*PtSAUR*60	PtQG10070	141	15.92	6.48	叶绿体/细胞质/细胞核 Chloroplast/cytoplasm/nucleus
*PtSAUR*61	PtQG18490	153	17.26	9.30	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*62	PtQG18510	158	18.00	8.33	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*63	PtQG18540	166	18.85	6.50	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*64	PtQG18560	121	13.88	6.21	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*65	PtQG18620	142	16.25	6.01	细胞核 Nucleus
*PtSAUR*66	PtQG18660	137	15.79	6.42	细胞核 Nucleus

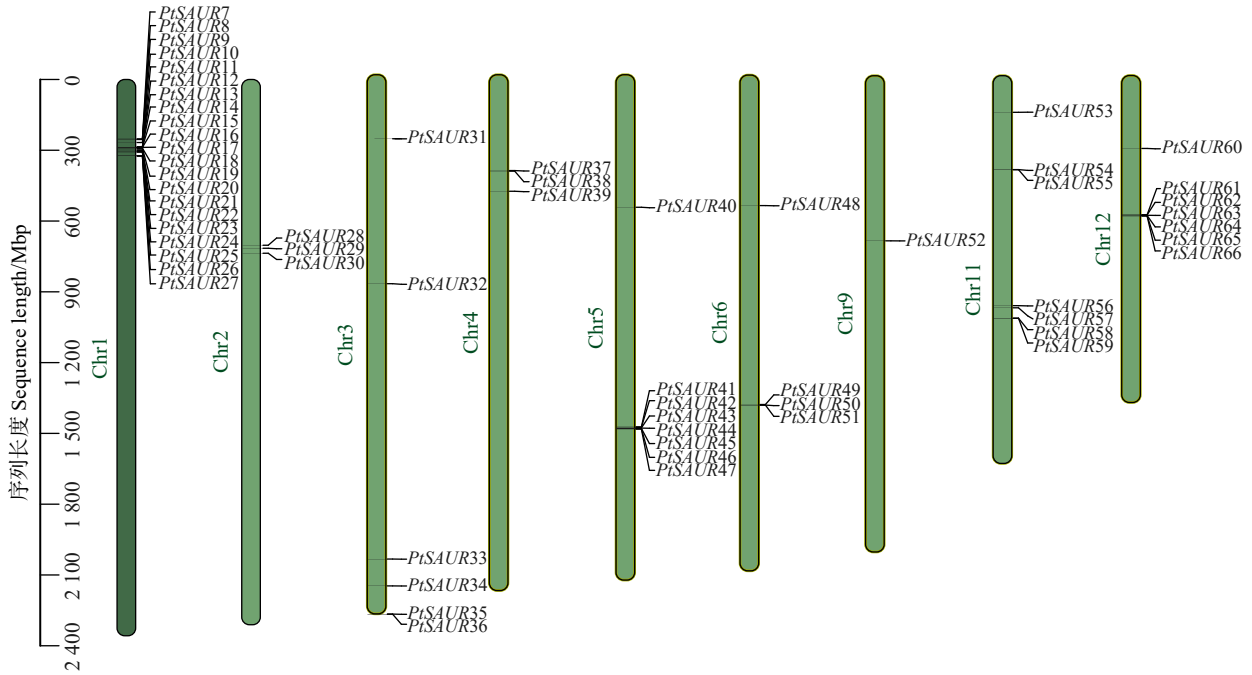


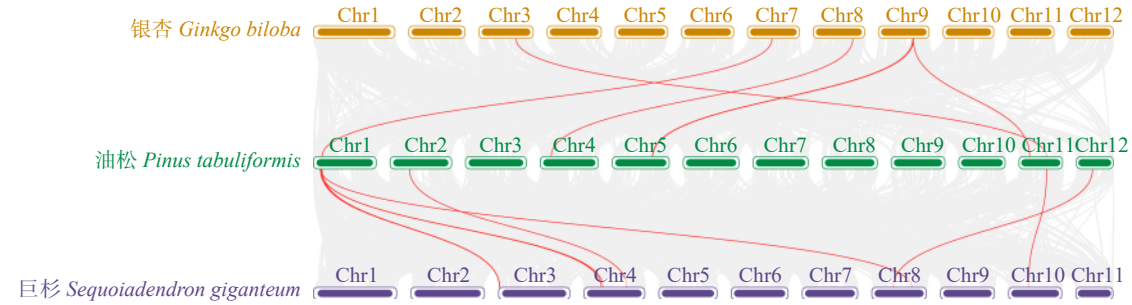
图 1　油松 *SAUR* 基因的染色体分布

Fig. 1　Chromosomal distribution of *P. tabuliformis SAUR* gene

7 个同源基因对，且油松 1 号染色体上有 4 个基因与巨杉对应，其中 3 个基因在巨杉 4 号染色体上可追溯到同源（图 2）。

2.3 保守基序与保守结构域分析

图 3 显示：油松 *SAUR* 家族中共发现 10 个 motif，大多数油松 SAUR 蛋白都含有 motif1 和 motif3，



红线代表 *SAUR* 的共线性关系。The red line represents collinear relationship of *SAUR*.

图 2 油松与银杏和巨杉 *SAUR* 基因的共线性分析

Fig. 2 Collinearity analysis of *P. tabuliformis* with *Ginkgo biloba* and *Sequoiadendron giganteum SAUR* genes

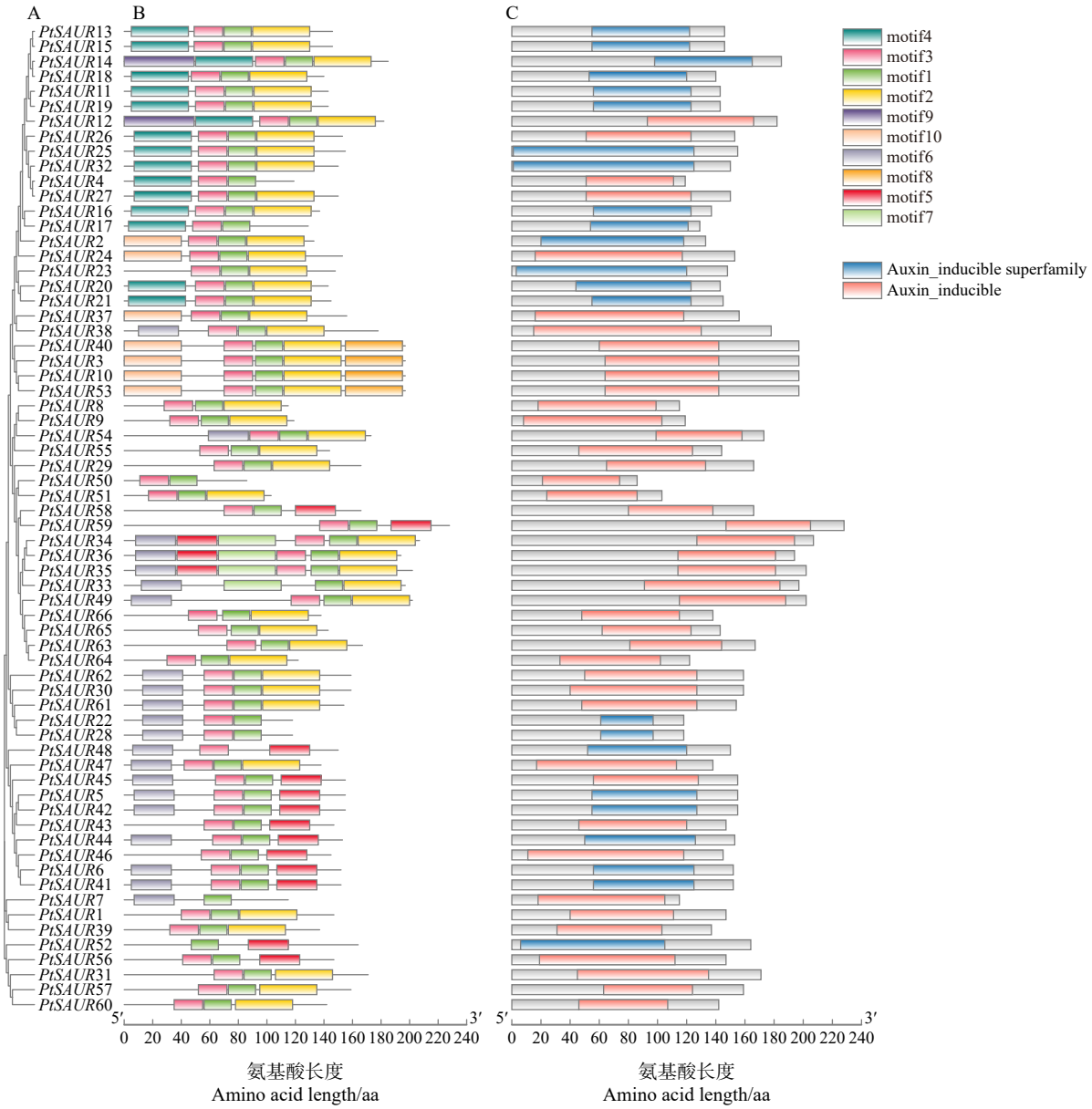


图 3 油松 *SAUR* 基因家族的系统发育树（A）、保守基序（B）和保守结构域（C）

Fig. 3 Phylogenetic tree (A), conserved motifs (B), and conserved domains (C) of the *P. tabuliformis SAUR* gene family

除 PtSAUR48 以外，所有 SAUR 蛋白均含有 motif1，推测 motif1 可能是油松 SAUR 蛋白必要的基序；具有 motif4、motif6、motif10 的 SAUR 蛋白分别聚类在一起，推测这些 motif 可能具有不同的作用，而具有 motif6 的基因大多数具有 motif5，推测这两个基序可能在一起发挥某一功能；油松 SAUR 家族蛋白均含有 Auxin_inducible 或 Auxin_inducible superfamily 保守结构域。

2.4　启动子顺式作用元件预测

为了解油松 *SAUR* 基因表达的顺式调控响应机制，对 66 个油松 *SAUR* 基因的启动子进行了顺式作用元件的预测，鉴定到了多种响应激素信号和环境胁迫的作用元件。图 4 显示：相关的激素主要包括生长素（auxin，IAA）、茉莉酸甲酯（methyl jasmonate，MeJA）、脱落酸（abscisic acid，ABA）、赤霉素（gibberellin，GA）、水杨酸（salicylic acid，SA）。其中，与 MeJA 相关的作用元件最多，有 144 个，与 ABA 相关的有 121 个，与生长素相关的作用元件仅有 22 个。另外，还发现了与低温、干旱等逆境胁迫相关的顺式作用元件。综上，油松 *SAUR* 基因家族成员具有多种与激素和非生物胁迫相关的顺式作用元件，推测 PtSAURs 可能通过参与不同的激素调控途径来调节油松的生长发育和非生物胁迫抵抗能力。

2.5　系统进化分析

图 5 显示：由油松和拟南芥 *SAUR* 基因家族构建的系统发育进化树共分为 7 个进化支；在 A 支上，PtSAUR31/56/57/60 首先从进化树中分离出来，可能为油松特有；在 B 支中 11 个油松 SAUR 蛋白

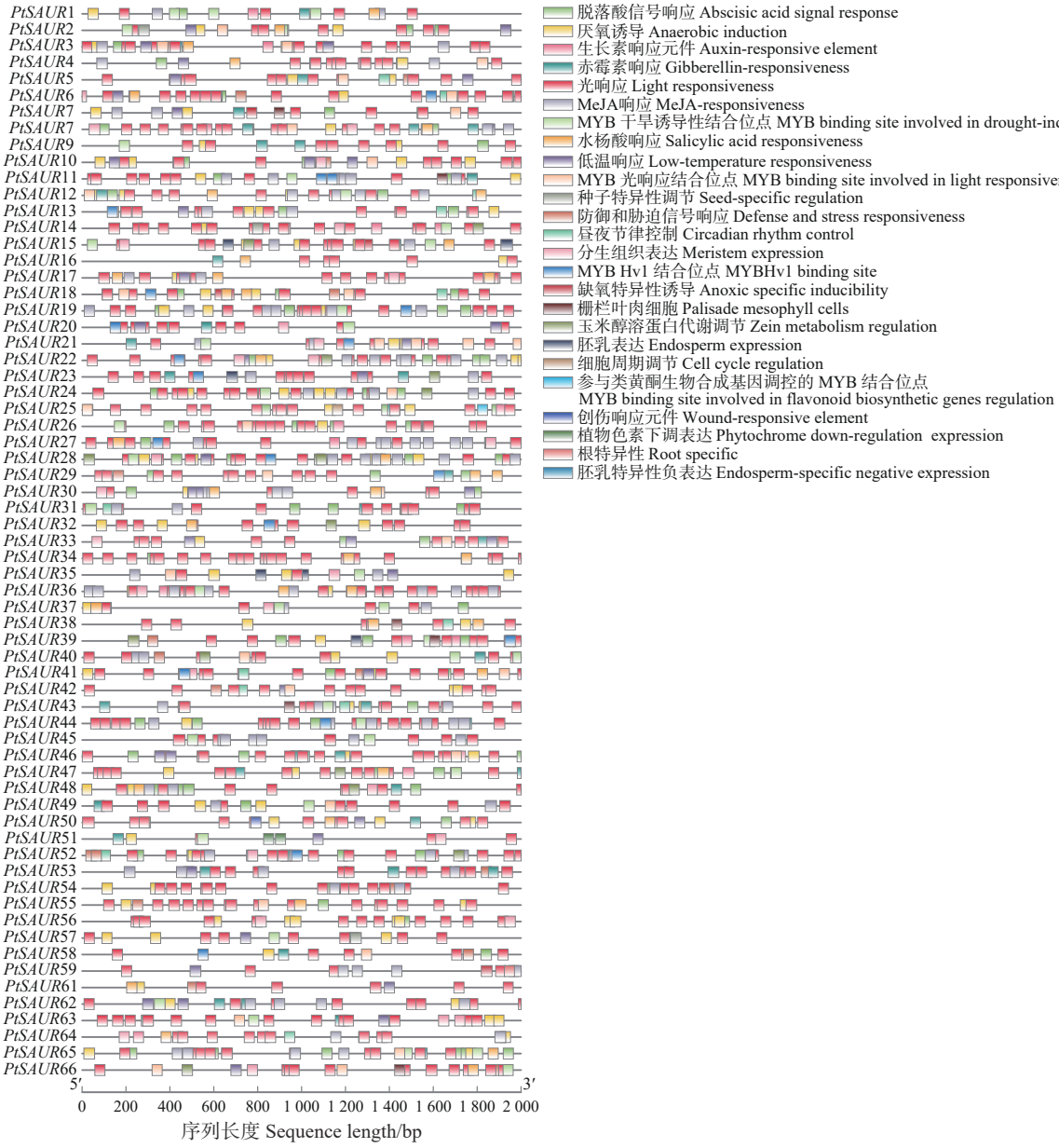


图 4　油松 *SAUR* 基因家族启动子顺式作用元件预测分析

Fig. 4　Predictive analysis of *SAUR* gene family promoter *cis*-element in *P. tabuliformis*



图 5 油松与拟南芥 SAUR 蛋白系统进化分析

Fig. 5 Phylogenetic analysis of SAUR protein sequences in *P. tabuliformis* and *Arabidopsis thaliana*

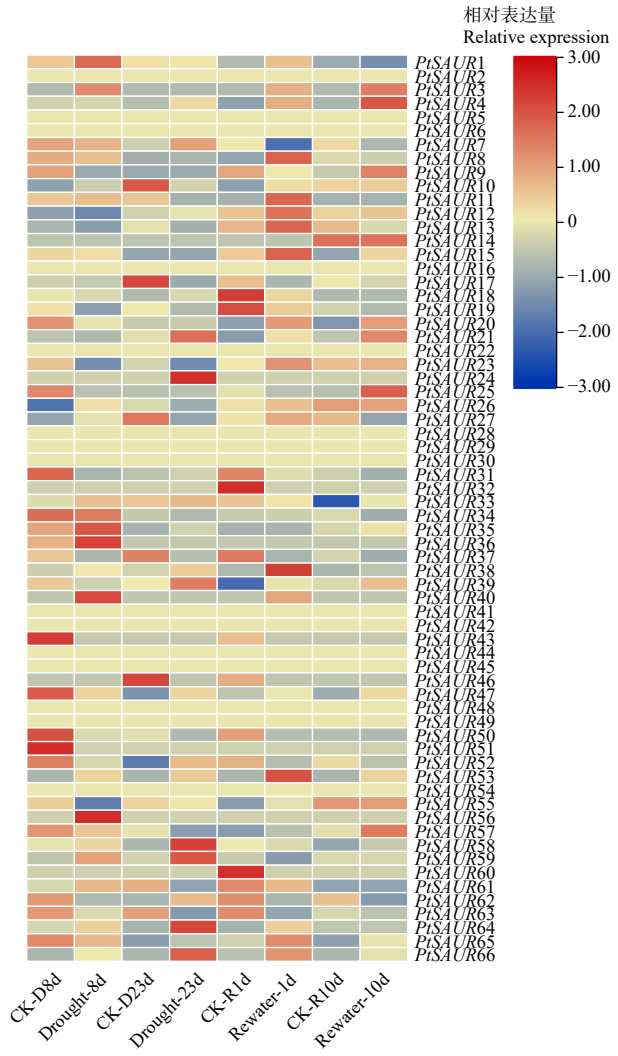
与 5 个拟南芥蛋白 AtSAUR2/16/28/40/74 聚为一支，其中 PtSAUR52 与 AtSAUR28 聚为同一亚支，遗传距离较近；在 C 支上 20 个油松 SAUR 蛋白与 14 个拟南芥 SAUR 蛋白聚为一支，其中 AtSAUR77 和 PtSAUR66 进化距离较近；PtSAUR22/28/29/30/37/38/61 与 AtSAUR26/29/42/52/73 聚为 D 支；E 支和 A 支全部为油松 SAUR 蛋白，推测其具有油松保守性较强的基因结构；在 G 支上 PtSAUR3/10/29/40/53 与 32 个拟南芥蛋白聚为一支。B 支、C 支、D 支和 G 支均有拟南芥和油松的 SAUR，说明这些分支中的油松 SAUR 蛋白已逐渐向被子植物进化。因此，油松中既存在相近于被子植物的 SAUR 蛋白，也存在前期分离出来油松独有的 SAUR 蛋白。

2.6 油松 *SAUR* 基因家族在干旱胁迫下的表达模式分析

图 6 显示：*PtSAUR*1/3/34/35/36/40/56 共 7 个基因在干旱第 8 天表达量比对照组明显升高，但在干旱第 23 天时表达量降为正常水平；*PtSAUR*58/59/64/66 基因表达量随着处理时间推移呈现先升高再降低的趋势，在第 23 天时达到最高并在复水后缓慢降低；*PtSAUR*10/20/23/55/57 在干旱处理时表达量比对照组低，但在复水后升高甚至高于对照组，可能干旱抑制了其表达。共发现 16 个基因可能响应干旱胁迫，其中有 3 个基因表达量的趋势随着干旱与复水的处理有显著变化：*PtSAUR*59 表达量在第 23 天时约为对照组的 1.7 倍，复水后表达量显著降低并在复水后 10 d 与对照组相同；*PtSAUR*66 表达量始终高于对照组，在第 23 天时表达量达到对照组的 21 倍，在复水后逐渐降低；*PtSAUR*23 在干旱第 8 天和第 23 天时表达量保持低水平，在复水后显著升高（图 7）。

3 讨论与结论

SAUR 作为对生长素响应最迅速的基因，在植物



Drought-8d、Drought-23d 分别为干旱处理 8 d、23 d；CK-D8d、CK-D23d 分别为对照处理 8 d、23 d；Rewater-1d、Rewater-10d 分别为复水后 1 d 和 10 d；CK-R1d、CK-R10 分别为 Rewater-1d、Rewater-10d 的对照处理。下同。Drought-8d and Drought-23d are drought treatments for 8 and 23 d, respectively. CK-D8d and CK-D23d are control treatments for 8 and 23 d, respectively. Rewater-1d and Rewater-10d are 1 and 10 d after rehydration, respectively. CK-R1d and CK-R10 are control treatments for Rewater-1d and Rewater-10d, respectively. The same below.

图 6　油松 *SAUR* 基因家族在干旱胁迫下的表达模式

Fig. 6　Expression patterns of *SAUR* gene family in *P. tabuliformis* under drought stress

的生长、发育和应对非生物胁迫方面发挥着重要作用[4]。随着基因组测序技术的发展，*SAUR* 基因家族的全基因组分析已应用于大量被子植物的研究中，包括拟南芥[15]、水稻[13]、葡萄[14]、西瓜[6]和油棕[12]。裸子植物的基因组庞大且复杂，在缺少高质量的基因组信息的条件下，裸子植物中 *SAUR* 家族分析较少，仅在买麻藤、银杏[8]中有报道。随着油松高质量染色体级别基因组的公布，从全基因组水平解析 *SAUR* 基因家族成为可能。本研究基于油松基因组序列，鉴定出油松 66 个 *SAUR* 基因家族成员，与被子植物相比，油松大部分 *SAUR* 基因定位在染色体同一位置或相邻位置，呈簇状分布，这可能与基因的串联重复序列有关。裸子植物庞大的基因组中含有大量的重复序列[28]，重复的 *SAUR* 基因簇可能有利于裸子植物的适应性，增加基因调控生长的选择[29]。在亚细胞定位分析中发现，SAUR 定位于细胞核居多，在叶绿体和细胞质中均有分布，而在线粒体中分布较少。甜瓜[17]和柑橘（*Citrus reticulata*）[30]等许多被子植物的 SAUR 除定位在细胞核外，也较多定位于线粒体中[8]，SAUR 定位的分散性可能与其由保守度较低的 N-或 C-末端编码有关[15]。共线性分析发现，与银杏相比，油松与巨杉的 SAUR 有更近的同源进化关系。有研究显示，银杏的 SAUR 成员与显花植物的 SAUR 进化关系更近[8]，而油松与巨杉均为隐花植物，这可能是二者进化关系更近的原因之一。保守基序分析发现，motif1 几乎存在于所有 SAUR 蛋白成员中，可作为鉴定 *SAUR* 基因家族成员的重要依据。进化树同一分支上的 SAUR 蛋白具有相似数量的 motif 和相同的排列顺序，不同分支之间的 motif 数目存在一定差异，可能是由 SAUR 家族成员在进化过程中保守基序的丢失或获得引起的[14]。进化树中同一分支的成员之间具有功能相似性[13]。除 *PtSAUR*22 外，*PtSAUR*11 ~ 27 号基因均聚集在只有油松基因的 F 支上，这些基因在 1 号染色体成簇分布，且遗传距离较近，可能具有相似的功能。*PtSAUR*41 ~ 47 号基因在 4 号染色体上成簇分布，聚集在进化树的 B 支上，可能与 *AtSAUR*2、*AtSAUR*16 等基因功能相似。*AtSAUR*16 和 *AtSAUR*65 已在拟南芥中发现可以促进子叶的开放和扩张以及下胚轴伸长[31]，与 *PtSAUR*52 和 *PtSAUR*29 分别具有相近的亲缘关系，推测 *PtSAUR*52 和 *PtSAUR*29 也具有类似的作用。

裸子植物在长期进化过程中，演化出了一系列的生存策略来适应各种生物、非生物胁迫，尤其是干旱胁迫、低温胁迫等[32]。但裸子植物与被子植物在响应干旱胁迫的分子机制上的差异仍不清楚。各类激素之间的协同、拮抗作用在植物应对胁迫过程中起到非常重要的作用，其中 GA、ABA 与 AUX 之间的交互作用在被子植物中已有广泛研究，在柑橘[30]、油棕[9]和黄瓜（*Cucumis sativus*）[33]的 *SAUR* 基因的启动子区中均发现了 GA、ABA 响应元件，且这些 *SAUR* 基因同时响应高温、低温、高盐等胁迫过程，如拟南芥中，在 ABA 反应途径中起作用的冷和高盐诱导的转录因子锌指蛋白 AZF1 和 AZF2 可以抑制 15 个 *SAUR* 基因的表达[34]。在谷子（*Setaria italica*）中，*SiSAUR*14 和 *SiSAUR*18 等基因既可以感受到 GA 和 ABA 的刺激又能响应盐胁迫和干旱胁迫[35]。

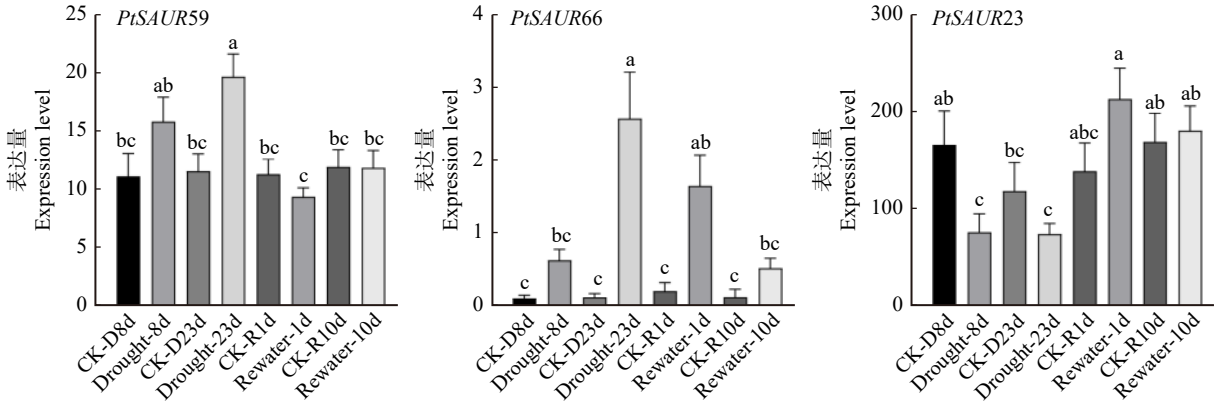


图 7 油松 3 个 *SAUR* 基因在干旱胁迫下的表达模式

Fig. 7 Expression patterns of 3 *SAUR* genes in *P. tabuliformis* under drought stress

这些结果说明被子植物中 *SAUR* 基因能够在胁迫过程中被 GA、ABA 等激素诱导。对油松所有 *SAUR* 基因启动子上的顺式作用元件进行分析，发现了多种激素响应元件和非生物胁迫响应元件，如 GA、ABA 响应元件和干旱诱导性的 MYB 结合位点等，推测 *SAUR* 可能通过激素诱导响应干旱胁迫。

油松中不同 *SAUR* 基因以不同的形式响应干旱胁迫，在干旱过程中可能存在不同的功能，如 *PtSAUR*58/59 等基因在干旱胁迫中上调，*PtSAUR*10/23 等基因下调，说明不同的 *SAUR* 基因可能参与不同的生物学过程。这与被子植物中的研究结果类似，在拟南芥中过表达 *TaSAUR*75 后进行干旱胁迫，发现干旱胁迫响应的关键基因 *AtDREB*2 表达量上调[36]。谷子在干旱胁迫后，*SiSAUR*34 基因的表达量在 2 h 内迅速下调[35]。油松中 *PtSAUR*58/59/64/66 等基因的上调表达可能像拟南芥一样，自身响应元件被相关激素和转录因子调控，以响应干旱胁迫。与 *PtSAUR*58 等基因的上调表达不同，*PtSAUR*23 的表达量在油松干旱第 8 天时显著低于对照组，其可能作为响应干旱胁迫的转录因子的下游基因发挥作用[34]。*H2A.Z* 作为 ABA-IAA 串联通路桥梁，在油松受到干旱胁迫后使 ABA 含量升高[37]，进而抑制了下游基因 *PtSAUR*23 的表达。所以，*PtSAUR* 可能通过受到转录因子调控或与其他基因相互作用来响应干旱胁迫。虽然许多研究证明了 *SAUR* 与非生物胁迫的响应有关，但其参与非生物胁迫的具体分子调控机制目前尚不清楚，今后应以此为重点进行深入研究。

综上，本研究在全基因组水平上系统地研究了油松 *SAUR* 基因家族的基因序列结构、蛋白理化性质、系统发育树以及启动子顺式元件等关键特征，这些关键基因特征能够为裸子植物和被子植物在 *SAUR* 基因家族的进化选择上提供理论参考。此外，还探究了干旱胁迫下的 *SAUR* 基因表达模式，通过转录组分析发现了油松在抗旱过程中的关键 *SAUR* 基因 *PtSAUR*23、*PtSAUR*59 和 *PtSAUR*66，这些基因可以作为油松干旱胁迫响应过程中生长素信号通路的关键候选基因。本研究结果为揭示 *PtSAUR* 在油松生长发育和抵抗干旱胁迫过程的调控功能奠定了重要基础。

参 考 文 献

[1] Li X, Liu G, Geng Y, et al. A genome-wide analysis of the small auxin-up RNA (*SAUR*) gene family in cotton[J]. BMC Genomics, 2017, 18(1): 815.

[2] Hagen G, Guilfoyle T. Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors[J]. Plant Molecular Biology, 2002, 49(3): 373−385.

[3] 李亚男, 冯霞, 陈大清. ARF、Aux/IAA 和生长素受体对基因表达的调控 [J]. 安徽农学通报, 2008, 14(7): 36−39.
Li Y N, Feng X, Chen D Q. Regulation of ARF, Aux/IAA and auxin receptor for gene expression[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2008, 14(7): 36−39.

[4] van Mourik H, van Dijk A D J, Stortenbeker N, et al. Divergent regulation of *Arabidopsis SAUR* genes: a focus on the SAUR10-clade[J]. BMC Plant Biology, 2017, 17(1): 245.

[5] Guo Y, Jiang Q, Hu Z, et al. Function of the auxin-responsive gene *TaSAUR*75 under salt and drought stress[J]. The Crop Journal, 2018, 6(2): 181−190.

[6] Kong Y, Zhu Y, Gao C, et al. Tissue-specific expression of *SMALL AUXIN UP RNA*41 differentially regulates cell expansion and root meristem patterning in *Arabidopsis*[J]. Plant and Cell Physiology, 2013, 54(4): 609−621.

[7] Wong J H, Spartz A K, Park M Y, et al. Mutation of a conserved motif of PP2C. D phosphatases confers *SAUR* immunity and constitutive activity[J]. Plant Physiology, 2019, 181(1): 353−366.

[8] Zhang H, Yu Z, Yao X, et al. Genome-wide identification and characterization of small auxin-up RNA (*SAUR*) gene family in plants: evolution and expression profiles during normal growth and stress response[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 4.

[9] 周丽霞, 杨蒙迪, 曹红星, 等. 油棕 *SAUR* 基因家族的全基因组鉴定及生物信息学分析 [J]. 南方农业学报, 2022, 53(4): 1011−1020.
Zhou L X, Yang M D, Cao H X, et al. Genome-wide identification and bioinformatics analysis of the oil palm *SAUR* gene family[J]. Journal of Southern Agriculture, 2022, 53(4):

1011−1020.

[10] Jain M, Tyagi A K, Khurana J P. Genome-wide analysis, evolutionary expansion, and expression of early auxin-responsive *SAUR* gene family in rice (*Oryza sativa*)[J]. Genomics, 2006, 88(3): 360−371.

[11] 李傲, 崔梦杰, 陈珂, 等. 葡萄 *SAUR* 基因家族鉴定与生物信息学分析 [J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(2): 326−337.
Li A, Cui M J, Chen K, et al. Identification and bioinformatics analysis of the *SAUR* gene family in grape[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(2): 326−337.

[12] Zhang N, Huang X, Bao Y, et al. Genome-wide identification of *SAUR* genes in watermelon (*Citrullus lanatus*)[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2017, 23(3): 619−628.

[13] Ren H, Gray W M. SAUR proteins as effectors of hormonal and environmental signals in plant growth[J]. Molecular Plant, 2015, 8(8): 1153−1164.

[14] Hu W, Yan H, Luo S, et al. Genome-wide analysis of poplar *SAUR* gene family and expression profiles under cold, polyethylene glycol and indole-3-acetic acid treatments[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 128: 50−65.

[15] Stortenbeker N, Bemer M. The *SAUR* gene family: the plant's toolbox for adaptation of growth and development[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(1): 17−27.

[16] Chae K, Isaacs C G, Reeves P H, et al. *Arabidopsis SMALL AUXIN UP RNA63* promotes hypocotyl and stamen filament elongation[J]. The Plant Journal, 2012, 71(4): 684−697.

[17] Tian Z, Han J, Che G, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of *SAUR* gene family in melon (*Cucumis melo* L.)[J]. Planta, 2022, 255(6): 123.

[18] Hu J, Yu Q, Jiang S, et al. Identification and expression analysis of the small auxin-up RNA (*SAUR*) gene family in *Lycium ruthenicum*[J]. Peer Journal, 2023, 11: e15941.

[19] 刘昊东, 于亚新, 冯岗, 等. 小麦 *SAUR* 基因家族的鉴定及表达分析 [J]. 分子植物育种, 2022, 20(14): 4525−4538.
Liu H D, Yu Y X, Feng G, et al. Identification and expression analysis of the *SAUR* gene family in *Triticum aestivum* L.[J]. Molecular Plant Breeding, 2022, 20(14): 4525−4538.

[20] Rodríguez S M, Ordás R J, Alvarez J M. Conifer biotechnology: an overview[J]. Forests, 2022, 13(7): 1061.

[21] 张晶星, 马彦广, 王辉丽, 等. 油松 *JAZ* 基因家族特征及其与 DELLA 蛋白互作的功能域鉴定 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(12): 12−22.
Zhang J X, Ma Y G, Wang H L, et al. Characteristic of *JAZ* gene family of *Pinus tabuliformis* and identification of functional domain of its interaction with DELLA protein[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(12): 12−22.

[22] Li J, Han F, Yuan T, et al. The methylation landscape of giga-genome and the epigenetic timer of age in Chinese pine[J]. Nature Communications, 2023, 14(1): 1947.

[23] Pervaiz T, Liu S W, Uddin S, et al. The transcriptional landscape and hub genes associated with physiological responses to drought stress in *Pinus tabuliformis*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(17): 9604.

[24] Chen C, Chen H, Zhang Y, et al. TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data[J]. Molecular Plant, 2020, 13(8): 1194−1202.

[25] Scott A D, Zimin A V, Puiu D, et al. A reference genome sequence for giant sequoia[J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2020, 10(11): 3907−3919.

[26] Zhao Y P, Fan G, Yin P P, et al. Resequencing 545 ginkgo genomes across the world reveals the evolutionary history of the living fossil[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 4201.

[27] Wang Y, Tang H, DeBarry J D, et al. MCScanX: a toolkit for detection and evolutionary analysis of gene synteny and collinearity[J]. Nucleic Acids Research, 2012, 40(7): e49−e49.

[28] Niu S, Li J, Bo W, et al. The Chinese pine genome and methylome unveil key features of conifer evolution[J]. Cell, 2022, 185(1): 204−217.

[29] Du Y L, Zhang Q, Li W J, et al. Genome- and transcriptome-wide identification and analysis of B3 superfamily members and their association with salt stress response in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 305: 111408.

[30] 王福生, 余洪, 胡洲, 等. 柑橘属 *SAUR* 基因家族的全基因组鉴定及表达分析 [J]. 园艺学报, 2020, 47(1): 23−40.
Wang F S, Yu H, Hu Z, et al. Genome-wide analysis of *SAUR* gene family in *Citrus*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2020, 47(1): 23−40.

[31] Sun N, Wang J, Gao Z, et al. *Arabidopsis* SAURs are critical for differential light regulation of the development of various organs[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2016, 113(21): 6071−6076.

[32] de la Torre A R, Piot A, Liu B, et al. Functional and morphological evolution in gymnosperms: a portrait of implicated gene families[J]. Evolutionary Applications, 2020, 13(1): 210−227.

[33] 王红飞, 尚庆茂. 黄瓜 *SAUR* 基因家族的鉴定与表达分析 [J]. 园艺学报, 2019, 46(6): 1093−1111.
Wang H F, Shang Q M. Genome-wide identification and expression analysis of the *SAUR* gene family in *Cucumis sativus*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2019, 46(6): 1093−1111.

[34] Kodaira K S, Qin F, Tran L S P, et al. *Arabidopsis* Cys2/His2 Zinc-Finger proteins AZF1 and AZF2 negatively regulate abscisic acid-repressive and auxin-inducible genes under abiotic stress conditions[J]. Plant Physiology, 2011, 157(2): 742−756.

[35] Ma X, Dai S, Qin N, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *SAUR* gene family in foxtail millet (*Setaria italica* L.)[J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 31.

[36] Hassan S, Berk K, Aronsson H. Evolution and identification of DREB transcription factors in the wheat genome: modeling, docking and simulation of DREB proteins associated with salt stress[J]. Journal of Biomolecular Structure and Dynamics, Taylor & Francis, 2022, 40(16): 7191−7204.

[37] Yin C, Sun A, Zhou Y, et al. The dynamics of H2A. Z on SMALL AUXIN UP RNAs regulate abscisic acid-auxin signaling crosstalk in *Arabidopsis*[J]. Journal of Experimental Botany, 2023, 74(14): 4158−4168.

（责任编辑　吴　娟　赵田芸
责任编委　康向阳）