

DOI:10.11686/cyxb2025345

<http://cyxb.magtech.com.cn>

刘进娣, 陈仕勇, 李进, 等. 燕麦蔗糖转运蛋白基因家族的鉴定及其对干旱和盐碱胁迫的响应. 草业学报, 2026, 35(8): 144—156.

LIU Jin-di, CHEN Shi-yong, LI Jin, *et al.* Identification of the sucrose transporter gene family in oats and its response to drought and saline-alkali conditions. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(8): 144—156.

燕麦蔗糖转运蛋白基因家族的鉴定 及其对干旱和盐碱胁迫的响应

刘进娣^{1,3}, 陈仕勇^{2*}, 李进¹, 蒋涛², 梁国玲¹, 周青平²

(1. 青海大学畜牧兽医科学院, 青海 西宁 810016; 2. 西南民族大学四川若尔盖高寒湿地生态系统国家野外科学观测研究站, 四川 成都 610041; 3. 云南省农业科学院热区生态农业研究所, 云南 元谋 651300)

摘要: 蔗糖转运蛋白(SUT)是高等植物体内蔗糖由源到库器官长距离转运的重要跨膜运输载体, 在植物生长发育和抵抗逆境胁迫中具有重要作用。本研究利用生物信息学方法在燕麦全基因组中鉴定出 9 个 *AsSUTs* 基因家族成员, 并对其理化性质、基因结构、染色体位置分布、系统进化、启动子元件及不同非生物胁迫下的表达模式进行分析。结果表明, *AsSUTs* 编码氨基酸序列长度为 490~687 aa, 蛋白预测分子量(Mw)为 52.51~73.45 kDa, 理论等电点(pI)为 6.13~9.72, 分布在 8 条染色体上。启动子元件主要包括激素、生长发育及非生物胁迫响应。*AsSUT* 成员的基因结构和蛋白结构具有高度保守性。通过表达模式分析得出, *AsSUTs* 家族成员在干旱和碱胁迫下的表达水平普遍高于盐胁迫。在干旱胁迫下除 *AsSUT6*, 其他 *AsSUTs* 家族成员均表现出胁迫叶片中的表达量显著高于正常叶片; 盐胁迫下 *AsSUT1*、*AsSUT4*、*AsSUT6* 均在受胁迫叶片中的表达量显著高于正常叶片; 碱胁迫下除 *AsSUT7*, 其他 *AsSUTs* 家族成员均在受胁迫叶片中的表达量显著高于正常叶片。*AsSUT1* 对不同的非生物胁迫表现出更强的响应, 表明其可能在燕麦抵抗逆境胁迫中发挥重要作用, 这为燕麦 *SUT* 家族及其响应环境胁迫进一步研究提供了理论依据。

关键词: 燕麦; 蔗糖转运蛋白; 生物信息学; 逆境胁迫; 基因表达

Identification of the sucrose transporter gene family in oats and its response to drought and saline-alkali conditions

LIU Jin-di^{1,3}, CHEN Shi-yong^{2*}, LI Jin¹, JIANG Tao², LIANG Guo-ling¹, ZHOU Qing-ping²

1. Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Xining 810016, China; 2. Sichuan Zoige Alpine Wetland Ecosystem National Observation and Research Station, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China; 3. Institute of Tropical Eco-agricultural, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Yuanmou 651300, China

Abstract: Sucrose transporters (SUT) are critical transmembrane carriers in higher plants, responsible for the long-distance transport of sucrose from source to sink organs, and sucrose loading and unloading. They play vital roles in plant growth, development, and stress resistance. In this study, we employed bioinformatics methods to identify 9 *AsSUTs* gene family members in the oat (*Avena sativa*) genome and analyzed their physicochemical properties, gene structures, chromosomal distributions, phylogenetic relationships, promoter *cis*-elements, and expression

收稿日期: 2025-08-27; 改回日期: 2025-10-20

基金项目: 四川省区域创新合作项目(2025YFHZ0282), 四川省重点研发项目(2021YFYZ0013)和云南种子种业联合实验室元谋研发中心共享平台建设实验室项目(202405AR340001)资助。

作者简介: 刘进娣(1996—), 女, 甘肃白银人, 在读博士。E-mail: liujindi6922@126.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: chengshi8827@163.com

patterns under various abiotic stresses. It was found that the encoded *AsSUTs* proteins ranged in length from 490 to 687 amino acids, with predicted molecular weights (Mw) of 52.51–73.45 kDa and theoretical isoelectric points (pI) of 6.13–9.72. The genes are distributed across eight chromosomes, with promoter elements primarily involved in hormone response, growth and development, and abiotic stress response. The gene and protein structures of *AsSUT* members exhibit high conservation. Expression pattern analysis revealed that expression levels of *AsSUTs* family members under drought and alkaline stress were generally higher than under salt stress. Under drought stress, except for *AsSUT6*, all other *AsSUTs* family members showed significantly higher expression in stressed leaves compared to normal leaves. Under salt stress, *AsSUT1*, *AsSUT4*, and *AsSUT6* exhibited significantly higher expression in stressed leaves than in normal leaves, while under alkaline stress, all *AsSUTs* members except *AsSUT7* showed significantly elevated expression in stressed leaves. Notably, *AsSUT1* demonstrated stronger responsiveness to various abiotic stress environments, suggesting its potential critical role in oat stress resistance. These findings provide a theoretical foundation for further research on the *SUT* family members in oats and their response to environmental stresses.

Key words: *Avena sativa*; sucrose transporter; bioinformatics; adversity stress; gene expression

植物遭受干旱、盐碱等逆境胁迫时,细胞内可溶性糖(如蔗糖、葡萄糖和果糖等)的含量会显著上升,这是植物通过渗透调节来抵抗逆境的重要生理机制。蔗糖作为高等植物光合同化产物,是植物体糖运输的主要形式,在植物体内通过多种生理性分配影响植物的正常生长发育^[1]。植物体内蔗糖由源器官到库器官的转运、装载主要依赖于质膜上的蔗糖转运蛋白(sucrose transporters, SUT),因此其活性对植物生长发育和产量形成具有重要影响^[2]。SUT 含 12 个跨膜结构域,具有较强的疏水性,属于易化扩散载体家族(major facilitator superfamily, MFS)成员,该家族能够追溯到 35 亿年前的原核生物^[3],其不仅参与植物营养生长^[4]、花粉发育^[5]、籽粒灌浆^[6]等过程的调节,还能提高植物抵御逆境胁迫的能力^[7]。许多植物 *SUT* 基因家族成员已被证实在非生物胁迫响应中起到了至关重要的作用^[8]。研究发现,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*AtSUT2*、*AtSUT4* 是响应盐、干旱等胁迫的关键基因,它们的缺失会导致种子萌发延迟,幼苗生长受抑制^[9];在干旱和盐胁迫条件下,水稻(*Oryza sativa*)*OsSUT2* 表达上调,并通过促进糖类化合物的积累,提高水稻对干旱和盐的抗性^[10]。干旱胁迫下小麦(*Triticum aestivum*)的高产量和高千粒重都与 *TaSUT1* 基因的高表达相关^[11]。

燕麦(*Avena sativa*)是禾本科燕麦属的高产、优质粮饲兼用作物,主要种植于我国北方地区,是青藏高原高寒牧区冬春储备的主要饲草原料^[12]。因其适口性良好、营养价值高、消化率高等特点,深受各类家畜所喜食^[13]。燕麦性喜温凉,耐瘠薄,具有较强的抗逆性,然而在主要生产区域内多种非生物胁迫环境仍在很大程度上限制燕麦的生长。尤其是干旱和盐碱胁迫会显著降低燕麦的株高和产量^[14]。优良基因的挖掘对培育高品质、强抗逆性的燕麦新品种具有重要意义^[15]。随着分子生物学技术的不断发展,很多作物在抗逆基因挖掘和如何通过优异基因提高作物的抗性方面已有深入探索。燕麦基因组数据的相继公布也推动了其在抗逆遗传机制和优异基因挖掘等方面的研究^[16]。

本研究运用生物信息学手段系统鉴定和解析燕麦 *SUT* 基因家族,通过分析燕麦 *SUT* 基因家族成员理化性质、系统进化关系、染色体位置分布和蛋白质结构等特征,评估了不同胁迫条件下燕麦 *SUT* 基因家族成员的表达情况。拟揭示 *AsSUT* 基因的功能和作用,并进一步探究燕麦在生长发育和应激反应下的分子机制,为其或其他作物的抗逆品种创制提供优异的候选基因。

1 材料与方法

1.1 燕麦 *SUT* 基因家族成员的鉴定及理化性质分析

以 TAIR 数据库(<https://www.arabidopsis.org/>)中检索的拟南芥 *SUT* 基因家族蛋白序列为参考序列^[17]。燕麦 OT3098_v2 基因组资源信息及 gff 文件来源于 GrainGenes 数据库(<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/>)。通

过 TBtools 软件对燕麦基因组数据进行 Blast 比对, 筛选去除冗余序列。将筛选后的蛋白序列提交至 Pfam-InterPro(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/>)进一步通过保守结构域验证。最后, 使用 Expasy-protparam(<https://web.expasy.org/protparam/>)分析燕麦 SUT 蛋白的理论等电点(isoelectric point, pI)、分子量(molecular weight, Mw), 利用 WoLF PSORT 在线网站分析 SUT 蛋白的亚细胞定位(<https://wolfsort.hgc.jp/>)^[18]。

1.2 燕麦 SUT 基因家族的蛋白质结构预测

利用在线工具 SOPMA (https://npsa.lyon.inserm.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=/NPSA/npsa_sopma.html)预测蛋白质二级结构, 参数为系统默认值。利用在线工具 SWISS-MODEL(<https://swissmodel.expasy.org/>)预测蛋白质三级结构。利用 STRING 在线网站(<https://cn.string-db.org/>)预测燕麦 SUT 相互作用蛋白, 并使用 Cytoscape 3.10.0 软件对其优化^[19]。

1.3 燕麦 SUT 系统的进化与共线性分析

拟南芥、小麦、水稻和玉米(*Zea mays*)的 SUT 蛋白质序列均来自 JGI-phytozome 植物基因资源数据库(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>)。为明确燕麦 SUT 家族与其他物种间的系统进化关系, 使用 MEGA 11 软件将所获得的燕麦 SUT 序列与拟南芥、小麦、水稻和玉米的蛋白质序列进行 ClustalW 多序列比对, 根据比对结果, 使用 MEGA 11 中的邻接法(neighbor-joining, NJ)构建系统发育树^[20], 利用在线工具 ITOL(<https://itol.embl.de/>)进行美化^[21]。进一步分析 SUT 家族成员在禾本科植物中的进化关系, 在 TBtools 软件中比对燕麦和二倍体燕麦(*Avena longiglumis*)、四倍体燕麦(*Avena insularis*)、小麦及玉米之间的基因对共线性, 并进行可视化处理。

1.4 燕麦 SUT 基因结构及染色体定位分析

利用 MEGA 11 软件中的最大似然法(maximum likelihood, ML)构建物种内系统发育树^[20]。根据燕麦基因组注释文件 gff3, 获取 SUT 基因的外显子和内含子结构信息, 利用 TBtools 软件进行基因结构可视化。使用在线网站 MEME(<http://meme-suite.org/tools/meme>)鉴定燕麦 SUT 蛋白质序列的保守基序(motif), 结构域数目设为 10, 其余参数采用系统默认值^[22], 同时利用 TBtools 软件对染色体位置进行可视化。

1.5 燕麦 SUT 启动子的顺式作用元件分析

根据燕麦 SUT 基因翻译起始位点上游 2000 bp 的启动子序列, 利用 PlantCARE(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)在线网站分析启动子的顺式作用元件^[23], 并使用 TBtools 软件进行可视化。

1.6 燕麦 SUT 基因的表达模式分析

本试验于 2025 年 1 月在西南民族大学牧草实验室植物生长培养室进行, 以燕麦品种“凯撒”为试验材料。挑选饱满且大小均一的种子, 在培养盒中发芽 7 d 后转移到标准 Hoagland 溶液水培系统中, 控制生长条件为 25 °C/18 °C 昼夜循环, 相对湿度 65%~75%, 光照强度 200~250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 培养至两叶一心后, 进行胁迫处理。分别使用含有 15% 聚乙二醇 6000(polyethylene glycol 6000)、150 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 和 0.9% NaHCO_3 的 Hoagland 溶液对植株进行干旱、盐和碱胁迫处理, 每个处理 10 个重复, 分别在胁迫 0(CK)、6、12 和 24 h 后采集不同胁迫条件下长势一致的幼苗叶片和根系样品, 液氮冷冻后立即保存于 -80 °C 冰箱备用。

将干旱胁迫 0(CK)、6、12 和 24 h 的燕麦叶片和根系样品委托北京诺禾致源科技股份有限公司进行转录组测序, 每个取样点 3 次生物学重复。利用 R 4.4.1 软件, 对获取的干旱胁迫下燕麦 SUT 基因在不同组织的表达量数据进行对数转化、标准化及聚类分析等可视化操作^[24]。

利用在线工具 Primer 3.0 plus(<https://www.primer3plus.com/index.html>)设计燕麦 SUT 基因的引物序列(表 1)。采用 RNAprep Pure Plant Plus Kit 试剂盒(成都百菲特科技有限公司)分别提取干旱、盐和碱胁迫处理 0(CK)、6、12 和 24 h 的燕麦叶片 RNA, 使用 ToloScript ALL-in-one RT EasyMix for qPCR 试剂盒(上海吐露港生物科技有限公司)逆转录为 cDNA。采用 2 $\times$ Q3 SYBR qPCR Master Mix(Universal)试剂盒(上海吐露港生物科技有限公司)进行实时荧光定量 PCR(quantitative reverse transcription polymerase chain reaction, RT-qPCR)验证, 每个样品设 3 次生物学重复, 使用 QuantStudio™ 3 Real-Time PCR System(Thermo Fisher Scientific, 美国)进行扩增。采用 *AsFPGS* 作为内参基因, 用 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 法^[25]计算基因相对表达量。

表 1 定量 PCR 引物

Table 1 Primers for RT-qPCR

基因 Gene	正向引物 Forward primer (5′—3′)	反向引物 Reverse primer (5′—3′)
<i>AsSUT1</i>	GCCCAATTGCTGGCTTAGTG	CACCTCCTTGGCGAAGATCA
<i>AsSUT2</i>	GCGCCATCATCGTCTACCTC	CCAGTCGGTGTCAAAGAGGA
<i>AsSUT3</i>	TTGCTGGCCTAGTGGTTCAA	CCACTTGTGCCAGTTGTTTGT
<i>AsSUT4</i>	TACTGTGCAAGGTCCAGCTC	AGGCCAGTTACAAGGAGCAC
<i>AsSUT5</i>	TCATCGTCTACCTCATCGGC	CCCATCCAGTCGGTGTCAAA
<i>AsSUT6</i>	CAGTACAAGGACCTGCTCGT	CTAAAACCGCTCCTGGTCCA
<i>AsSUT7</i>	ATACCACTGAGCACTGCAGC	GAGACATTGTTTGTGTCCGCA
<i>AsSUT8</i>	GACTCTAGGAATAGACCATGCCA	GACAGCCATCCATGAGCAGA
<i>AsSUT9</i>	GATTCTGGCTCCTCGACGTC	CTCCCTCGGTAGATCTCCCG
<i>AsFPGS</i>	AGGACCGAGATTGTTCTTTA	AGAATCTTTCGAGATTTGCC

1.7 数据统计

采用 SPSS 27 软件进行单因素方差分析,最小显著差异法(least significant difference, LSD)进行多重比较,采用 Origin 2024 制图。

2 结果与分析

2.1 *AsSUT* 基因家族成员的鉴定分析

本研究在燕麦基因组数据库中共鉴定得到 9 个 *AsSUTs* 基因家族成员,并在 Pfam-InterPro 数据库中检测得出 *AsSUT* 家族成员属于 MFS_1(PF07690)和 MFS_2(PF13347)保守结构域,9 个 *AsSUTs* 成员均含有 Sucrose/H⁺ symporter (IPR005989) 结构域。根据染色体位置分布,将 *AsSUTs* 命名为 *AsSUT1*~*AsSUT9* (表 2)。*AsSUTs* 编码氨基酸序列长度为 490~687 aa,其中 *AsSUT8* 的氨基酸长度最大,为 687 aa, *AsSUT4* 最小,仅为 490 aa。蛋白预测分子量(Mw)为 52.51~73.45 kDa, *AsSUTs* 家族成员的理论等电点(pI)为 6.13~9.72,其中仅 *AsSUT6* (6.13)和 *AsSUT7* (6.49)的 pI 小于 7,呈弱酸性;其余成员 pI 均大于 7,为碱性蛋白。亚细胞定位预测结果显示 *AsSUTs* 均位于质膜上,这与其跨膜结合蛋白特性相一致。

表 2 燕麦 *AsSUT* 基因家族的成员信息

Table 2 Information of oat *AsSUT* gene family members

基因 Gene	基因注释 Gene annotation (ID)	外显子 Exons	内含子 Introns	生理特性 Physiological properties		等电点 pI	亚细胞定位 Subcellular location
				长度 Length (aa)	分子量 Mw (Da)		
<i>AsSUT1</i>	AVESA.00001b.r3.1Dg0003257	1554	11	517	54824.20	8.68	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT2</i>	AVESA.00001b.r3.4Ag0000477	1794	4	597	63701.01	9.26	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT3</i>	AVESA.00001b.r3.4Ag0002269	1563	11	520	54981.37	8.67	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT4</i>	AVESA.00001b.r3.4Cg0001270	1473	11	490	52507.81	8.93	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT5</i>	AVESA.00001b.r3.4Dg0000827	1713	4	570	60921.90	8.90	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT6</i>	AVESA.00001b.r3.6Ag0002163	1833	14	610	65306.96	6.13	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT7</i>	AVESA.00001b.r3.6Cg0001159	1839	13	612	65052.66	6.49	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT8</i>	AVESA.00001b.r3.6Dg0001824	2064	13	687	73448.24	7.88	质膜 Plasma membrane
<i>AsSUT9</i>	AVESA.00001b.r3.7Cg0003044	1803	4	600	64428.00	9.72	质膜 Plasma membrane

Mw: Molecular weight; pI: Isoelectric point.

2.2 *AsSUT* 基因家族成员的结构与染色体定位分析

通过预测得出 9 个 *AsSUTs* 家族成员编码的蛋白质二级结构均由 α -螺旋、 β 转角、延伸链和无规则卷曲 4 部分构成(表 3)。其中 *AsSUT4* 的 α -螺旋占比最多, 为 54.69%; 无规则卷曲占比最多的是 *AsSUT8*, 为 50.95%; 延伸链占比最多的是 *AsSUT4*, 为 13.47%。利用在线工具 SWISS-MODEL 预测 *AsSUTs* 家族成员的蛋白质三级结构得出 *AsSUT2* 和 *AsSUT3*、*AsSUT1* 和 *AsSUT9*、*AsSUT6* 和 *AsSUT8* 的相似度较高, 推测其功能具有一定的相似性, 其余蛋白质三级结构均不同且差异较大(图 1)。

利用 TBtools 可视化燕麦基因组注释文件, 分析 *AsSUTs* 家族成员在染色体上的位置分布(图 2), 发现 9 个 *AsSUTs* 家族成员分布在 8 条染色体上, 主要分布在 4 号和 6 号染色体上, chr4A 号染色体存在 2 个基因, 其余染色体各分布 1 个。构建燕麦 *AsSUT* 家族成员物种内 ML 系统进化树, 探索 *AsSUT* 家族进化关系, 发掘其潜在功能, 并分析其基因结构。由图 3 可得, *AsSUT* 家族成员可被分为 3 组, 每组中 *AsSUT* 结构特征与发育树聚类结果高度相似。MEME 预测的 10 个保守基序在所有 *AsSUT* 成员中均有分布。其中 *AsSUT6*、*AsSUT8* 和 *AsSUT9* 保守基序与其他成员相比, 前面均多一个 motif 7。Motif 9 在组 2 和 3 中的分布特性和组 1 中差异较大。*AsSUT* 家族成员的编码区(coding DNA sequence, CDS)和非编码区(untranslated region, UTR)结构在不同组之间的差异较大, 尤其是组 2 所有成员存在最多间断的编码区, 均为 14 个。组 3 中所有成员编码区数量一致, 并较少, 均为 5 个。组 1 成员拥有 12 个编码区。上述结果表明 *AsSUT* 家族成员结构在进化过程中也相对保守。

2.3 *SUT* 基因家族系统进化、共线性及蛋白互作分析

基于 9 个燕麦、9 个拟南芥、5 个小麦、5 个水稻和 6 个玉米的 *SUT* 蛋白质序列, 利用邻接法(NJ)构建系统发育树, 分析不同物种间 *SUT* 进化关系。如图 4 所示, *SUT* 家族成员可被分为 4 个主要分支, 多条双子叶植物拟南芥 *SUT* 家族成员在进化树的各分支中相对独立, 表明其与单子叶植物 *SUT* 家族成员亲缘关系相对较远。而禾本科单子叶植物的 *SUT* 家族成员聚类关系较为密切, 这表明 *SUT* 家族在单子叶植物进化历史中相对保守。

表 3 燕麦 *AsSUT* 基因家族的蛋白质二级结构预测

Table 3 Prediction of secondary structure of oat *AsSUT* gene family proteins (%)

基因 Gene	α -螺旋 Alpha helix (H_h)	β 转角 Beta turn (T_t)	延伸链 Extended strand (E_e)	无规则卷曲 Random coil (C_c)
<i>AsSUT1</i>	52.80	1.55	12.57	33.08
<i>AsSUT2</i>	44.22	1.17	13.07	41.54
<i>AsSUT3</i>	49.42	1.54	12.88	36.15
<i>AsSUT4</i>	54.69	1.63	13.47	30.20
<i>AsSUT5</i>	44.91	1.40	11.23	42.46
<i>AsSUT6</i>	41.97	1.64	10.82	45.57
<i>AsSUT7</i>	44.12	1.47	10.29	44.12
<i>AsSUT8</i>	38.28	1.16	9.61	50.95
<i>AsSUT9</i>	46.50	1.67	11.17	40.67

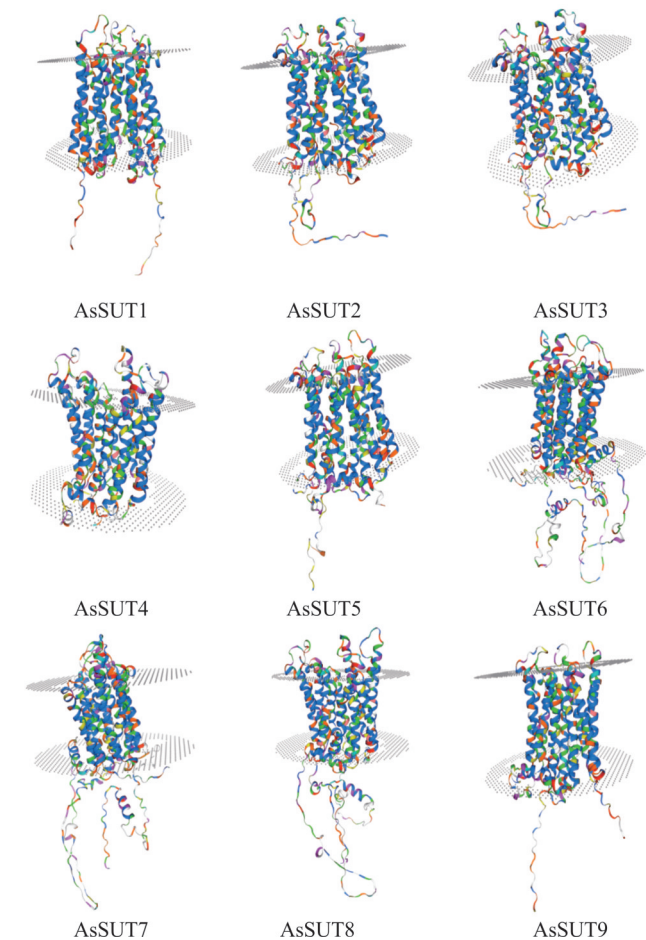


图 1 燕麦 *AsSUT* 蛋白质的三级结构预测

Fig. 1 Prediction of protein tertiary structure of oat *AsSUT*

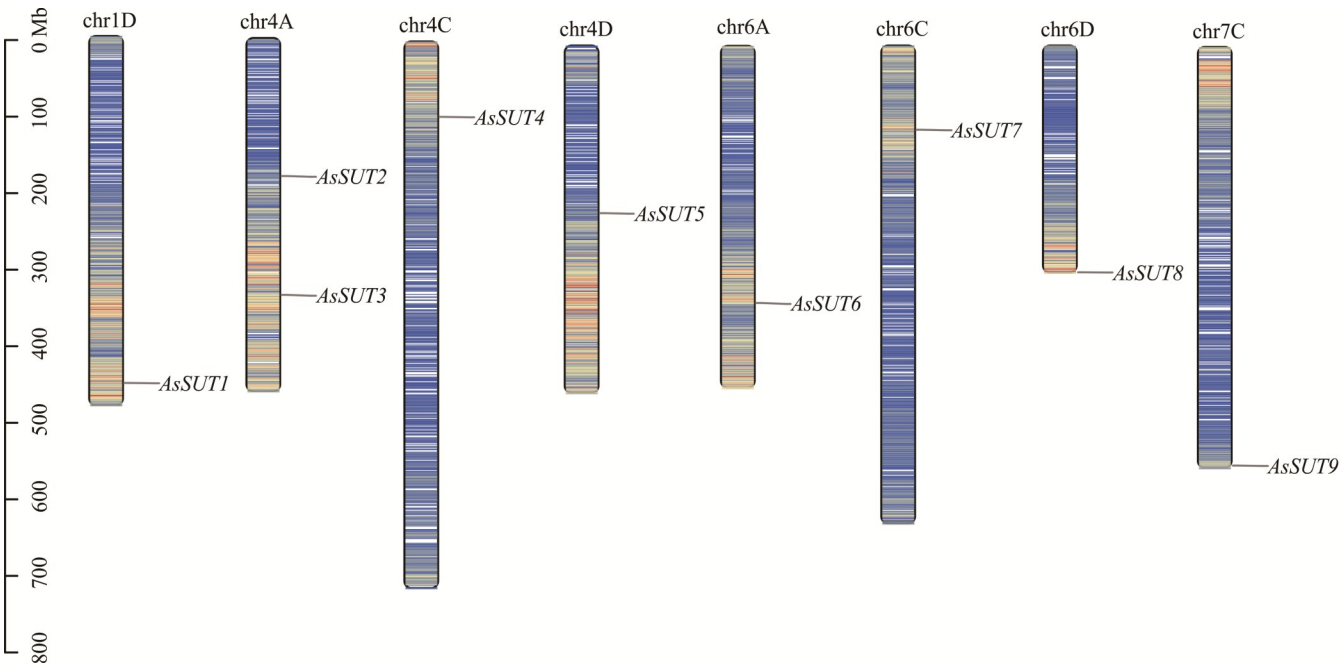


图 2 燕麦 *AsSUT* 基因家族染色体分布

Fig. 2 Chromosome distribution of oat *AsSUT* gene family

chr 为染色体, 其后的数字为同源群编号, 字母为祖先基因组来源 chr is chromosome, the following number represents the homologous group, and the letter represents the ancestral genome of origin.

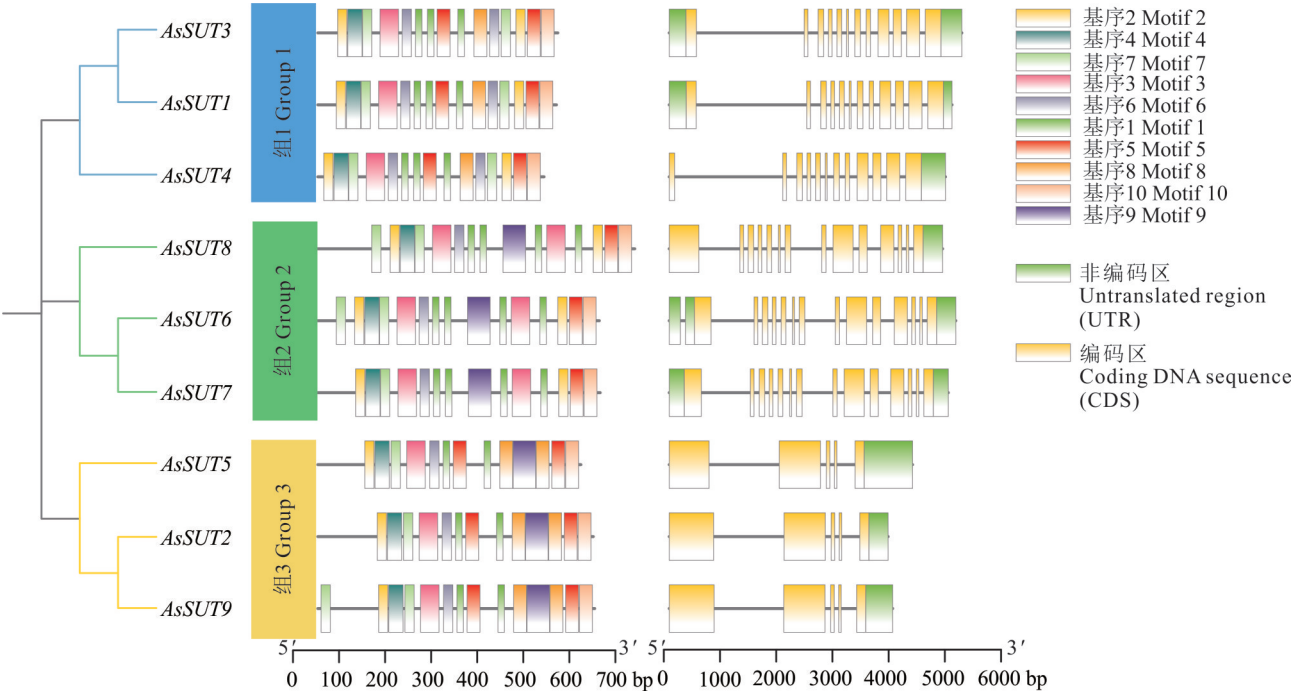


图 3 燕麦 *AsSUT* 基因家族发育树、保守基序和基因结构分析

Fig. 3 Phylogenetic tree, conserved motifs, and gene structure analysis of oat *AsSUT* gene family

为进一步分析燕麦 *SUT* 家族成员和其他禾本科的保守性, 选择燕麦祖先种二倍体燕麦和四倍体燕麦以及小麦和玉米与燕麦进行共线性比对 (图 5)。结果得出相较于二倍体燕麦, 四倍体燕麦与燕麦的 *SUTs* 成员具有更高的共线性, *SUT* 家族成员在二倍体燕麦、四倍体燕麦和燕麦中均主要分布于 4 号和 6 号染色体上。小麦和玉米中的每个 *SUT* 成员均与燕麦关联性较高, 这进一步证明 *SUT* 家族在单子叶植物中具有高度保守性。参考拟南芥

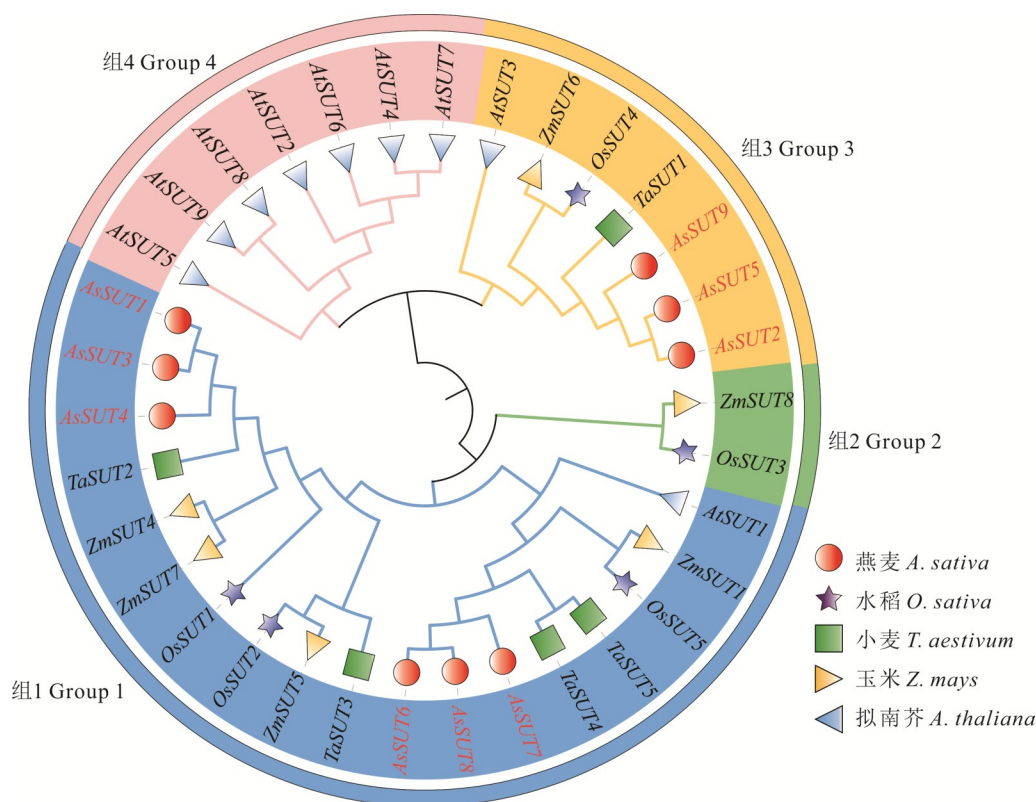


图4 SUT基因家族邻接法系统进化树

Fig. 4 Neighbor-joining (NJ) phylogenetic tree of SUT gene family

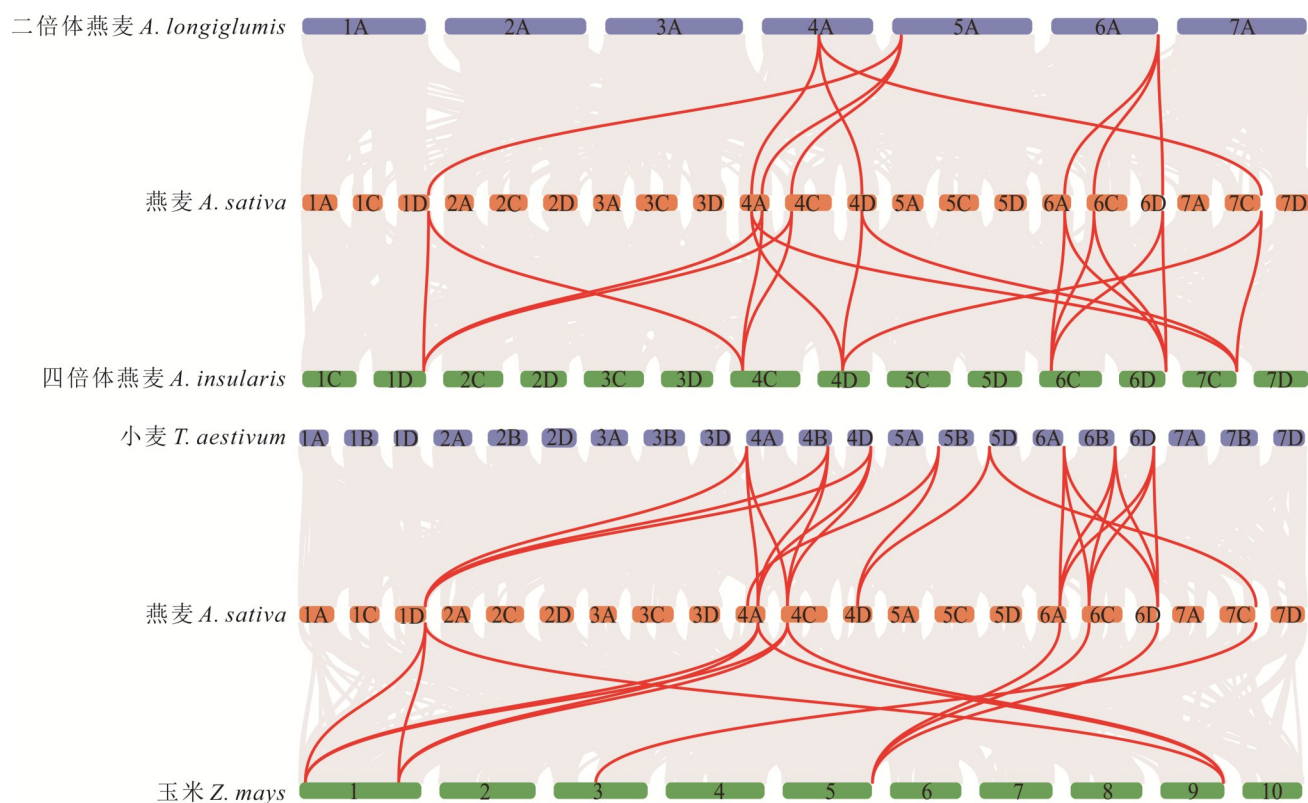


图5 多物种SUT基因家族种间共线性分析

Fig. 5 Interspecies collinearity analysis of SUT gene families in multiple species

每个物种中数字代表染色体同源群编号,字母代表祖先基因组来源 For each species, the number represents the homologous group, and the letter represents the ancestral genome from which it was derived.

AtSUT,利用在线网站 STRING 构建 AsSUT 相互作用网络,研究其潜在调控网络。结果发现,燕麦 AsSUT 蛋白与糖外排转运蛋白(sugars will eventually be exported transporters, SWEET)、单糖感应蛋白(maltose-signaling and sensor protein, MSSP1 和 MSSP2)、脱水响应元件结合蛋白(dehydration-responsive element binding protein, F12L6.16)相互作用,存在直接关系,其主要作用于植物糖转运(图 6)。与早期脱水响应蛋白(early-responsive to dehydration protein, ERD6)、糖转运蛋白(sugar transporter protein, STP)等关系较为密切,可能共同参与植物胁迫响应。根据拟南芥 AtSUT 与燕麦 AsSUT 蛋白进化关系,AtSUT1 与 AsSUT7, AtSUT3 与 AsSUT9 亲缘关系较近。

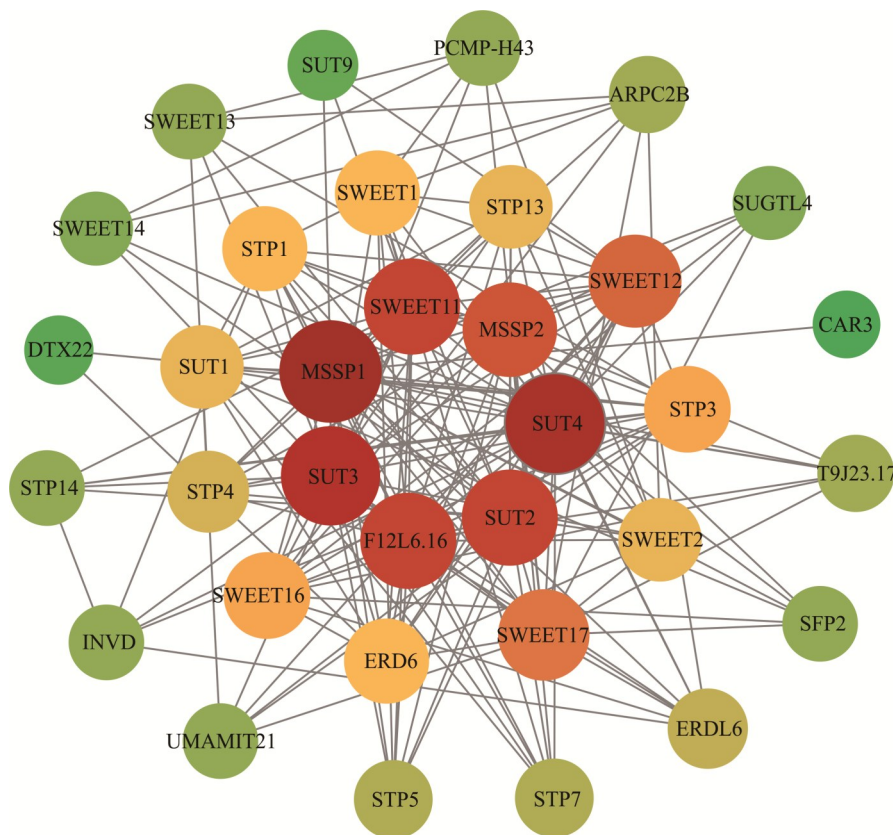


图 6 燕麦 AsSUT 蛋白互作预测与分析

Fig. 6 Interaction prediction and analysis of oat AsSUT protein

SWEET: 糖外排转运蛋白 Sugars will eventually be exported transporters; STP: 糖转运蛋白 Sugar transporter protein; SUGTL4: 类糖转运蛋白 Sugar transport protein; UMAMIT21: 氨基酸转运蛋白 Usually multiple acids move in and out transporter; CAR3: C2 结构域 ABA 相关蛋白 C2 domain ABA-related proteins; PCMP-H43: 植物组合模块蛋白 Plant combinatorial and modular protein; MSSP: 单糖感应蛋白 Maltose-signaling and sensor protein; ERD6: 脱水诱导早期应答蛋白 Early responsive to dehydration protein; ERDL6: 脱水诱导早期应答同源蛋白 Early responsive to dehydration-like; INVD: 糖基水解酶 Glycosyl hydrolase; DTX22: 多药和有毒化合物外排转运蛋白 Multidrug and toxic compound extrusion transporter protein; ARPC2B: 肌动蛋白相关蛋白 Actin-related protein; SFP2: 蔗糖发酵刺激蛋白 Sucrose fermentation stimulating protein; F12L6.16: 脱水响应元件结合蛋白 Dehydration-responsive element binding protein; T9J23.17: 糖转运蛋白 Sugar transporter protein.

2.4 AsSUT 基因家族启动子区域顺式作用元件分析

分析燕麦 AsSUT 家族成员上游 2000 bp 启动子区域顺式作用元件。结果如图 7 所示,参与 AsSUT 功能的元件主要包含光响应、非生物胁迫、生长发育和激素响应等,有 15 类。其中,光响应顺式元件最多,与植物激素相关的元件包括生长素响应、脱落酸响应、水杨酸响应、茉莉酸甲酯响应、赤霉素响应等;非生物应激反应元件包括干旱诱导、低温响应、厌氧诱导以及抵御和胁迫响应等;控制生长发育相关元件包括玉米醇溶蛋白代谢调节、种子特异性调节、胚乳表达、分生组织表达、细胞周期调节等。说明 AsSUT 家族成员不仅调控植物生长发育,还响应各类非生物胁迫。

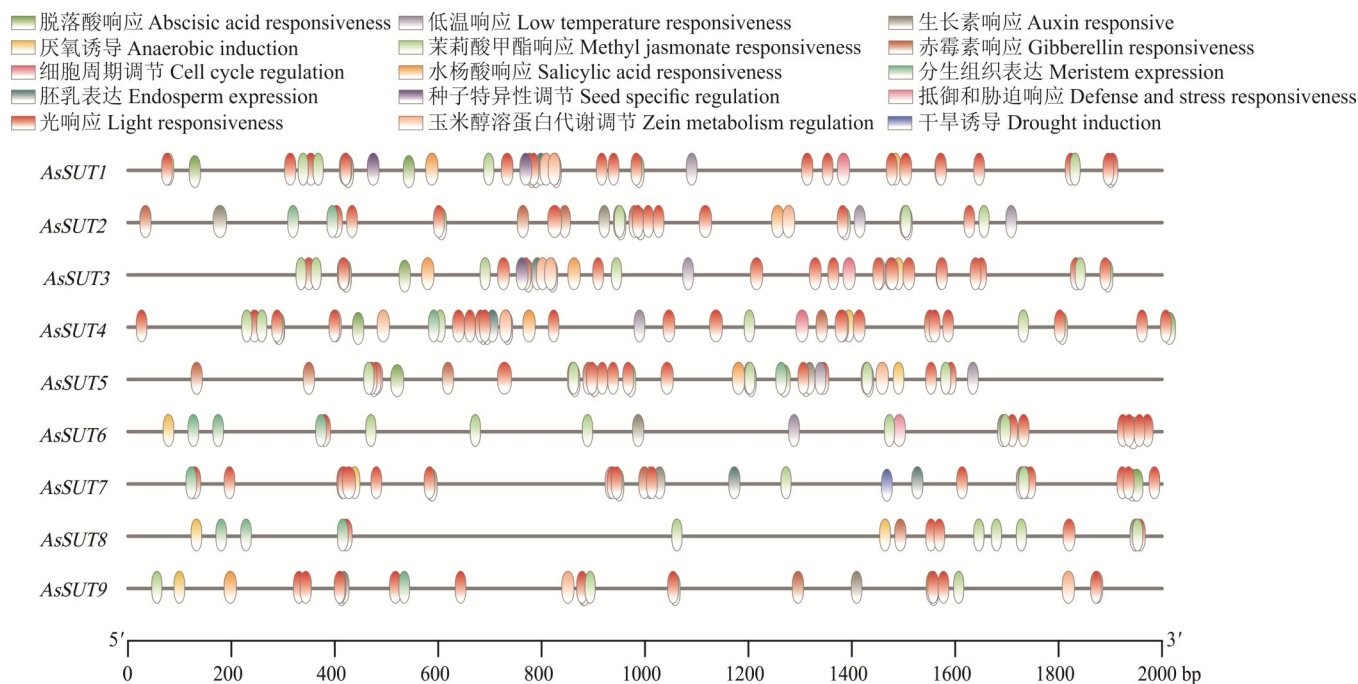


图7 燕麦 *AsSUT* 基因启动子区域顺式作用元件分析

Fig. 7 Analysis of promoter region *cis* acting elements of oat *AsSUT* gene family

2.5 *AsSUT* 基因家族响应干旱、盐和碱胁迫的表达模式分析

根据 *AsSUT* 基因注释 (gene annotation, ID), 提取不同取样时间点干旱胁迫转录组结果中 *AsSUT* 家族成员不同部位的相对表达量, 绘制热图。干旱胁迫下, *AsSUT* 家族成员在不同组织间的相对表达量存在明显差异, 相同组织中 *AsSUT* 家族成员的相对表达量也具有很大差异 (图8)。多数 *AsSUT* 家族成员在干旱胁迫下的燕麦叶片中表现出高表达, 其表达量显著高于根系。 *AsSUT6*、*AsSUT7* 和 *AsSUT8* 主要在燕麦根系中表达。

进一步对燕麦叶片进行不同非生物胁迫下的 RT-qPCR 验证, 深入阐明非生物胁迫下燕麦 *AsSUT* 家族成员的生物学功能。结果表明, 在干旱胁迫下除 *AsSUT6*, 其他 *AsSUTs* 基因家族均在受胁迫叶片中的相对表达量显著高于正常叶片 ($P < 0.05$), 其中 *AsSUT1* 和 *AsSUT3* 的相对表达量较高, 特别是在 12 h。 *AsSUT4* 相对表达量在 6 h 时最高 (图9)。在盐胁迫下 *AsSUT1*、*AsSUT4*、*AsSUT6* 均在受胁迫叶片中的相对表达量显著高于正常叶片 ($P < 0.05$), 其中 *AsSUT4* 和 *AsSUT1* 在 6 h 的相对表达量较高, *AsSUT6* 在 24 h 时的相对表达量最高。在碱胁迫下除 *AsSUT7*, 其他 *AsSUTs* 家族成员均在受胁迫叶片中的相对表达量显著高于正常叶片 ($P < 0.05$), 其中 *AsSUT9* 相对表达量最高, 特别是在 24 h; *AsSUT1*、*AsSUT2* 和 *AsSUT3* 相对表达量在 12 h 时均最高。相较于盐胁迫, *AsSUTs* 家族成员相对表达量在碱和干旱胁迫下变化更为明显。 *AsSUT1*、*AsSUT3* 和 *AsSUT4* 在各类胁迫处理中相对表达量均显著高于正常叶片 ($P < 0.05$), 其中 *AsSUT1* 相对表达量最高。

3 讨论

燕麦作为一种优质粮饲兼用作物, 是我国饲草产业的重点发展对象, 近年来在我国北方地区大面积推广种植, 但容易遭受干旱和盐碱胁迫^[26]。可溶性糖参与植物细胞渗透调节以应对逆境胁迫, 调控其含量是植物自身有效的抗逆策略^[27]。蔗糖作为一种信号分子调控植物体内的生长代谢及响应逆境胁迫, 对植物的生长和发育起着重要的调节作用。蔗糖转运蛋白 (SUT) 是一类植物特有的跨膜结合蛋白, 负责调控植物蔗糖的运输与分配, 参与植物生长发育和胁迫响应过程^[28]。因此, 系统鉴定燕麦 *SUT* 家族成员, 深入解析其功能, 不仅能推动 *SUT* 家族的进化研究, 还能为燕麦抗性育种和品质优化提供理论依据。

SUT 参与逆境胁迫响应已在多种作物 (玉米、小麦、水稻等) 中被验证, 其是一个较小的基因家族, 通常有 3~9 个家族成员^[29-30], 长度为 500~600 个氨基酸, 相对分子量为 55~60 kDa。本研究从燕麦基因组中共鉴定出 9 个

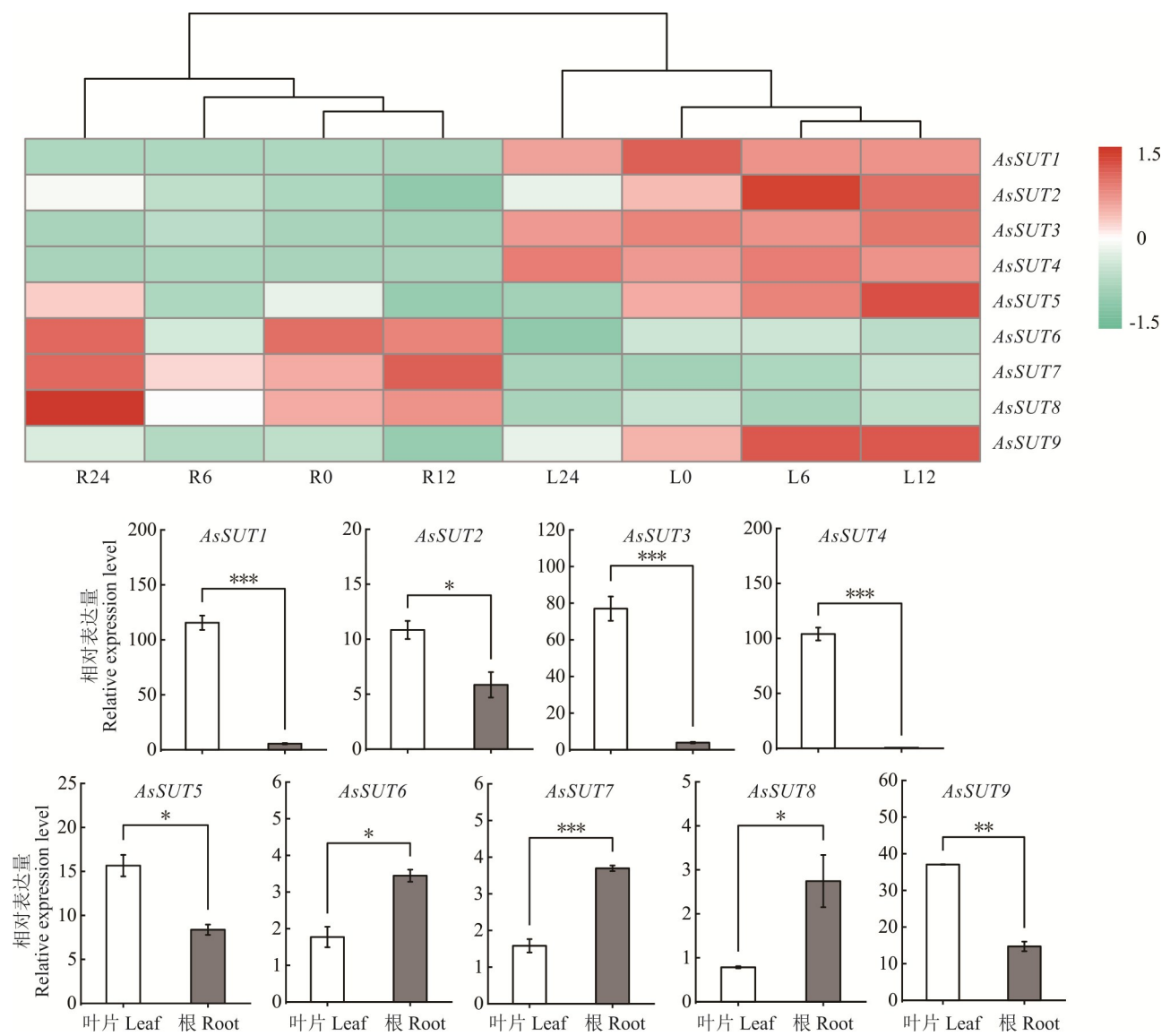


图 8 燕麦 *AsSUT* 基因家族在不同组织的表达情况
Fig. 8 Expression patterns of oat *AsSUT* gene family in various tissue
L: 叶片 Leaf; R: 根 Root; 0、6、12、24: 不同干旱胁迫时间(0、6、12 和 24 h) Different drought stress durations: 0, 6, 12, and 24 hours, respectively;
*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

AsSUTs 家族成员, 与拟南芥所鉴定的成员相近^[31]。燕麦的 *AsSUT* 分子量为 52.51~73.45 kDa, 理论等电点(pI) 为 6.13~9.72。与多数高等植物的 *SUT* 类似, *AsSUT* 家族成员大部分呈弱碱性, 表明 *SUT* 在进化中的保守性。对于 *AsSUT* 家族成员基因结构分析发现不同组间的编码区数量存在明显差异, 推测其可能是影响 *AsSUT* 成员种内差异的主要因素。此外, *AsSUT* 所有成员均含有 10 个保守基序, 进一步说明燕麦 *SUT* 在进化上的保守性。*AsSUT* 基因家族成员可被分为 3 个组, 这与 Peng 等^[32] 的研究结果一致。目前对 *SUT* 成员的亚细胞定位研究表明, 其可能位于细胞质膜、液泡、内质网上^[33-34], 本研究 *AsSUT* 成员亚细胞定位预测发现 *AsSUT* 家族成员主要分布在质膜上, 未来还需进一步通过试验验证。

启动子作为关键调控元件, 其不同功能的顺式作用元件在调控基因转录与表达中发挥着重要作用。本研究发现燕麦 *AsSUT* 基因启动子区含有大量的光响应、激素响应和非生物胁迫响应元件以及与生长发育有关的元件, 尤其是在 *AsSUT1*、*AsSUT3* 和 *AsSUT4* 中发现, 其启动子区间内均拥有多种非生物胁迫响应元件, 这也暗示了燕麦 *AsSUT* 家族成员复杂的调控机制, 并广泛参与燕麦的生长发育和逆境调控。*AsSUT* 与糖转运及非生物

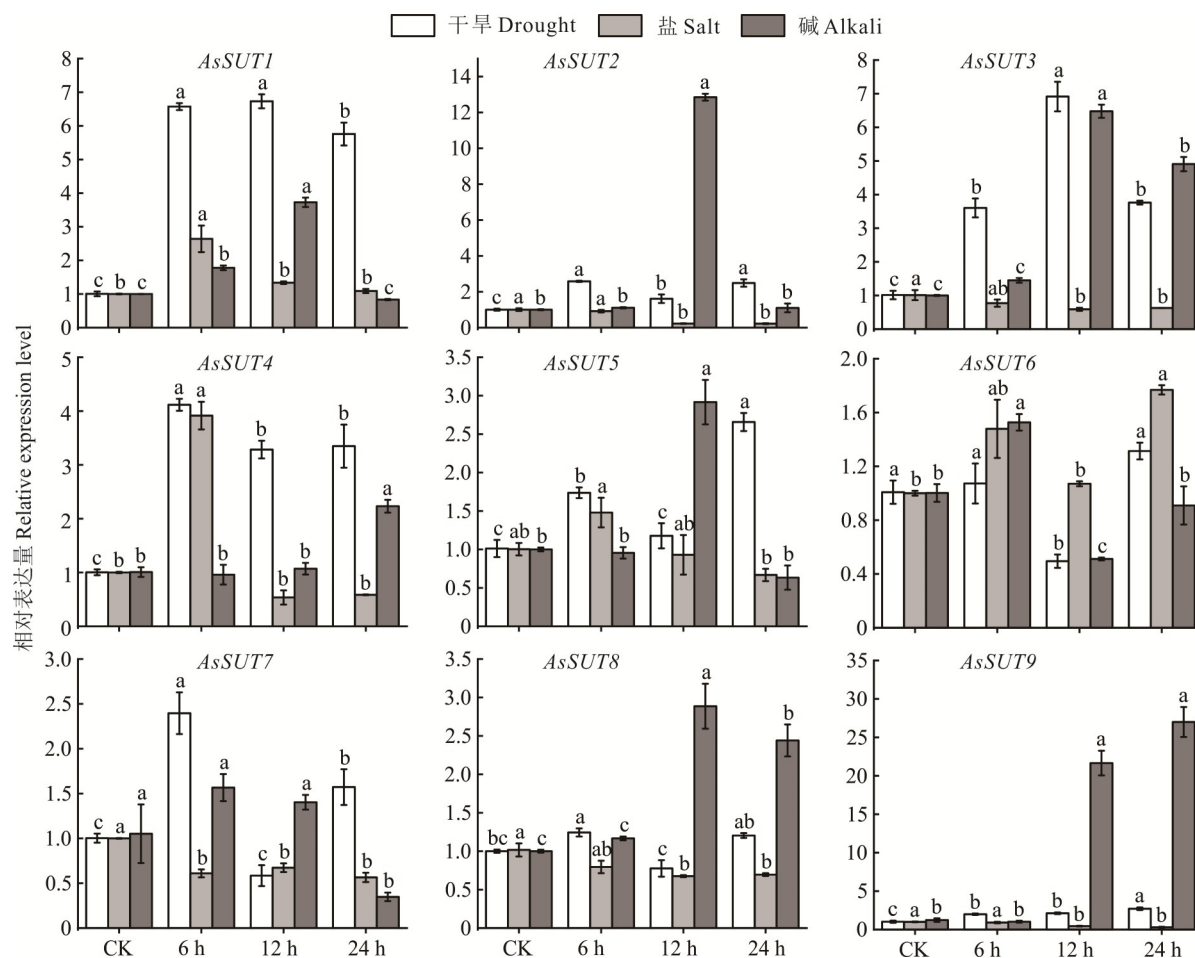


图9 燕麦叶片 *AsSUT* 在干旱、盐和碱胁迫下的相对表达情况

Fig. 9 Relative expression of *AsSUT* in oat leaves under drought, salt and alkali stresses

小写字母表示同一胁迫处理下, CK 及不同时间处理之间差异显著。Lowercase letters indicate significant differences among the CK and different time under the same stress treatment.

胁迫相关蛋白(SWEET、MSSP1、MSSP2、F12L6.16、ERD6、STP)相互作用,进一步验证了 *AsSUT* 蛋白在非生物胁迫响应中的重要性。通过 RT-qPCR 验证不同胁迫处理下 *AsSUT* 在燕麦幼苗叶片中的相对表达量,发现非生物胁迫能够使 *AsSUT* 基因家族成员都呈相应的表达上调,尽管某些单个基因在不同胁迫下呈现出特异性表达,这可能是因为在存在一定的功能分化。*AsSUT* 家族成员在干旱和碱胁迫下的表达水平普遍高于盐胁迫。总体上 *AsSUT1*、*AsSUT3* 和 *AsSUT4* 的相对表达量在不同胁迫条件中显著高于正常叶片,其中 *AsSUT1* 的相对表达量最高。谢海娟等^[35] 研究发现马铃薯 (*Solanum tuberosum*) *StSUT2* 在烟草 (*Nicotiana tabacum*) 中过表达能够显著提高渗透物质含量,从而增强烟草的耐盐性。葡萄 (*Vitis vinifera*) *VvSUT11* 和 *VvSUT27* 在拟南芥中异源表达可显著提高植株的耐旱性^[36]。此外,桃 (*Prunus persica*) *PpSUT2* 在烟草中过表达,植株对干旱的耐受性显著高于野生型,这一结果表明 *PpSUT2* 是调控干旱胁迫的关键基因^[37]。本研究所涉及数据相对有限,因此 *AsSUT* 家族成员的表达图谱和调控网络有待于日后进一步完善,以便深入了解这些基因对燕麦生长发育与响应环境的调控机理。

4 结论

本研究在燕麦全基因组中共鉴定出 9 个 *AsSUTs* 基因家族成员,并且 *AsSUT* 成员的基因结构和蛋白结构具有高度保守性。*AsSUT* 家族成员在干旱和碱胁迫下的表达水平普遍高于盐胁迫。干旱胁迫下除 *AsSUT6*,其他 *AsSUTs* 家族成员均表现出胁迫叶片中的表达量显著高于正常叶片。盐胁迫下 *AsSUT1*、*AsSUT4*、*AsSUT6* 均在

受胁迫叶片中的表达量显著高于正常叶片。碱胁迫下除 *AsSUT7*, 其他 *AsSUTs* 家族成员均在受胁迫叶片中的表达量显著高于正常叶片。且 *AsSUT1* 对不同的非生物胁迫表现出更强的响应。这为深入解析燕麦响应逆境胁迫分子机制奠定了理论基础, 同时为燕麦抗性育种和品质改良提供了参考。

参考文献 References:

- [1] Wang Y Z, Lv P, Chen Y, *et al.* Recent advances on the physiological functions and control mechanisms of plant sucrose transporters. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(17): 5708—5715.
王筠竹, 吕萍, 陈跃, 等. 植物蔗糖转运蛋白 *SUTs* 的生理功能及其调控研究进展. *分子植物育种*, 2020, 18(17): 5708—5715.
- [2] Sun L X, Deng R L, Liu J W, *et al.* An overview of sucrose transporter (*SUT*) genes family in rice. *Molecular Biology Reports*, 2022, 49(6): 5685—5695.
- [3] Chen W Q, Diao W P, Liu H Q, *et al.* Molecular characterization of *SUT* gene family in Solanaceae with emphasis on expression analysis of pepper genes during development and stresses. *Bioengineered*, 2022, 13(6): 14780—14798.
- [4] Luo W, Zhang J Q, Yang N, *et al.* Identification and tissue expression analysis of sucrose transporter (*SUTs*) gene family in *Camellia sinensis*. *Journal of Tea Science*, 2024, 44(4): 585—597.
罗微, 张佳琪, 杨妮, 等. 茶树蔗糖转运蛋白(*SUTs*)基因家族鉴定及组织表达分析. *茶叶科学*, 2024, 44(4): 585—597.
- [5] Hirose T, Zhang Z J, Miyao A, *et al.* Disruption of a gene for rice sucrose transporter, *OsSUT1*, impairs pollen function but pollen maturation is unaffected. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(13): 3639—3646.
- [6] Wu Y. Functional analysis of rice sucrose transporter protein in grain filling. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2022.
巫月. 水稻蔗糖转运蛋白在籽粒灌浆中的功能分析. 南京: 南京农业大学, 2022.
- [7] Wang J, Cai Y M, Zhang N, *et al.* Regulatory factors and molecular mechanism of sucrose transporters' expressions in plant. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37(3): 115—124.
王洁, 蔡昱萌, 张楠, 等. 植物蔗糖转运蛋白表达的调控因素与分子机制. *生物技术通报*, 2021, 37(3): 115—124.
- [8] Zhang Q, Hu W C, Zhang J S. Sucrose transporters in plants. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, 37(1): 193—202.
张清, 胡伟长, 张积森. 植物蔗糖转运蛋白研究进展. *热带作物学报*, 2016, 37(1): 193—202.
- [9] Gong X, Liu M L, Zhang L J, *et al.* *Arabidopsis AtSUC2* and *AtSUC4*, encoding sucrose transporters, are required for abiotic stress tolerance in an ABA-dependent pathway. *Physiologia Plantarum*, 2015, 153(1): 119—136.
- [10] Ibraheem O, Dealtry G, Roux S, *et al.* The effect of drought and salinity on the expressional levels of sucrose transporters in rice ('*Oryza sativa*' Nipponbare) cultivar plants. *Plant Omics*, 2011, 4(2): 68—74.
- [11] Ahmed S A, Zhang J J, Ma W J, *et al.* Contributions of *TaSUTs* to grain weight in wheat under drought. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98(415): 333—347.
- [12] Zhang C J, Ren S L, Bian F, *et al.* Study on the grain yield and nutritional value of nine oat varieties in the semi-arid area of the Loess Plateau in central Gansu. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(11): 3082—3089.
张成君, 任生兰, 边芳, 等. 陇中黄土高原半干旱区 9 个燕麦品种籽粒产量及其营养价值研究. *草地学报*, 2022, 30(11): 3082—3089.
- [13] Zhou Q P, Hu X W, Wang H, *et al.* The important role of oat in reinforcing the foundation of food security. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(10): 171—182.
周青平, 胡晓炜, 汪辉, 等. 燕麦在维护国家粮食安全中的重要作用. *草业学报*, 2024, 33(10): 171—182.
- [14] Han L P, Eneji A E, Steinberger Y, *et al.* Comparative biomass production of six oat varieties in a saline soil ecology. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2014, 45(19): 2552—2564.
- [15] Yu J D, Zhang R, Ma X, *et al.* Physiological mechanism of lodging resistance of oat stalk and analysis of transcriptome differences. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 16: 1532216.
- [16] Peng Y Y, Yan H H, Guo L C, *et al.* Reference genome assemblies reveal the origin and evolution of allohexaploid oat. *Nature Genetics*, 2022, 54(8): 1248—1258.
- [17] Shou W S, Wang D, Shen J, *et al.* Identification and expression analysis of sucrose transporter *SUT* family of in watermelon in fruit development and stress response. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2024, 36(1): 94—102.
寿伟松, 王铎, 沈佳, 等. 西瓜蔗糖转运蛋白 *SUT* 家族的鉴定及其在果实发育和逆境响应中的表达分析. *浙江农业学报*, 2024, 36(1): 94—102.

- [18] Horton P, Park K J, Obayashi T, *et al.* WoLF PSORT: Protein localization predictor. *Nucleic Acids Research*, 2007, 35(Web Server issue): 585–587.
- [19] Doncheva N T, Morris J H, Gorodkin J, *et al.* Cytoscape string app: Network analysis and visualization of proteomics data. *Journal of Proteome Research*, 2019, 18(2): 623–632.
- [20] Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA 11 molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 2021, 38(7): 3022–3027.
- [21] Ma Y, Liu H, Zhao G Q, *et al.* Identification of the oat *sHSP* gene family and its transcript profiles in response to high temperature and aging. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(8): 145–158.
马圆, 刘欢, 赵桂琴, 等. 燕麦 *sHSP* 基因家族的鉴定及其响应高温及老化的表达分析. *草业学报*, 2024, 33(8): 145–158.
- [22] Bailey T L, Johnson J, Grant C E, *et al.* The MEME suite. *Nucleic Acids Research*, 2015, 43(W1): W39–W49.
- [23] Passricha N, Saifi S, Ansari M W, *et al.* Prediction and validation of *cis*-regulatory elements in 5' upstream regulatory regions of lectin receptor-like kinase gene family in rice. *Protoplasma*, 2017, 254(2): 669–684.
- [24] Dhungana S R, Braun D M. Genomic analyses of *SUT* and *TST* sugar transporter families in low and high sugar accumulating sugarcane species (*Saccharum spontaneum* and *Saccharum officinarum*). *Tropical Plant Biology*, 2022, 15(3): 181–196.
- [25] Yang Y J, Li J, Yao M J, *et al.* Genome-wide identification of *CAMTA* gene family in oat (*Avena sativa*) and expression analysis under various abiotic stresses. *Agronomy*, 2024, 14(9): 2053.
- [26] Wen S Y, Neuhaus H E, Cheng J T, *et al.* Contributions of sugar transporters to crop yield and fruit quality. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(8): 2275–2289.
- [27] Payyavula R S, Tay K H C, Tsai C J, *et al.* The sucrose transporter family in *Populus*: The importance of a tonoplast *PtaSUT4* to biomass and carbon partitioning. *Plant Journal*, 2011, 65(5): 757–770.
- [28] Zhao G Q, Shi S L. The current situation of oat research and production problems and strategy in Tibetan Plateau. *Pratacultural Science*, 2004, 21(11): 17–21.
赵桂琴, 师尚礼. 青藏高原饲用燕麦研究与生产现状、存在问题与对策. *草业科学*, 2004, 21(11): 17–21.
- [29] Baker R F, Leach K A, Boyer N R, *et al.* Sucrose transporter *ZmSut1* expression and localization uncover new insights into sucrose phloem loading. *Plant Physiology*, 2016, 172(3): 1876–1898.
- [30] Cai X Y, Li Z J, Cheng X R, *et al.* Bioinformatics analysis of *SUT* gene family in *Sorghum bicolor*. *Genomics and Applied Biology*, 2020, 39(2): 674–683.
蔡欣月, 李志江, 程欣然, 等. 高粱 *SUT* 基因家族的生物信息学分析. *基因组学与应用生物学*, 2020, 39(2): 674–683.
- [31] The *Arabidopsis* genome initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 2000, 408: 796–815.
- [32] Peng D, Gu X, Xue L J, *et al.* Bayesian phylogeny of sucrose transporters: Ancient origins, differential expansion and convergent evolution in monocots and dicots. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 615.
- [33] Wang L F, Qi X X, Huang X S, *et al.* Overexpression of sucrose transporter gene *PbSUT2* from *Pyrus bretschneideri*, enhances sucrose content in *Solanum lycopersicum* fruit. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 105: 150–161.
- [34] Wang S S, Dou Q L, Zhang B L, *et al.* Cloning and expression analysis of a sucrose transporter gene *BsSUT2* in *Bletilla striata*. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(16): 5273–5280.
王双双, 窦全丽, 张柏林, 等. 白芨蔗糖转运蛋白基因 *BsSUT2* 的克隆和表达分析. *分子植物育种*, 2023, 21(16): 5273–5280.
- [35] Xie H J, Ye G J, Wang J, *et al.* Overexpression of potato *StSUT2* gene enhances salt tolerance in tobacco. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 33(4): 696–703.
谢海娟, 叶广继, 王舰, 等. 马铃薯 *StSUT2* 基因在烟草中过表达提高其耐盐性. *西南农业学报*, 2020, 33(4): 696–703.
- [36] Cai Y M, Yan J, Tu W R, *et al.* Expression of sucrose transporters from *Vitis vinifera* confer high yield and enhances drought resistance in *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(7): 2624.
- [37] Zhao W, Meng H J, Shi J L, *et al.* Heterologous expression of the peach sucrose transporter (*PpSUT2*) in increased cold and drought stress tolerance in tobacco. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2022, 97(3): 315–327.