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

利用系统作图解析藏川杨邻株互作遗传调控机理

丁孟东 危学达 王玉 祝绪礼

Using system mapping to analyze genetic regulation mechanism of neighboring plant interaction in *Populus szechuanica* var. *tibetica*

Ding Mengdong, Wei Xueda, Wang Yu, Zhu Xuli

引用本文:
丁孟东, 危学达, 王玉, 祝绪礼. 利用系统作图解析藏川杨邻株互作遗传调控机理[J]. 北京林业大学学报, 2024, 46(10):63–73. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220519
Ding Mengdong, Wei Xueda, Wang Yu, Zhu Xuli. Using system mapping to analyze genetic regulation mechanism of neighboring plant interaction in *Populus szechuanica* var. *tibetica*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10):63–73. doi: 10.12171/j.1000–1522.20220519

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220519

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

利用异速生长模型和博弈论解析藏川杨主干动态生长的遗传调控机制
Using allometric model and game theory to analyze the genetic regulation mechanism of dynamic growth of *Populus tibetica* trunk
北京林业大学学报, 2024, 46(6): 154–164. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220414

拟南芥株高性状全基因组上位互作网络构建
Network construction of genome–wide epistatic interaction for plant height traits in *Arabidopsis thaliana*
北京林业大学学报, 2023, 45(9): 21–32. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220146

GST–pull down技术筛选毛白杨天冬氨酸蛋白酶PtoAED3互作蛋白
Identification of aspartic acid protease PtoAED3–interacting proteins through GST pull–down assays in *Populus tomentosa*
北京林业大学学报, 2021, 43(5): 64–74. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200365

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

三倍体毛白杨新无性系多性状与环境互作及稳定性分析
Interactions between environment and traits and analysis of stability in new triploid clones of *Populus tomentosa*
北京林业大学学报, 2019, 41(7): 31–38. https://doi.org/10.13332/j.1000–1522.20190106

功能作图的混合效应模型开发
Mixed–effect model development for functional mapping
北京林业大学学报, 2024, 46(5): 163–172. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20220416

DOI:10.12171/j.1000−1522.20220519

利用系统作图解析藏川杨邻株互作遗传调控机理

丁孟东[1] 危学达[1] 王 玉[1] 祝绪礼[1,2]
（1. 北京林业大学生物科学与技术学院计算生物学中心，北京 100083；2. 北京林业大学林木育种与生态修复国家工程研究中心，北京 100083）

摘要:【目的】植株之间的互作对生态系统的形成具有重要意义，本研究在邻株互作这一最小的种内互作单元水平上，研究植物间相互作用的遗传调控机制。**【方法】**以不同系号的藏川杨自然群体作为研究材料，两两随机配对扦插于花盆中，调查其生长季的株高动态表型；结合本群体 SNP 标记数据，基于系统作图进行藏川杨的全基因组基因定位工作，定位显著 QTL；利用 GO 富集分析和构建常微分互作网络，分析候选基因的功能。**【结果】**(1)共定位到 92 个显著位点，可注释到 31 个候选基因。(2)GO 富集分析中，生物学过程包括生长素信号通路和脱落酸信号通路等，分子功能包括内肽酶活性和蛋白酶活性等，细胞组分包括呼吸链和细胞色素等。(3)在 31 个候选基因中，第 5、8、10、12、21 号基因是直接效应网络的枢纽基因，第 5、8、10、13 号基因是间接效应网络的枢纽基因，第 5、8、13 号基因是上位互作网络的枢纽基因，其中 5、10、13 基因参与植物免疫反应和响应环境胁迫。**【结论】**对于藏川杨间的种内邻株互作，系统作图可筛选互作相关的遗传位点，构建遗传调控网络并挖掘枢纽基因，可为解析木本植物互作的遗传机制提供新的视角。

关键词：系统作图；邻株互作；调控网络；QTL；藏川杨
中图分类号：S792.11 **文献标志码**：A **文章编号**：1000−1522(2024)10−0063−11
引文格式：丁孟东，危学达，王玉，等. 利用系统作图解析藏川杨邻株互作遗传调控机理［J］. 北京林业大学学报，2024，46(10)：63−73. Ding Mengdong, Wei Xueda, Wang Yu, et al. Using system mapping to analyze genetic regulation mechanism of neighboring plant interaction in *Populus szechuanica* var. *tibetica*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2024, 46(10): 63−73.

Using system mapping to analyze genetic regulation mechanism of neighboring plant interaction in *Populus szechuanica* var. *tibetica*

Ding Mengdong[1] Wei Xueda[1] Wang Yu[1] Zhu Xuli[1,2]
(1. Center for Computational Biology, School of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. National Engineering Research Center of Tree Breeding and Ecological Restoration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: ［**Objective**］ The interactions between plants are of great significance to the formation of ecosystems. This study investigated the genetic regulatory mechanisms of plant interactions at the level of neighboring plant interactions, the smallest unit of intraspecific interactions. ［**Method**］ Using the natural population of *Populus szechuanica* var. *tibetica* as research material, different series numbers were randomly paired and cuttings were planted in pots to investigate the growth dynamic phenotypes of plant height throughout the growing season. Combining SNP marker data from the population, system mapping was performed to locate significant QTLs. GO enrichment analysis and construction of ordinary differential interaction networks were used to analyze the functions of candidate genes. ［**Result**］ (1) A total of 92

收稿日期: 2022−12−26 **修回日期:** 2023−05−08
基金项目: 北京林业大学科技创新计划新教工启动项目(BLX201912)。
第一作者: 丁孟东。主要研究方向：系统生物学。Email: 739490586@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: 祝绪礼，博士，讲师。主要研究方向：统计遗传学。Email：xulizhu@bjfu.edu.cn 地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

significant loci were mapped, annotating 31 candidate genes. (2) In GO enrichment analysis, biological processes included auxin signaling pathways and abscisic acid signaling pathways, molecular functions included endopeptidase activity and protease activity, and cellular components included respiratory chains and cytochromes. (3) Among the 31 candidate genes, genes 5, 8, 10, 12 and 21 were hub genes in the direct effect network, genes 5, 8, 10 and 13 were hub genes in the indirect effect network, and genes 5, 8 and 13 were hub genes in the epistatic interaction network, with genes 5, 10 and 13 involved in plant immune response and environmental stress response. [**Conclusion**] For neighboring interactions among *P. szechuanica* var. *tibetica*, system mapping can screen for interaction-related genetic loci, construct genetic regulatory networks, and mine hub genes, providing a new perspective for analyzing the genetic mechanisms of woody plant interactions.

Key words: system mapping; neighboring plant interaction; regulatory network; QTL; *Populus szechuanica* var. *tibetica*

自然界中，物种以复杂的方式共存，多种生态系统都常见到同种植物与非同种植物有直接或间接的关系。植物能够通过直接或间接信号感知邻近植物，从而调整自身的生长发育策略[1]。植物–植物间的互作可主要分为物种间和物种内的互作，这些互作塑造了群落的结构，影响物种间的协同进化[2]。几十年来，人们已经认识到植物–植物相互作用在群落的结构、多样性和功能中起着重要作用[3]。

植物之间的相互作用主要分为竞争(−−)、互惠(++)、非利己性互作(+0)和非对称竞争(+−)[4]，其中，有关竞争互作的研究最为广泛[5]。植物间存在共同基本需求，例如光照、水分、空间和养分等资源，而这些资源的限制可能会促使植物选择以竞争为主的共存策略[6]。近些年来，正向互作可以用于解释植物群落的演化过程以及作物间作套种的高产机理，因而越来越受到人们关注[7]。豆科(Fabaceae)-禾本科(Poaceae)的种间互作系统中，禾本科植物可以获得豆科植物的氮素转移，同时豆科植物固氮酶活性得到提高，进而系统整体固氮效率得到提高[8]。有研究显示，基因是决定植物互作的主要因素[9]，基因型差异会对相互作用的结果产生关键影响[10]。种间水平上的基因型–基因型(GxG)相互作用会显著影响群落多样性和组成，是维持种群稳态的关键驱动因素[11]，而在种内水平上研究植物相互作用可能是理解植物群落生态进化模式的先决条件[12]。邻株互作是最小的植物互作单元，在邻株互作水平上研究植物互作，可能是解析群落内植物间复杂互作背后遗传作用机理的关键。

高通量基因分型测序技术和组学技术的兴起，使得在遗传信息、分子调控机制与表型性状等多个层面分析植物–植物相互作用成为可能[13]。将遗传学研究框架引入进化生态学可以帮助生态学家绘制较为精确和全面的生态—遗传路径[14]。基于“博弈论”的系统作图(system mapping)是一种在功能作图(functional mapping)理论基础上，用于研究复杂动态系统的统计模型[15]。系统作图将植物群落的动态结构视为一个受植物间相互作用和自身遗传效应共同影响的系统，从而表征特定组件的动态变化，识别组件在复杂系统中如何与邻株植物交互和协调。系统作图模型已被证明在复杂性状协变量和异速生长方面有较好的应用[16]，基于博弈论的常微分网络模型能较好地阐述复杂系统中各组分间的相互作用关系[17]。系统作图不仅可以表征某一植株的数量性状基因座（quantitative trait locus，QTL)如何直接影响其自身表型，还可以表征 QTLs 如何间接影响其相邻植株的表型，以及不同植株的 QTLs 的互作如何影响群落。

藏川杨(*Populus szechuanica* var. *tibetica*)为杨属(*Populus*)中分布海拔最高的物种，遗传多样性丰富，对环境的适宜性强，可能蕴含优质的抗逆种质资源[18]。为深入了解藏川杨在竞争环境中的遗传机理，本研究以藏川杨自然群体为研究材料，将不同系号两两随机配对扦插于花盆中，并调查其生长季的株高动态表型，利用全基因组测序结果，结合基于博弈论的系统作图理论框架，筛选目标性状中可能参与植物–植物相互作用的关键 QTL，挖掘调控目标性状的关键基因并构建互作关系网络，为探索木本植物互作的遗传机理提供新的视角。

1 材料与方法

1.1 试验材料

课题组于 2014 年在西藏自治区林芝地区的色季拉山，选取长势好、腋芽多、无病虫害的枝条进行取样。为避免采集到相同无性系，样本之间距离至少大于 30 m[19]。将取得的无性系枝条分别在四川大邑、江苏南通室外大田中扦插扩繁。将两地平茬后

得到的长势较好的藏川杨枝条，于 2021 年 2 月转移至北京林业大学温室开展邻株互作实验。取两株基因型不同的藏川杨枝条随机标记为左侧植株（left，L）和右侧植株（right，R），用枝剪选取 13 cm 左右含腋芽的小段，扦插于直径 18 cm 的花盆中。枝条露出土壤部分约 3 cm，花盆内植株间隔保持约 7 cm，并设置 3 组重复置于不同的苗床上，共 98 个独立配对组。花盆基质按照珍珠岩∶蛭石∶草碳土质量还是体积 1∶1∶1 混合配置。待幼苗发芽后，及时将其抹芽，保留生长状况最好的芽，定期对植株进行喷灌浇水与病虫害防治。在生长过程中的 4、6、8、10、12、14、17、20、23、26、29 周使用卷尺测量植株株高。

在扦插扩繁的枝条中，每个系号摘取 3～5 片新萌发的叶片，用蒸馏水冲洗表面灰尘，吸干水分后用锡箔纸包裹并液氮冷冻，保存于−80 ℃ 冰箱中。使用北京天根公司的植物基因组 DNA 提取试剂盒（DP180123）提取 DNA，委托诺禾致远公司进行重测序。将得到的重测序分子标记数据，用 VCFTool 软件对单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphim，SNP）位点进行过滤，分别去除掉检测质量低（Phred < 30）、测序深度过高或过低（max DP = 40，max mean DP = 20，min DP = 2，min mean DP = 10）、次等位基因频率过低（maf = 0.1）、缺失数据、偏离哈迪–温伯格平衡（hwe = 0.005）的 SNP 位点，从而获得在 19 条染色体上均匀分布的 233 126 个高质量 SNP 位点[20]。

1.2　基于广义竞争捕食模型的表型动态性状分析

本研究用一组广义 Lotta-Volterra 竞争捕食方程（the generalized Lotta-Volterra competitive predation equation，LV equation）表示两株植物间的相互作用[21]，表达如下

$$\begin{cases} y_{\mathrm{L}}' = \alpha_{\mathrm{L}}\left(1-\left(\dfrac{y_{\mathrm{L}}}{K_{\mathrm{L}}}\right)^{\gamma_L}\right)+\beta_{\mathrm{L}\leftarrow\mathrm{R}}y_{\mathrm{R}}^{s_{\mathrm{L}\leftarrow\mathrm{R}}} \equiv y_{\mathrm{LD}}'+y_{\mathrm{LS}}' \\ y_{\mathrm{R}}' = \alpha_{\mathrm{R}}\left(1-\left(\dfrac{y_{\mathrm{R}}}{K_{\mathrm{R}}}\right)^{\gamma_R}\right)+\beta_{\mathrm{R}\leftarrow\mathrm{L}}y_{\mathrm{R}}^{s_{\mathrm{R}\leftarrow\mathrm{L}}} \equiv y_{\mathrm{RD}}'+y_{\mathrm{RS}}' \end{cases} \tag{1}$$

式中：y_{L} 和 y_{R} 表示来自配对组中的左侧植株（L）和右侧植株（R）生长，y_{L}'和 y_{R}'分别为 y_{L} 和 y_{R} 的导数，表示植株 L 和 R 的实际生长速率。α_{L}和α_{R}是植物 L 和 R 的自主生长速率参数，K_{L} 和 K_{R} 分别是两植株的株高最大生长值，γ_{L} 和 γ_{R} 描述了两植株增长到最大值的速度。互作生长由交互参数 $\beta_{\mathrm{L}\leftarrow\mathrm{R}}$、$\beta_{\mathrm{R}\leftarrow\mathrm{L}}$ 和相互作用演化参数 $s_{\mathrm{L}\leftarrow\mathrm{R}}$、$s_{\mathrm{L}\leftarrow\mathrm{R}}$ 决定。我们可以假设植物的株高是自主生长 y_{D} 和互作生长 y_{S} 两个组分之和，$y_{\mathrm{L}} = y_{\mathrm{LD}} + y_{\mathrm{LS}}$ 和 $y_{\mathrm{R}} = y_{\mathrm{RD}} + y_{\mathrm{RS}}$。$y_{\mathrm{LD}}'$和 y_{LS}'分别表示 L 植株的自主生长速率和互作生长速率，R 植株同理。在完成对上述 10 个参数估计后，可实现对自主生长和互作生长的估计。$y_{\mathrm{S}} > 0$ 表明邻株植物对植物的生长起促进作用，$y_{\mathrm{S}} < 0$ 表明邻株植物对植物的生长起抑制作用。将 LV 方程代入 R4.0 版本中的 loess 函数包对 11 个点的株高生长数据进行曲线拟合，并使用 psych 函数包对该数据进行变异分析。使用 mvn 函数包验证左右两侧株高数据是否符合多元正态分布，并以马氏平方距离为横坐标，卡方分位数为纵坐标绘制分位数–分位数图（quantile-quantile plot，QQ 图），判断该组数据是否适用于系统作图模型。

1.3　系统作图的 QTL 定位

用（$\boldsymbol{y}_{i\mathrm{L}}$；$\boldsymbol{y}_{i\mathrm{R}}$）=（$\boldsymbol{y}_{i\mathrm{L}}(t_1)$，…，$\boldsymbol{y}_{i\mathrm{L}}(t_n)$；$\boldsymbol{y}_{i\mathrm{R}}(t_1)$，…，$\boldsymbol{y}_{i\mathrm{R}}(t_n)$）表示不同时间点下不同配对组合植株的株高，其中 i 表示不同配对组合编号，n 表示不同时间点，即 t_n 为第 n 次测量的时间点。$\boldsymbol{y}_{i\mathrm{L}}$ 和 $\boldsymbol{y}_{i\mathrm{R}}$ 分别是 L 植株和 R 植株在一系列的时间点观察到的 3 组重复实验的株高的平均值向量，模型的似然函数可表示为

$$L(Y) = \prod_{j=0}^{2}\prod_{k=0}^{2}\left\{\prod_{i=1}^{i_{jk}} f_{jk}(\boldsymbol{y}_{i\mathrm{L}};\boldsymbol{y}_{i\mathrm{R}})\right\} \tag{2}$$

式中：$f_{jk}(\boldsymbol{y}_{i\mathrm{L}};\boldsymbol{y}_{i\mathrm{R}})$是一个多元正态分布函数，$j$ 和 k 分别表示 L 植株和 R 植株的基因类型（AA、Aa、aa 为 0、1、2）。配对组的期望均值向量表示如下

$$\left(\boldsymbol{\mu}_{i\mathrm{L}}^{jk};\boldsymbol{\mu}_{i\mathrm{R}}^{jk}\right) = \left(\boldsymbol{\mu}_{i\mathrm{L}}^{jk}(t_1),\cdots,\boldsymbol{\mu}_{i\mathrm{L}}^{jk}(t_n);\boldsymbol{\mu}_{i\mathrm{R}}^{jk}(t_1),\cdots,\boldsymbol{\mu}_{i\mathrm{R}}^{jk}(t_n)\right) \tag{3}$$

将 LV 方程带入极大似然函数中，对每个基因型–基因型组合的方程均值向量建模，用龙格–库塔（Runge-Kutta）算法求解微分方程[22]，估计出每个基因型组合的常微分方程组参数，并使用不依赖于该假设的结构自回归模型（structured antedependence models，SAD models）[23]模拟协方差结构参数，进而实现极大似然估计。通过最大化似然函数，估计动态基因型值以及协方差参数。

在极大似然框架下，通过零假设和备择假设的似然函数比值（likelihood ratio，LR）判断是否存在影响植株互作的 QTL。基于 1 000 次排列检测结果，以 1% 显著水平作为临界阈值，筛选出 LR 值超过阈值的 SNP 位点作为显著影响植株互作的 QTL。以 SNP 在染色体上的位置为横坐标，−lg（LR）为纵坐标绘制曼哈顿图，从而直观呈现显著 QTL 在基因组中的分布。

1.4　显著位点的功能注释

根据系统作图定位到显著 SNP 位点，使用 NCBI 网站上的 Gene Data Viewer（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gdv/）定位到基因序列，从 ensembl（https://plants.ensembl.org/Populus_trichocarpa/Info/Index）上下载

毛果杨的蛋白质序列，利用 eggNOG-mapper 进行序列比对和注释，获得显著基因的基因本体（gene ontology，GO）信息，利用 clusterprofiler R 包对其进行多重检验，计算 GO 条目的 p 值并进行 Bonferroni 校正得到 q 值，筛选 q 值小于 0.05 的显著 GO 条目。

1.5 直接、间接和基因组上位的遗传效应

直接遗传效应、间接遗传效应和基因组–基因组上位效应在介导协同进化中发挥重要作用[24]。分别用 0、1、2 表示 3 种基因型 AA、Aa、aa，每一组配对有 3 × 3 种基因型–基因型。根据系统作图理论，将两株植物的生长性状假设为一个邻株互作系统的两个组分，该系统的生长性状会受到两植株基因组的加性效应、显性效应和基因组–基因组上位效应共同调控。

$$U = \mu^r + a_{r\leftarrow \mathrm{L}} + a_{r\leftarrow \mathrm{R}} + d_{r\leftarrow \mathrm{L}} + d_{r\leftarrow \mathrm{R}} + I^{aa}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}} + I^{ad}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}} + I^{da}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}} + I^{dd}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}} \quad (4)$$

式中：U 表示 $y_{i\mathrm{L}}$ 和 $y_{i\mathrm{R}}$ 之和，r 表示不同配对下左右两植株可能存在的 9 种基因型类型，μ^r 表示配对组合基因型为 r 时样本的平均表型值，$a_{r\leftarrow \mathrm{L}}$ 和 $a_{r\leftarrow \mathrm{R}}$ 表示两植株的加性效应，$d_{r\leftarrow \mathrm{L}}$ 和 $d_{r\leftarrow \mathrm{R}}$ 表示两植株的显性效应，$I^{aa}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}}$、$I^{ad}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}}$、$I^{da}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}}$ 和 $I^{dd}_{\mathrm{L}\times\mathrm{R}}$ 表示 4 种配对情况的基因组–基因组上位效应。对于邻株互作系统中的某一植株，其生长包括自主生长和互作生长。自主生长直接受自身基因的加性效应和显性效应控制，互作生长则间接受另一植株基因的加性效应、显性效应与这两种植株之间的基因组–基因组上位效应控制，从而表征 QTL 如何通过直接、间接和基因组–基因组上位效应调节植物间的互作。

1.6 构建基因间的遗传调控网络

对于 s 个显著互作基因中的第 i 个候选基因，将其遗传效应带入广义 LV 常微分方程函数：

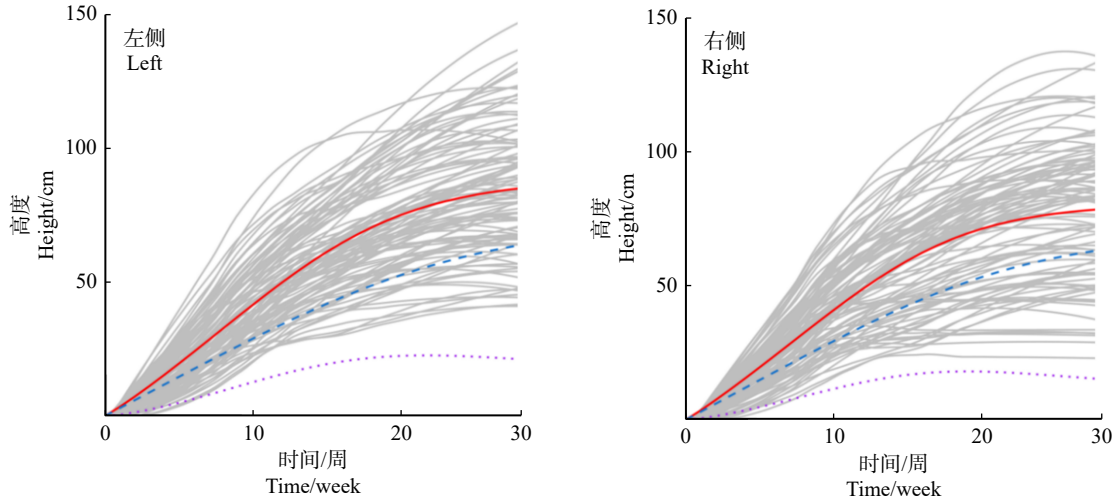
$$q_i(t) = w_i(q_i(t)) + \sum_{s-1,s}^{s} U_{s'}(q_{s'}(t)) \quad (5)$$

式中：$q_i(t)$ 是由勒让德正交多项式得到的第 i 个候选基因在时间 t 的遗传效应，由表示基因独立效应的 $w(q(t))$ 以及互作效应的 $U(q(t))$ 两部分组成。其中 $w_i(q_i(t))$ 为候选基因 i 的独立遗传效应，$\sum_{s'=1,s'\neq i}^{s} U_{s'}(q_{s'}(t))$ 表示除 i 外其余 s' 个候选基因对该基因的影响。利用方程的解，通过整合生态学理论和进化博弈论的常微分网络模型，我们可以在候选基因之间构建直接、间接和上位互作网络[25]，量化并评估基因之间的调控关系，揭示植物相互作用的潜在影响机制。

2 结果与分析

2.1 表型动态性状分析

11 个时间点的株高生长拟合曲线显示：左右两侧植株的自主生长效应均低于实际测量值，邻株互作环境总体上对株高呈促进作用（图 1）。株高性状表型变异分析结果如表 1 所示。植株左右两侧的变异系数均呈现前期随时间递减，在 11 周后在较小的范围内浮动，左侧保持在 0.27 左右，右侧保持在 0.32 左右。左侧变异系数始终小于右侧，左侧株高



每个个体的株高测量值用灰线表示，群体株高测量值平均曲线用红实线表示，平均曲线是自主生长曲线（蓝虚线）和互作生长曲线（紫点线）之和。下同。The height measurements of each individual are shown with gray lines, while the average curve of group height measurements is represented by a red solid line. This average curve is the sum of autonomous growth curve (blue dashed line) and the interactive growth curve (purple dotted line). The same below.

图 1 左侧和右侧藏川杨株高度随时间变化的生长轨迹

Fig. 1 Growth trajectories of left and right plants of *Populus szechuanica* var. *tibetica* over time

表 1　藏川杨株高性状变异分析

Tab. 1　Variation analysis in plant height traits in *P. szechuanica* var. *tibetica*

项目 Item	测量时间/周 Measuring time/week	均值 Mean/cm	标准差 SD	变异系数 CV	全距 Full range/cm	偏度系数 Skewness coefficient	峰度系数 Kurtosis coefficient	*P*
左侧植株 Left plant	3	4.8	2.8	0.58	10.8	0.21	−0.80	0.339
	5	18.8	9.1	0.48	41.0	0.27	−0.57	0.223
	7	27.4	10.6	0.39	51.0	0.21	−0.01	0.483
	9	38.9	12.7	0.33	63.0	0.44	−0.26	0.119
	11	47.6	13.5	0.28	60.1	0.49	−0.33	0.073
	13	55.4	15.3	0.28	74.7	0.38	−0.23	0.450
	16	63.1	17.1	0.27	80.1	0.20	−0.47	0.507
	19	71.1	18.7	0.26	80.5	0.13	−0.74	0.220
	22	79.3	21.1	0.27	87.4	0.18	−0.77	0.141
	25	83.5	22.9	0.27	98.9	0.21	−0.67	0.467
	28	84.6	23.6	0.28	104.9	0.22	−0.56	0.758
右侧植株 Right plant	3	4.3	2.6	0.60	10.4	0.27	−0.66	0.297
	5	15.4	8.3	0.54	32.6	−0.02	−0.72	0.221
	7	30.1	10.2	0.34	47.3	−0.19	−0.44	0.267
	9	39.1	12.0	0.31	51.3	−0.02	−0.58	0.843
	11	45.8	14.6	0.32	62.0	0.30	−0.51	0.371
	13	53.5	17.0	0.32	73.6	0.17	−0.57	0.360
	16	60.9	19.2	0.32	83.1	0.06	−0.71	0.131
	19	67.9	21.8	0.32	97.2	0.07	−0.62	0.177
	22	74.7	24.1	0.32	113.4	0.07	−0.49	0.114
	25	77.6	25.2	0.32	114.6	−0.01	−0.60	0.102
	28	78.1	25.4	0.33	111.0	−0.10	−0.70	0.053

数据的离散程度较小；峰度系数均小于 0，样本为低峰态，测量值分布较不集中；左右两侧偏度系数均在 −0.5 ~ 0.5 之间，且单时间点下正态检验的 *P* 值均大于 0.05（表 1）。左右两侧株高的多元正态性检测 *P* 值分别为 0.134 和 0.148，并且 QQ 图中所有点都在直线附近（图 2），表明该组数据实际分布与卡方分位数相一致，符合多元正态分布，可使用系统作图模型进行后续分析。

2.2　株高性状系统作图的 QTL 定位

用 LV 方程的系统作图对藏川杨自然群体的 233 126 个 SNP 进行关联分析，通过排列检测筛选到了 92 个影响邻株植物生长发育相关的 SNP，使用 Gene data viewer 定位到 31 个可能与植物间互作相关的基因（表 2）。相关基因分别分布在藏川杨 1、2、5、6、7、8、13 号染色体上，其中在 1 号染色体上可以观测到明显的峰值，该染色体片段富集了 23 个显著基因（图 3）。

2.3　显著位点的功能注释

位于 1、2、5、6、7、8、13 号染色体上的 31 个基因功能如表 2 所示。在 GO 分析中，其中生物学过

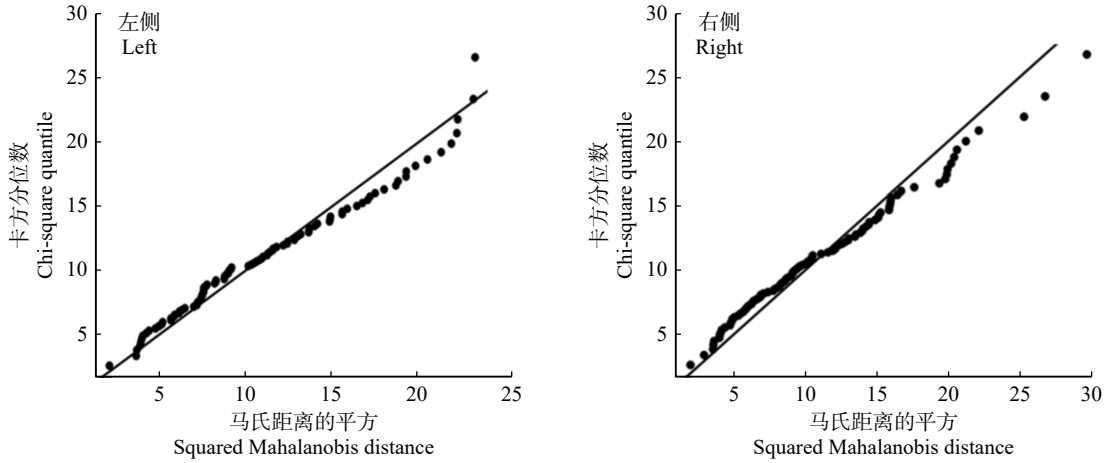


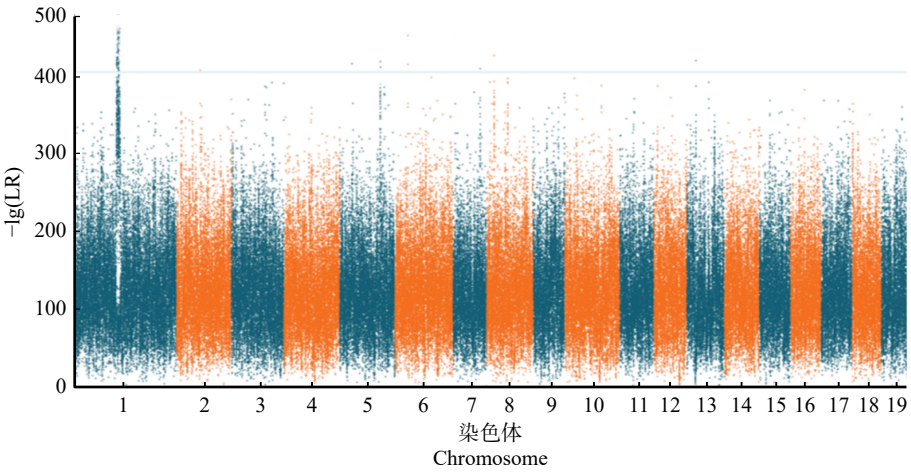
图 2　左侧和右侧植株正态性检验 QQ 图

Fig. 2　QQ plots of normality test of plants on left and right

表 2　31 个影响藏川杨互作生长的候选基因及其生物学功能

Tab. 2　31 candidate genes affecting interactive growth of *P. szechuanica* var. *tibetica* and their biological functions

基因序号 Gene No.	染色体 Chromosome	基因编号 Gene ID	基因功能 Gene function
1	7	LOC7466772	NAC结构域蛋白 2 NAC domain-containing protein 2
2	13	LOC7473332	类裸果素蛋白 26 Protein eceriferum 26-like
3	8	LOC7461832	生长素响应因子蛋白 9 Auxin-responsive protein IAA9
4	2	LOC7457882	转录因子蛋白 GTE6 Transcription factor GTE6
5	5	LOC7466839	保卫细胞中的天冬氨酸蛋白酶 2 Protein aspartic protease in guard cell 2
6	5	LOC7460957	生长素–氨基酸水解酶 6 IAA-amino acid hydrolase ILR1-like 6
7	5	LOC7469161	二硫键异构酶 Protein disulfide-isomerase
8	6	LOC7485470	平衡核苷酸转运体蛋白 8 Equilibrative nucleotide transporter 8
9	1	LOC7475101	生长素响应因子蛋白 26 Auxin-responsive protein IAA26
10	1	LOC7470585	己糖激酶 1 Hexokinase-1
11	1	LOC7475102	IQ结构域蛋白14 Protein IQ-domain 14
12	1	LOC7470586	未知蛋白 Uncharacterized protein
13	1	LOC7475105	纤维蛋白 3 Profilin-3
14	1	POPTR_001G190900v3	未知蛋白 Uncharacterized protein
15	1	LOC7475107	线粒体加工肽酶的α亚基 Mitochondrial-processing peptidase subunit alpha
16	1	LOC18094808	Myb/SANT-like DNA结合域蛋白 Myb/SANT-like DNA-binding domain
17	1	LOC18094790	叶绿体紫外B敏感根蛋白 1 Protein root UVB sensitive 1, chloroplastic
18	1	LOC7475122	胚胎特异性蛋白ATS3B Embryo-specific protein ATS3B
19	1	LOC7475119	磷脂酶 D α1 Phospholipase D alpha 1
20	1	LOC7470594	含 RWD结构域蛋白1 RWD domain-containing protein 1
21	1	LOC18094794	未知蛋白 Uncharacterized protein
22	1	LOC7475124	转运必需内体分选复合物系统中的 CHMP1B蛋白 ESCRT-related protein CHMP1B
23	1	LOC18094797	核融合缺陷蛋白 4 Protein nuclear fusion defective 4
24	1	POPTR_001G194700v3	核糖核酸酶 H 蛋白 Ribonuclease H protein
25	1	POPTR_001G194800v3	未知蛋白 Uncharacterized protein
26	1	POPTR_001G195000v3	未知蛋白 Uncharacterized protein
27	1	POPTR_001G195100v3	核糖核酸酶 H 蛋白 Ribonuclease H protein
28	1	LOC18094804	未知蛋白 Uncharacterized protein
29	1	POPTR_001G196300v3	RNA聚合酶 Ⅱ复合物组装蛋白 Mediator of RNA polymerase Ⅱ transcription
30	1	LOC18094816	LOB结构域蛋白 22 LOB domain-containing protein 22
31	1	LOC112328322	未知蛋白 Uncharacterized protein

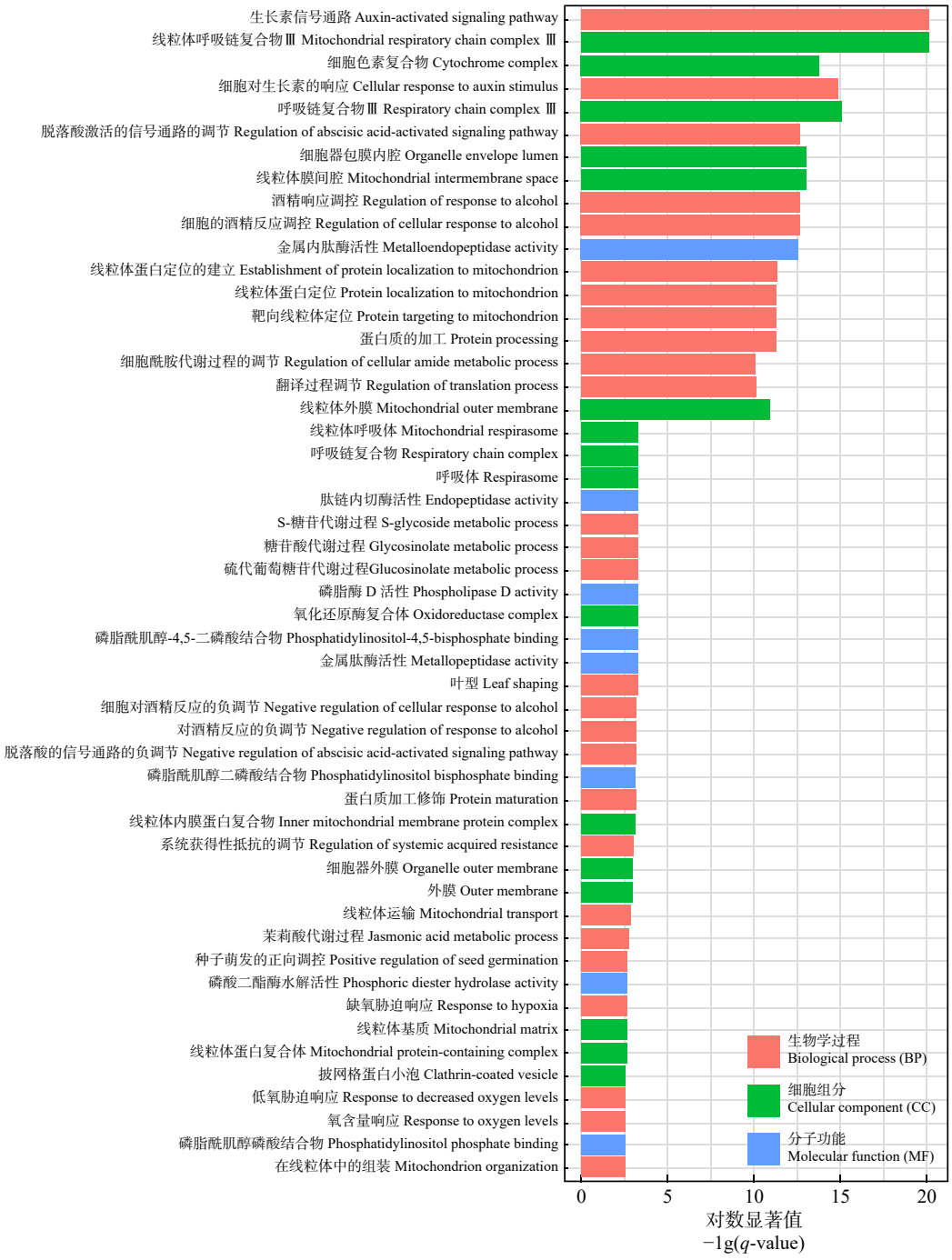


LR. 似然函数比。水平线为通过排列检测确定的临界阈值。LR，likelihood ratio. Horizontal line is the critical threshold determined by permutation test.

图 3　藏川杨全基因组 SNP 显著性曼哈顿图

Fig. 3　Manhattan plot of genome-wide significant SNPs in *P. szechuanica* var. *tibetica* genome

程（biological process，BP）富集到 27 个词条，分子功能（molecular function，MF）富集到 8 个词条，细胞组分（cellular component，CC）富集到 16 个词条，共 51 个 GO 词条（图 4）。在生物学过程中，主要有生长素激活信号通路（GO:0009734）、细胞对生长素刺激的反应（GO:0071365）、脱落酸激活信号通路的调控（GO:0009787）、呼吸链复合物（GO:0045275）、对酒精反应的调节（GO:1901419）、细胞对酒精刺激的反应（GO:1905957）。在分子功能中，主要有金属内肽酶活性（GO:0004222）、内肽酶活性（GO:0004175）、金属蛋白酶活性（GO:0008237）。在细胞组分中，主要有线粒体呼吸链复合物（GO:0005750）、呼吸链复合物（GO:0045275）、细胞色素复合物（GO:0070069）。上述结果表明，生长素和脱落酸等信号分子、蛋白质的合成与代谢、植物的呼吸作用与植株互作相关的显著位点密切相关，它们可能对植株间的相互作用



q 值为 GO 条目的 *p* 值进行 Bonferroni 校正得来，*q* 值小于 0.05 的为显著 GO 条目。The *q*-values are derived from *p*-values of GO terms using Bonferroni correction, with *q*-values less than 0.05 considered statistically significant GO terms.

图 4　GO 基因注释信息

Fig. 4　GO gene annotation information

形式和强度起着一定的影响作用。

2.4 邻株植物生长的直接、间接和基因组上位效应

从具有 9 种基因型组合的基因中，选取系统作图中 LR 值最高的 6 号基因（*LOC*7460957），使用 LV 方程拟合该基因的 9 种组合的生长轨迹（图 5）。结果显示，*LOC*7460957 基因下自主生长曲线均低于实际观测值，表明该基因为互作促进基因，对邻株植物的生长有显著影响。通过比较隐性纯合与显性纯合的配对组（左 aa 右 AA 与左 AA 右 aa），可以挖掘加性效应对植物的影响。结果显示该组合下，aa 的实际观测曲线大幅高于自主生长曲线，表明该基因可能是通过提高植物的竞争能力从而获得较强的互作生长。通过比较杂合与纯合的配对组（左 aa 右 Aa 与左 Aa 右 aa），可以挖掘显性效应对植物的影响，结果表明该基因对自身株高生长无显著影响，而是通过与邻株互作从而提高邻株植物的株高（图 5）。

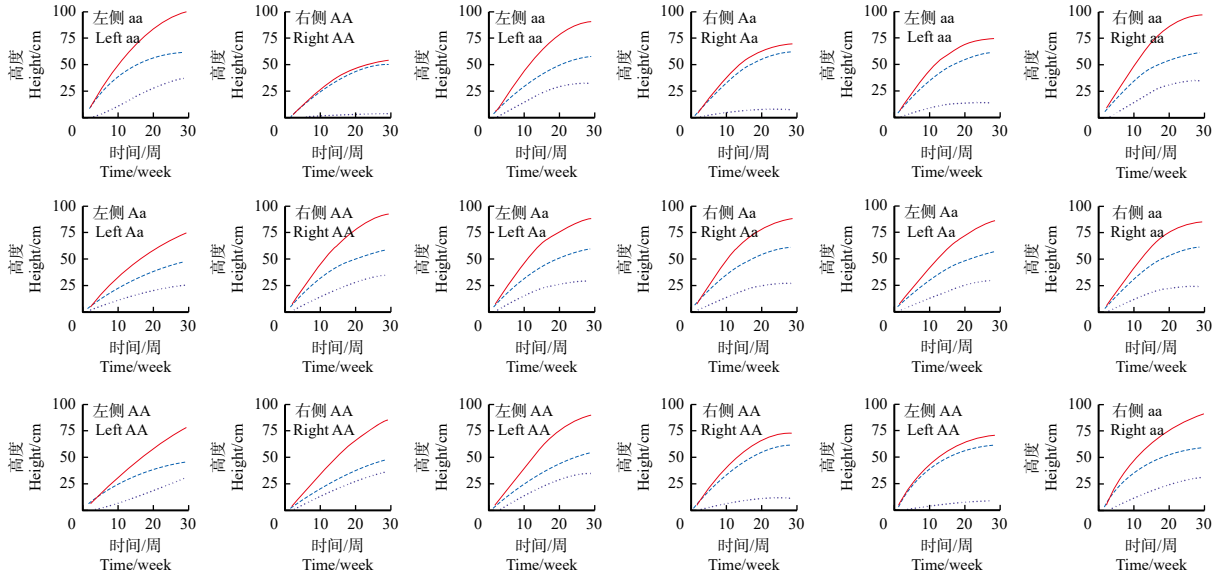


图 5 基因 LOC7460957 的 9 种基因型–基因型组合生长轨迹图

Fig. 5 Growth trajectories of nine genotype-genotype combinations of LOC7460957

利用系统作图表征该基因的遗传效应对植物互作生长的影响，结果（图 6）显示：2 种加性效应（$a_{r\leftarrow L}$ 和 $a_{r\leftarrow R}$）0 到 15 周正效应逐渐增强而后逐渐减弱；显性效应（$d_{r\leftarrow L}$ 和 $d_{r\leftarrow R}$）12 周前为负效应，12 周以后为正效应；上位效应 $I^{aa}_{L\times R}$ 在 15 周前为负效应，15 周后为正效应，$I^{ad}_{L\times R}$ 和 $I^{da}_{L\times R}$ 在整个生长周期为负效应，$I^{dd}_{L\times R}$ 为正效应。如上所述，在共同培养环境下植物的互作生长，受到加性效应，显性效应和上位性互作效应的影响。

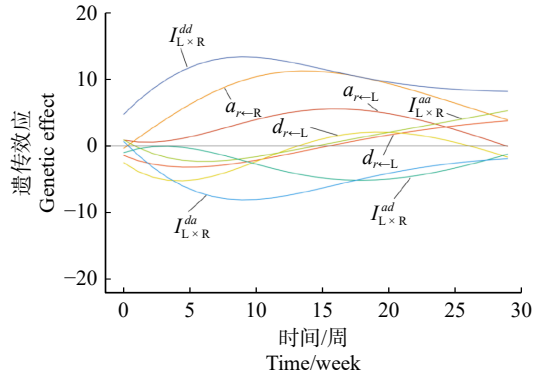


图 6 基因 *LOC*7460957 的加性（$a_{r\leftarrow L}$ 和 $a_{r\leftarrow R}$）、显性（$d_{r\leftarrow L}$ 和 $d_{r\leftarrow R}$）和基因组–基因组上位性（$I^{aa}_{L\times R}$, $I^{ad}_{L\times R}$, $I^{da}_{L\times R}$, $I^{dd}_{L\times R}$）遗传效应曲线

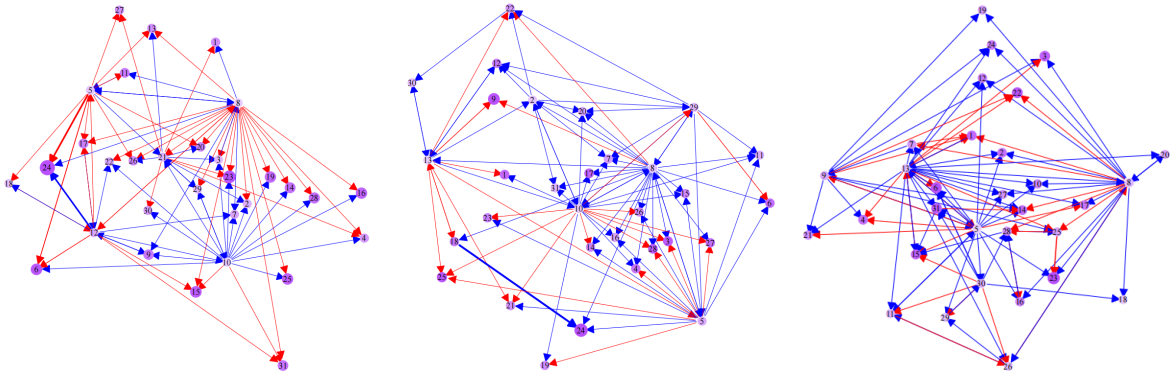
Fig. 6 Additive ($a_{r\leftarrow L}$ and $a_{r\leftarrow R}$), dominant ($d_{r\leftarrow L}$ and $d_{r\leftarrow R}$) and genome-genome epistatic ($I^{aa}_{L\times R}$, $I^{ad}_{L\times R}$, $I^{da}_{L\times R}$, $I^{dd}_{L\times R}$) genetic effect curves for *LOC*7460957

2.5 构建基因间调控网络

基于遗传效应的时序动态数据构建 31 个候选基因间的直接效应、间接效应和基因组–基因组上位效应作用微分方程网络，本研究中，调控多节点表达的基因被认为是枢纽基因。图 7 显示：在直接效应网络中，5、8、10、12、21 是枢纽基因；在间接效应网络中，5、8、10、13 是枢纽基因；上位互作网络中，5、8、13 是枢纽基因。在各个网络中的枢纽基因遗传效应均较小，却可以调控其他遗传效应较大的基因，且同一基因在不同网络中的互作模式是不同的。以 5 号基因为例，该基因在直接效应网络中主要起正调控作用，促进其他基因的表达；在间接效应网络中对部分基因正调控，部分基因负调控；在基因组–基因组上位性网络中，则主要起负调控的作用（图 7）。

3 讨 论

控制研究群体的环境变量向来是实验设计的难点，植物间的相互作用机制复杂，且互作类型和强度



a 直接效应网络
Direct effect network

b 间接效应网络
Indirect effect network

c 基因组-基因组上位效应网络
Genome-genome epistatic network

节点颜色的深浅和大小表示基因自身遗传效应的大小。线条表示基于 LASSO 变量选择后节点和其他基因的相互作用，线条宽度表示作用的强弱。连线箭头方向表示节点的作用方向，连线颜色表示作用方式，红色表示为促进表达，蓝色表示抑制表达。The shade and size of node color show the magnitude of genetic effect of gene itself. The lines show the interaction between node and other genes after selection based on LASSO, and the width of lines indicates the strength of effect. The arrow direction of line indicates the direction of action of node, and the color of line indicates the mode of action, with red indicating promotion of expression and blue indicating suppression of expression.

图 7　31 个候选基因间的 3 种分解遗传效应网络图

Fig. 7　Diagram of three decomposed genetic effect networks among 31 candidate genes

容易受到环境因素的影响[26]。研究发现，正常养分条件下，棉花（*Gossypium hirsutum* ）的种内相互作用为促进，而在干旱胁迫下，这种互作转为竞争，并且强度随着胁迫的加剧而增强[27]。此外，影响植物间相互作用的因素还包括根系活动、土壤微环境等[28]。然而人们对于植物间相互作用这种需要多种生物及非生物信号介导的复杂生物过程仍知之甚少[29]。系统作图通过嵌入具有生物学意义的方程，可以基于动态数据识别植物之间互作的遗传变异，而无需获得大型表型数据集，从而在较小样本条件下，模拟自然界实际生态过程[30]。本研究通过系统作图筛选藏川杨群体中可能具有关键作用的互作 QTL，并探究这些 QTL 对其自身生长发育产生的直接影响，以及对其相邻植物产生的间接影响，从而表征有限资源环境下相邻个体间在应对环境胁迫时的互作模式和强度。

对候选基因的 GO 富集分析结果表明，生长素和脱落酸可能是邻株互作的关键信号调控分子，而呼吸链是关键调控途径。生长素和脱落酸协同工作，响应刺激并控制种子萌发、下胚轴伸长、根伸长、侧根形成和子叶扩张等生长和发育过程[31]。研究还发现，在杨树响应环境因素改变气孔导度和渗透调节过程中，脱落酸和生长素作为拮抗激素可以整合环境信号，调节植物呼吸、蒸腾等生理活动[32]。生长素和脱落酸作为外源植物激素，在调节植物生长过程中具有重要作用，以往的研究主要关注生长素和脱落酸对自身生长发育的调控，实际植物能够通过地面或地下传输的不同信号感知邻间植物[1]，相邻植物间可能存在信号交流[33]，生长素和脱落酸可能通过共享信号通路调节相邻植物的生长。以上共调节信号通路可被人为干涉和利用，进而在农业生产中发挥重要作用。例如在水稻（*Oryza sativa*）苗期施加低浓度外源脱落酸，可改变水稻生长根系的数量和分布，从而抑制周围稗草（*Echinochloa crus-galli*）的生长[34]。

网络中的枢纽基因 5 号基因（*LOC*7466839）编码天冬氨酸蛋白酶，可能通过参与保卫细胞中的脱落酸信号传导过程调节植物的免疫反应，使得植物适应干旱胁迫[35]。8 号基因（*LOC*7485470）可平衡核苷酸转运蛋白介导的核苷在膜上的转运和流出，充当嘧啶核苷的载体，主要在根尖、根叶脉管系统和原初分生组织中表达[36]。10 号基因（*LOC*7470585）编码的己糖激酶（hexokinase）可能参与细胞质溶胶过程中葡萄糖的磷酸化。并且 Hexokinase-1 是细胞凋亡的关键蛋白，可通过糖代谢调节植物细胞的程序性死亡[37]。13 号基因（*LOC*7475105）编码的 PRF1 可与肌动蛋白单体结合，并调节肌动蛋白细胞骨架的组织，可抑制各种致病真菌菌株在细胞内的生长，可能在免疫系统中作为抗真菌蛋白发挥作用，抵御真菌病原体攻击[38]。基于 GO 富集分析的结果，发现候选基因中不仅有许多参与植物的生长发育过程、细胞呼吸和激素信号通路，还有一些参与植物免疫反应以及应对环境胁迫，这些基因可能在调控植株互作下的生长发育过程中起着重要作用。

土壤微生物是介导植物间地下信号传导的关键因素之一[39]。生长素和脱落酸也是植物与土壤微生物互作的关键信号分子[40]，然而目前微生物群落在影响植物进化中的作用还需继续探索，构建微生物

群落参与的植物间互作的调控模型仍是一个挑战。未来将土壤微生物、光照、温度等生物与非生物变量引入系统作图框架中，将有助于构建更加泛用以及精细的模型，从而更全面地解析生态系统中物种相互作用的遗传结构。

4 结　　论

本研究使用藏川杨自然群体作为研究材料，在温室内进行邻株互作实验并测量株高生长动态数据。结合已开发的 SNP 标记数据，利用基于博弈论的系统作图理论框架，定位到 31 个候选基因，这些基因与生长素信号通路、脱落酸信号通路、植物的呼吸链和蛋白质的合成与代谢有关。构建直接效应、间接效应以及上位效应的遗传调控网络，挖掘到参与脱落酸传导过程的枢纽基因 *LOC*7466839，有助于揭示藏川杨邻株互作的遗传机制，为探索木本植物互作的遗传机理提供新的视角。

参 考 文 献

[1] Gundel P E, Pierik R, Mommer L, et al. Competing neighbors: light perception and root function[J]. Oecologia, 2014, 176(1): 1−10.

[2] Bascompte J. Structure and dynamics of ecological networks[J]. Science, 2010, 329: 765−766.

[3] Goldberg D E, Barton A M. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants[J]. The American Naturalist, 1991, 139: 771−801.

[4] Subrahmaniam H J, Libourel C, Journet E, et al. The genetics underlying natural variation of plant-plant interactions, a beloved but forgotten member of the family of biotic interactions[J]. The Plant Journal, 2018, 93(4): 747−770.

[5] Keddy P A, Cahill J. Competition in plant communities[J]. Ecology, 2012.110−115.

[6] Chaney L, Baucom R S. The costs and benefits of tolerance to competition in *Ipomoea purpurea*, the common morning glory[J]. Evolution, 2014, 68(6): 1698−1709.

[7] Wendling M, Büchi L, Amossé C, et al. Specific interactions leading to transgressive overyielding in cover crop mixtures[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2017, 241: 88−99.

[8] 杨文亭, 王晓维, 王建武. 豆科–禾本科间作系统中作物和土壤氮素相关研究进展 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(9): 2480−2484.
Yang W T, Wang X W, Wang J W. Crop and soil nitrogen in legume-Gramineae intercropping system: research progress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(9): 2480−2484.

[9] Bailey J K. From genes to ecosystems: a genetic basis to ecosystem services[J]. Population Ecology, 2011, 53(1): 47−52.

[10] Ehlers B K, Damgaard C F, Laroche F. Intraspecific genetic variation and species coexistence in plant communities[J]. Biology Letters, 2016, 12(1): 20150853.

[11] Brooker R W. Plant-plant interactions and environmental change[J]. New Phytologist, 2006, 171(2): 271−284.

[12] Hughes A R, Inouye B D, Johnson M T J, et al. Ecological consequences of genetic diversity[J]. Ecology Letters, 2008, 11(6): 609−623.

[13] Becker C, Berthome R, Delavault P, et al. The ecologically relevant genetics of plant-plant interactions[J]. Trends in Plant Sciences, 2023, 28(1): 31−42.

[14] Wade M J. The co-evolutionary genetics of ecological communities[J]. Nature Reviews Genetics, 2007, 8(3): 185−195.

[15] Sun L, Wu R. Mapping complex traits as a dynamic system[J]. Physics of Life Reviews, 2015, 13: 155−185.

[16] Fu L, Sun L, Hao H, et al. How trees allocate carbon for optimal growth: insight from a game-theoretic model[J]. Briefings in Bioinformatics, 2018, 19(4): 593−602.

[17] Cao X, Dong A, Kang G, et al. Modeling spatial interaction networks of the gut microbiota[J/OL]. Gut Microbes, 2022, 14(1): 2106103.

[18] Ye M, Zhu X, Gao P, et al. Identification of quantitative trait loci for altitude adaptation of tree leaf shape with *Populus szechuanica* in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 632.

[19] 沈登锋, 薄文浩, 徐放, 等. 色季拉山不同海拔高度的藏川杨种群遗传多样性研究 [J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(4): 692−698.
Shen D F, Bo W H, Xu F, et al. Study on genetic diversity among populations in *Populus szechuanica* var. *tibetica* at different altitudes in Sejila Mountain[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2014, 15(4): 692−698.

[20] 郑晨飞. 藏川杨异形叶全基因组关联分析 [D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
Zheng C F. Genome-wide association analysis of heterophylly for the tibet poplar, *Populus szechuanica* var. *tibetica*[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020.

[21] Arditi R, Ginzburg L R. Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence[J]. Journal of Theoretical Biology, 1989, 139(3): 311−326.

[22] Fu G, Wang Z, Li J, et al. A mathematical framework for functional mapping of complex phenotypes using delay differential equations[J]. Journal of Theoretical Biology, 2011, 289: 206−216.

[23] Zhao W, Chen Y Q, Casella G, et al. A non-stationary model for functional mapping of complex traits[J]. Bioinformatics, 2005, 21(10): 2469−2477.

[24] Hart S P, Schreiber S J, Levine J M. How variation between individuals affects species coexistence[J]. Ecology Letters, 2016, 19(8): 825−838.

[25] Chen C, Jiang L, Fu G, et al. An omnidirectional visualization model of personalized gene regulatory networks[J]. NPJ Systems Biology and Applications, 2019, 5(1): 1−11.

[26] Humphrey L D, Pyke D A. Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures[J]. Journal of Ecology, 1998, 86(5): 854−865.

[27] 解婷婷, 单立山, 苏培玺. 不同施氮量下干旱胁迫对棉花生长及种内关系的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2020, 28(5): 643−651.
Xie T T, Shan L S, Su P X. Effects of drought stress on cotton growth and intraspecific relationship under different nitrogen application rates[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(5): 643−651.

[28] 杨雪芳. 化感水稻对邻近植物的生物化学响应及其化感物质衍生物的抑草机制 [D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
Yang X F. Biological and chemical responses of allelopathic rice toneighboring plants and the weed-suppressive mechanisms of riceallelochemical derivatives[D]. Beijing: China Agricultural University, 2017.

[29] Rasmann S. As above so below: recent and future advances in plant-mediated above-and belowground interactions[J]. American Journal of Botany, 2022, 109(5): 672−675.

[30] Wu R, Cao J, Huang Z, et al. Systems mapping: how to improve the genetic mapping of complex traits through design principles of biological systems[J]. BMC Systems Biology, 2011, 5(1): 1−11.

[31] Emenecker R J, Strader L C. Auxin-abscisic acid interactions in plant growth and development[J]. Biomolecules, 2020, 10(2): 281.

[32] Popko J, Hansch R, Mendel R R, et al. The role of abscisic acid and auxin in the response of poplar to abiotic stress[J]. Plant Biology, 2010, 12(2): 242−258.

[33] Delory B M, Delaplace P, Fauconnier M, et al. Root-emitted volatile organic compounds: can they mediate belowground plant-plant interactions?[J]. Plant and Soil, 2016, 402(1−2): 1−26.

[34] 王艳萍, 范宇浌, 马华燕, 等. 外源脱落酸对水稻苗期根系形态建成及其诱导化感作用的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30(1): 126−132.
Wang Y P, Fan Y H, Ma H Y, et al. Effects of exogenous abscisic acid on root morphogenesis and induced allelopathy of rice at seedling stage[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2024, 30(1): 126−132.

[35] Yao X, Xiong W, Ye T, et al. Overexpression of the aspartic protease ASPG1 gene confers drought avoidance in *Arabidopsis* [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(7): 2579−2593.

[36] Li G, Liu K, Baldwin S A, et al. Equilibrative nucleoside transporters of *Arabidopsis thaliana*: cDNA cloning, expression pattern, and analysis of transport activities[J]. Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(37): 35732−35742.

[37] Kim M, Lim J, Ahn C S, et al. Mitochondria-associated hexokinases play a role in the control of programmed cell death in *Nicotiana benthamiana*[J]. The Plant Cell, 2006, 18(9): 2341−2355.

[38] Wang F, Jing Y, Wang Z, et al. Arabidopsis profilin isoforms, PRF1 and PRF2 show distinctive binding activities and subcellular distributions[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2009, 51(2): 113−121.

[39] Choi K, Khan R, Lee S. Dissection of plant microbiota and plant-microbiome interactions[J]. Journal of Microbiology, 2021, 59(3): 281−291.

[40] Mine A. Multifaceted involvement of abscisic acid in plant interactions with pathogenic and mutualistic microbes[J]. Advances in Botanical Research, 2019, 92: 219−253.

（责任编辑　赵田芸
责任编委　陈志泊）