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

枸杞 *SnRK*基因家族鉴定及表达分析

赵锟 刘朔 杨立明 郑蕊

Identification and expression analysis of *SnRK* gene family in *Lycium barbarum*

Zhao Kun, Liu Shuo, Yang Liming, Zheng Rui

引用本文:
赵锟, 刘朔, 杨立明, 郑蕊. 枸杞 *SnRK*基因家族鉴定及表达分析[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(11):96–108. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250274
Zhao Kun, Liu Shuo, Yang Liming, Zheng Rui. Identification and expression analysis of *SnRK* gene family in *Lycium barbarum*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(11):96–108. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250274

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250274

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

MeJA介导的bHLH转录因子家族对板栗果实发育和品质的影响
Effects of MeJA mediated bHLH transcription factor family on development and quality of *Castanea mollissima* fruits
北京林业大学学报, 2025, 47(8): 23–41. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250063

油松*SAUR*基因家族鉴定及其干旱胁迫表达模式分析
Identification of *SAUR* gene family in *Pinus tabuliformis* and analysis on its expression patterns under drought stress
北京林业大学学报, 2024, 46(8): 57–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230333

油松*PtDof*基因家族鉴定与*PtDof*1基因响应低温胁迫的功能分析
Identification of *PtDof* gene family and functional analysis of *PtDof*1 gene in response to low temperature stress in *Pinus tabuliformis*
北京林业大学学报, 2025, 47(10): 84–95. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250179

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

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.1000−1522.20250274

枸杞 *SnRK* 基因家族鉴定及表达分析

赵 锟[1,2] 刘 朔[1] 杨立明[2] 郑 蕊[1]

（1. 宁夏大学生命科学学院，西部特色生物资源保护与利用教育部重点实验室，林木资源高效生产全国重点实验室，宁夏 银川 750021；2. 南京林业大学生命科学学院，江苏 南京 210037）

摘要:【目的】SnRK 蛋白激酶家族在植物生长发育和逆境响应中发挥重要作用。本研究旨在鉴定并分析枸杞 *SnRK* 基因家族，为揭示其在果实发育中的功能机制提供理论依据。**【方法】**采用 NCBI、SMART、Pfam、Protparam tool、MEME、PlantCare、Mega 等软件进行生物信息学分析，鉴定枸杞基因组中的 *LbSnRK* 基因家族，分析其蛋白理化性质、基因结构、保守基序、启动子顺式作用元件及系统进化关系，并结合转录组数据分析其在枸杞果实发育过程中的表达模式。**【结果】**(1)从枸杞基因组中鉴定出 49 个 *LbSnRK* 基因，*LbSnRK* 基因家族分为 *LbSnRK*1(3 个成员)、*LbSnRK*2(16 个成员)和 *LbSnRK*3(30 个成员)3 个亚家族；(2)启动子顺式作用元件分析显示，*LbSnRKs* 基因富含 GT1-motif(生长素响应)、G-box(茉莉酸信号)、ABRE(ABA 响应)等元件，可参与激素介导的生长发育与逆境响应通路；共线性分析表明，片段复制是 *LbSnRK* 基因家族扩增的主要机制，13 对重复基因对的 Ka/Ks 值均小于 1，表明其进化过程中受纯化选择。(3)转录组分析发现，*LbSnRK*1.1、*LbSnRK*2.3/2.4/2.7/2.10 及多个 *LbSnRK*3 成员在果实发育过程中显著表达。**【结论】***LbSnRK* 基因家族在枸杞果实发育过程中具有潜在调控作用，研究结果将为后续解析 *SnRK* 家族基因调控果实发育的分子机制提供核心靶点，为枸杞果实品质改良的分子育种工作提供重要基因资源。

关键词：宁夏枸杞；*SnRK* 基因；结构特征；基因扩张；果实发育；基因表达；分子育种

中图分类号：S567.19；Q943.2 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2025)11−0096−13

引文格式：赵锟，刘朔，杨立明，等. 枸杞 *SnRK* 基因家族鉴定及表达分析［J］. 北京林业大学学报，2025，47(11)：96−108.

Zhao Kun, Liu Shuo, Yang Liming, et al. Identification and expression analysis of *SnRK* gene family in *Lycium barbarum*[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(11): 96−108.

Identification and expression analysis of *SnRK* gene family in *Lycium barbarum*

Zhao Kun[1,2] Liu Shuo[1] Yang Liming[2] Zheng Rui[1]

(1. College of Life Science, Key Laboratory of Modern Molecular Breeding for Dominant and Special Crops, State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Ningxia University, Yinchuan 750021, Ningxia, China; 2. College of Life Sciences, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: [**Objective**] *Lycium barbarum* is an important medicinal herb. Sucrose non-fermenting 1 (SNF1)-related protein kinase (SnRK) family plays important functions in plant growth and development. This paper aims to identify and analyze the *SnRK* gene family in *L. barbarum*, providing a theoretical basis for revealing its functional mechanisms during fruit development. [**Method**] Bioinformatics analysis was performed using software including NCBI, SMART, Pfam, Protparam tool, MEME, PlantCare, and Mega to identify the *LbSnRK* gene family in *L. barbarum* genome. The study analyzed the physicochemical properties of its proteins, gene structures, conserved motifs, promoter cis-acting elements, and phylogenetic

收稿日期: 2025−07−18 **修回日期:** 2025−09−29

基金项目: 国家自然科学基金项目(32460098)，宁夏回族自治区重点研发计划项目(2025BBF02004)。

第一作者: 赵锟。主要研究方向：植物基因功能及调控。Email：kunzhao123@qq.com 地址：210037 江苏省南京市玄武区龙蟠路 159 号南京林业大学生命科学学院。

责任作者: 郑蕊，博士生导师，教授。主要研究方向：应用植物基因组学。Email：xlzheng@126.com 地址：750001 宁夏回族自治区银川市西夏区贺兰山西路 539 号宁夏大学生命科学学院。

本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn；http://journal.bjfu.edu.cn

relationships. Transcriptome data were integrated to examine its expression patterns during *Lycium barbarum* fruit development. [**Result**] (1) Forty-nine *LbSnRK* genes were identified from the *L. barbarum* genome, with the *LbSnRK* gene family being divided into three subfamilies: LbSnRK1 (3 members), LbSnRK2 (16 members), and LbSnRK3 (30 members). Chromosomal localization analysis revealed that all 49 *LbSnRKs* genes were distributed across 12 chromosomes of *L. barbarum*. Among these, chromosomes 1 and 2 harbored the highest number of *LbSnRKs* members, each containing five members. (2) Analysis of promoter cis-acting elements revealed that *LbSnRK* genes were rich in motifs, such as GT1 (auxin response), G-box (jasmonic acid signaling), and ABRE (ABA response), suggesting involvement in hormone-mediated growth and development as well as stress response pathways. Co-linearity analysis indicated that segmental duplication was the primary mechanism for *LbSnRK* gene family expansion. The Ka/Ks ratios of all 13 duplicate gene pairs were less than 1, suggesting they had undergone purifying selection during evolution. (3) Transcriptome analysis revealed that LbSnRK1.1, LbSnRK2.3/2.4/2.7/2.10, and multiple LbSnRK3 members were significantly expressed during fruit development. [**Conclusion**] The *LbSnRK* gene family exhibits potential regulatory roles in *L. barbarum* fruit development, providing core targets for elucidating the molecular mechanisms, by which these genes regulate fruit development. It also offers crucial genetic resources and theoretical support for molecular breeding efforts, aiming at improving *L. barbarum* fruit quality.

Key words: *Lycium barbarum*; *SnRK* gene; structural characterization; gene expansion; fruit development; gene expression; molecular breeding

蔗糖非发酵 1(sucrose non-fermenting-1，SNF1)相关蛋白激酶基因(*sucrose non-fermenting*-1 *related kinase*，*SnRK*)的研究起源于 1987 年首次在酵母中发现的 SNF1[1]。20 世纪 90 年代，在大鼠中鉴定到 SNF1 的同源蛋白激酶(AMP-activated protein kinase，AMPK)，并发现 AMPK 在细胞能量代谢调控过程中发挥关键作用[2]。在植物中，SnRK 家族被分为 3 个亚家族(SnRK1、SnRK2 和 SnRK3)，其中 SnRK2 和 SnRK3 亚家族为植物所独有，而 SnRK1 为动物、植物共有的一类亚家族[3]。

SnRK1 亚家族包含激酶、KA1、UBA 3 个结构域，其在植物中的功能类似于动物和真菌，是控制植物生长、发育和抗逆性的代谢信号网络中主要的能量传感器[4]。Wang 等[5]研究表明，*SnRK*1 基因在黄瓜(*Cucumis sativus*)碳源供应不足的环境条件中被激活，补糖后 *SnRK*1 的活性被抑制。在桃(*Prunus persica*)果实中，*SnRK*1 能响应外源海藻糖和山梨醇的诱导，通过激活山梨醇脱氢酶促进山梨醇代谢，还可调控蔗糖合酶和蔗糖磷酸合酶的活性，从而增加果实中葡萄糖、果糖和蔗糖的含量，最终提升果实品质[6]。*SnRK*1 基因可通过激活碳源分配相关通路，如调控蔗糖合酶、磷酸合酶活性，为青果期细胞快速分裂与初级代谢物质积累提供能量支撑，这一机制在枸杞属(*Lycium*)植物中已得到间接验证，盐胁迫下枸杞叶片蔗糖合酶活性变化可显著影响碳代谢效率[7]。

SnRK2 亚家族同样含有保守的激酶结构域，不同的是其 C 末端有 Domain I 和 Domain II 两个保守结构，可通过 ABA 信号通路参与非生物胁迫响应以及植物生长发育调控。例如在干旱、盐胁迫条件下，*SnRK*2 可通过磷酸化下游转录因子激活抗逆相关基因的表达，同时在果实成熟、种子萌发等发育过程中发挥关键作用[8]。2009 年，在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*SnRK*2.2/2.3/2.6 三倍突变体及可溶 ABA 受体的研究中发现，SnRK2 激酶能够作为核心元件参与 ABA 信号通路[9]。毛果杨(*Populus trichocarpa*)中的 *SnRK*10 可与 ABI1、AHG1、AHG3 相互作用，参与 ABA 信号转导，应答非生物胁迫[10]。番茄(*Solanum lycopersicum*)*SlSnRK*2.3 能够响应胞质葡萄糖水平，磷酸化转录因子 SlAREB1.2(第 21 位丝氨酸)，激活其对糖转运蛋白 SlTST1/2 的转录调控，该通路也存在于苹果(*Malus pumila*)中，是调控糖积累的关键机制[11]。*SnRK*2.6 通过磷酸化 ABI1 蛋白激活 ABA 通路，调控草莓果实软化与糖代谢[12]。这些研究表明 SnRK2 亚家族在植物抵抗非生物胁迫和参与 ABA 信号转导途径中发挥着重要的作用。

SnRK3 蛋白激酶亚家族又称 CIPK(CBL-interacting protein kinase)，功能大多与 Ca^{2+}信号通路相关，通过结合 Ca^{2+}依赖的 CBL 蛋白来调节 Na^+、K^+等离子的转运，进而调控植物对非生物胁迫的耐受性[13−14]。SnRK3 亚家族除了 N 端存在 SnRK 家族都具有的激酶结构域，C 末端还具有 NAF 和 PPI 保守结构域，NAF 结构域的主要作用是结合 CBL 来发

挥作用，PPI 结构域可以与 PP2C 相互作用[15]。例如：药用植物丹参（*Salvia miltiorrhiza*）中部分 *SnRK*3 成员可通过 CBL-CIPK 模块响应激素信号[16]；SnRK3.1-CBL4 复合体通过调控液泡 H^+-ATPase 活性来影响柠檬酸转运，调控柑橘（*Citrus sinensis*）果实酸度[17]；葡萄（*Vitis vinifera*）*SnRK*3 激酶基因在其浆果成熟阶段显著上调表达，通过介导 ABA 信号传导途径，参与调控糖分积累、酸度变化及胁迫响应等关键成熟过程[18]。

宁夏枸杞（*Lycium barbarum*）果实富含类胡萝卜素、多糖类、生物碱类、黄酮类、苯丙素类等多种活性成分，是传统的中药材，具有滋阴补肾、益精明目、抗氧化衰老及疲劳、保护视力等功效[19]。2021 年宁夏枸杞基因组测序与组装完成，这为挖掘宁夏枸杞果实发育相关基因及其功能提供了重要的数据[20]。本研究拟在宁夏枸杞基因组中鉴定 *LbSnRK* 基因家族，通过生物信息学方法分析其蛋白理化性质、基因结构、保守基序、启动子顺式作用元件及系统进化关系，并结合转录组数据探究 *LbSnRK* 基因在枸杞果实发育过程中的表达模式。研究结果将为揭示 *SnRK* 基因在枸杞果实发育中的功能机制奠定前期基础，并为枸杞后期通过精准分子设计育种实现果实产量提升、品质优化及抗逆性增强的高产高效目标，提供了重要的候选基因资源。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以宁夏枸杞主栽品种‘宁杞 1 号’的青果期、转色期、成熟期 3 个发育时期的果实为材料，于 2024 年 5 月在宁夏杞鑫种业有限公司标准化管理的枸杞种植园中（37°30′12″N，105°37′39″E）采集。材料取样后液氮速冻并储存于−80 ℃ 超低温冰箱备用。

1.2 LbSnRK 蛋白家族成员的鉴定和理化性质分析

宁夏枸杞的基因组、蛋白序列染色体注释信息来源于 NCBI 数据库（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/ taxonomy/112863），拟南芥 *SnRK* 基因家族蛋白序列提取于 TAIR 数据库（https://www.arabidopsis.org/），水稻（*Oryza sativa*）的 SnRK 蛋白来源于 The Rice Annotation Project（RAP）（https://rapdb.dna.affrc.go.jp/）。利用拟南芥和水稻的 SnRK 蛋白家族成员对宁夏枸杞基因组进行本地 BLASTP 程序，初步得到符合条件的宁夏枸杞 SnRK 的蛋白序列，再利用 Hidden Markov Model（HMM）和 BLASTP 进行宁夏枸杞 SnRK 蛋白家族鉴定，得到的候选蛋白经过 NCBI 保守结构域数据库、SMART 蛋白数据库和 Pfam 数据库的结构域搜索，最终人工筛选到具有传统结构域的宁夏枸杞 LbSnRK 基因家族成员。利用 Expasy 数据库中的在线软件 Protparam tool（https://web.expasy.org/protparam/）对 LbSnRKs 蛋白序列进行分子量、等电点和亲水性的分析；同时，对双子叶模式植物拟南芥、单子叶模式植物水稻的 SnRK 蛋白进行理化性质分析，并与双子叶药用植物宁夏枸杞进行对比分析，明确 LbSnRK 家族在进化过程中的保守性与特异性，为后续进一步解析其功能分化提供参考依据。

1.3 *LbSnRK* 基因家族的系统进化分析

为明确宁夏枸杞 *SnRK* 基因家族内部成员的进化关系与分类特征，以宁夏枸杞 *LbSnRK* 基因家族成员的蛋白序列为核心，结合拟南芥、水稻的 SnRK 蛋白序列构建系统发育树，采用 ClustalX 进行多序列比对，通过 MEGAX 软件以邻接法构建进化树（bootstrap 参数设为 1 000），并利用 Chiplot 进行可视化优化[21]，旨在明确 LbSnRK 家族成员与模式植物 SnRK 的亲缘关系，辅助确定 LbSnRK 的亚家族分类标准。

此外，为揭示 *SnRK* 基因家族在植物界的进化历程与规律，选取 41 种植物，包括小球藻（*Chlorella variabilis*）、海洋棕囊藻（*Ostreococcus lucimarinus*）、陶氏奥斯特球菌（*Ostreococcus tauri*）、微小单胞藻（*Micromonas pusilla*）、布朗葡萄藻（*Botryococcus braunii*）、亚椭球胶球藻（*Coccomyxa subellipsoidea*）6 种藻类植物，地钱（*Marchantia polymorpha*）、小立碗藓（*Physcomitrella patens*）、拟泥炭藓（*Sphagnum fallax*）3 种苔藓类植物，细叶满江红（*Azolla filiculoides*）、槐叶萍（*Salvinia cucullata*）、桫椤（*Alsophila spinulosa*）、江南卷柏（*Selaginella moellendorffii*）4 种蕨类植物，欧洲红豆杉（*Taxus baccata*）、银杏（*Ginkgo biloba*）、海岸松（*Pinus pinaster* ）、欧洲赤松（*Pinus sylvestris*）4 种裸子植物，流苏马兜铃（*Aristolochia fimbriata*）、中国鹅掌楸（*Liriodendron chinense*）、无油樟（*Amborella trichopoda*）、柳叶蜡梅（*Chimonanthus salicifolius*）、牛樟（*Cinnamomum kanehirae*）5 种基础被子植物，二穗短柄草（*Brachypodium distachyon*）、水稻、谷子（*Setaria italica*）、狗尾草（*Setaria viridis*）、高粱（*Sorghum bicolor*）5 种单子叶植物，拟南芥、淡红荠（*Capsella rubella*）、黄瓜、蒺藜苜蓿（*Medicago truncatula*）、油橄榄（*Olea europaea*）、木薯（*Manihot esculenta*）、亚麻（*Linum usitatissimum*）、毛果杨、巨桉（*Eucalyptus grandis*）、辣椒（*Capsicum annuum* ）、宁夏枸杞、烟草（*Nicotiana tabacum*）、马铃薯（*Solanum tuberosum*）、葡萄 14 种双子叶植物，各物

种 SnRK 家族不同亚家族成员的具体数量详见(表 1)。从 NCBI 和 Phytozome 数据库获取各物种 *SnRK* 基因的蛋白序列及编码序列，采用 IQTREE 程序按 SnRK1、SnRK2、SnRK3 三个亚家族分别构建系统发育树，Chiplot 可视化，分析不同亚家族的进化起源与分化特征。

表 1　各物种 SnRK 家族成员的具体数量

Tab. 1　Specific number of SnRK family members in each species

类型	物种	SnRK1	SnRK2	SnRK3
双子叶植物	拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	3	10	26
	荠菜 *Capsella rubella*	3	10	26
	黄瓜 *Cucumis sativus*	1	11	21
	蒺藜苜蓿 *Medicago truncatula*	2	11	29
	橄榄 *Olea europaea*	4	13	48
	木薯 *Manihot esculenta*	2	16	30
	亚麻 *Linum usitatissimum*	3	17	40
	毛果杨 *Populus trichocarpa*	2	11	29
	巨桉 *Eucalyptus grandis*	1	7	25
	辣椒 *Capsicum annuum*	2	7	33
	枸杞 *Lycium barbarum*	3	16	30
	烟草 *Nicotiana tabacum*	4	25	57
	马铃薯 *Solanum tuberosum*	1	8	26
	葡萄 *Vitis vinifera*	4	7	18
单子叶植物	二穗短柄草 *Brachypodium distachyon*	3	10	28
	水稻 *Oryza sativa*	4	10	34
	谷子 *Setaria italica*	3	11	34
	狗尾草 *Setaria viridis*	3	11	31
	高粱 *Sorghum bicolor*	3	11	35
基础被子植物	流苏马兜铃 *Aristolochia fimbriata*	2	4	16
	中国鹅掌楸 *Liriodendron chinense*	3	6	21
	无油樟 *Amborella trichopoda*	1	4	12
	柳叶蜡梅 *Chimonanthus salicifolius*	2	7	24
	牛樟 *Cinnamomum kanehirae*	1	11	23
裸子植物	欧洲红豆杉 *Taxus baccata*	1	4	9
	银杏 *Ginkgo biloba*	1	6	20
	海岸松 *Pinus pinaster*	1	8	30
	欧洲赤松 *Pinus sylvestris*	1	3	18
蕨类植物	细叶满江红 *Azolla filiculoides*	1	9	13
	槐叶萍 *Salvinia cucullata*	2	5	9
	桫椤 *Alsophila spinulosa*	1	7	20
	江南卷柏 *Selaginella moellendorffii*	2	3	5
苔藓植物	地钱 *Marchantia polymorpha*	2	2	2
	小立碗藓 *Physcomitrella patens*	3	2	7
	拟泥炭藓 *Sphagnum fallax*	3	2	11
藻类植物	小球藻 *Chlorella variabilis*	1	1	1
	海洋棕囊藻 *Ostreococcus lucimarinus*	1	0	1
	陶氏奥斯特球菌 *Ostreococcus tauri*	1	1	1
	微小单胞藻 *Micromonas pusilla*	1	1	0
	布朗葡萄藻 *Botryococcus braunii*	1	3	1
	亚椭球胶球藻 *Coccomyxa subellipsoidea*	1	7	0

在完成 *LbSnRK* 基因家族系统发育树构建与亚家族分类后，为进一步解析各亚家族成员的蛋白质结构特征，基于系统发育树中各分支的核心成员，从每个亚型中各选取 1 个代表性成员，使用 Alphafold3 在线工具（https://alphafold.ebi.ac.uk/）构建蛋白质三维（3D）结构模型。参数设置采用默认值，包括基于氨基酸序列的多序列比对生成、模板结构搜索及结构预测与优化，最终通过 Chiplot 工具对构建的 3D 结构进行可视化，对比分析不同亚家族成员在核心结构域（如 Pkinase 结构域）及 C 末端结构上的差异。

1.4 *LbSnRK* 基因家族的基因结构、保守基序、基因启动子顺式作用元件分析

从宁夏枸杞基因组注释文件中获得 *LbSnRKs* 基因家族成员的外显子和内含子信息，使用 MEME 在线网站（https://meme-suite.org/meme/tools/meme）进行其蛋白的保守基序分析，使用 TBtools 软件对 *LbSnRKs* 的基因结构和保守基序进行可视化，保守 motif 数设置为 15，其他参数为默认值。

提取 *LbSnRKs* 的上游 1 500 bp 的启动子序列，通过在线网站 PlantCare 进行启动子顺式作用元件分析（https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html），得到的结果通过 TBtools 进行可视化。

1.5 *LbSnRK* 基因家族染色体分布、基因重复事件和共线性分析

从宁夏枸杞基因组数据库中下载宁夏枸杞 *SnRK* 基因家族所有成员的染色体定位信息，通过 TBtools 工具绘制染色体分布图。运用 MCscanX 对不同染色体间的 *LbSnRKs* 的串联复制和片段复制进行研究，利用 KaKs_Calculator2.0 计算重复基因对的 Ka/Ks 值。利用 TBtools 对宁夏枸杞、拟南芥、水稻和番茄基因组进行共线性分析及其可视化。

1.6 *LbSnRK* 基因家族在果实发育过程中的表达分析

从 NCBI 公开的转录组数据库中提取 *LbSnRKs* 在果实发育中青果期、转色期、成熟期 3 个阶段的转录组，利用 sra toolkit 工具对公开转录组数据进行下载，再利用 sra toolkit 里的 fastq 工具进行公开转录组数据 sra 格式到 fastq 格式的转换，接着利用 FastQC 对转换后的数据进行质检，利用 Trimmomatic 软件进行数据过滤，最后利用 Kallisto 进行 TPM（transcripts per million）值的计算，进而得到 *LbSnRKs* 在枸杞果实发育过程中的表达水平[22]。

1.7 *LbSnRK* 基因 qRT-PCR 分析

利用多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒（天根生化科技有限公司）提取枸杞青果期、转色期、成熟期不同时期果实的总 RNA，使用反转录 RK20429 试剂盒反转录合成 cDNA。使用 Primer Premier 5 软件对 *LbSnRK* 家族成员序列进行荧光定量 PCR（qRT-PCR）引物设计，以 *LbActin* 作为内参基因，引物序列如表 2 所示，使用德国耶拿荧光定量 PCR 仪检测 *LbSnRK* 基因在青果期、转色期和成熟期果实的表达量。qRT-PCR 选用 20 μL 反应体系，包括水 8.2 μL、模板 1 μL、上下游引物各 0.4 μL、2 × Universal SYBR Green Fast qPCR Mix 10 μL。qRT-PCR 程序：

表 2 目的基因及内参引物

Tab. 2 Target genes and internal reference primers

基因	引物序列（5′—3′）
*LbSnRK*1.1	F: GGTGTGGAGTACTGCCATAGAAA R: GACCATCACGCATGATATTGCTC
*LbSnRK*1.3	F: GTACTGCCATAGGAATAGGGTGG R: GTCTTGAGAAAATGGCCATCTCG
*LbSnRK*2.3	F: CCAAAATCAACAGTGGGAACTCC R: TCAGGATCCTCAAAAGGGTAAGC
*LbSnRK*2.4	F: ATGCCATAGAGATCTGAAGCTGG R: GGAGTCCCAACAGTTGATTTTGG
*LbSnRK*2.7	F: CTGGGAATTTTGGTGTGGCTAAG R: GCCTCAAAGACCTGTGATTCATG
*LbSnRK*2.10	F: GCATTCCCAACCCAAATCTACTG R: CACAAGACCAAACATCTGCTAGC
*LbSnRK*3.1	F: TGTCTTCCACAGAGACCTTAAGC R: GGTATGCAACAATCCATCATCCC
*LbSnRK*3.9	F: GACAGGAGATAGTGTGGCAATCA R: CTGTACAACATGGGGATGTCTGA
*LbSnRK*3.10	F: GTCTCTGCCTTACACTTCTGTCA R: CAAAGCAGAGAGACCAAAATCGG
*LbSnRK*3.11	F: GGTACTGAGGAAGTTGAGACGTT R: GGCCTAGTAGTCGCGAATATCAT
*LbSnRK*3.14	F: GCAACTGAGATTTATGAGGTGGC R: CGGTGGACAGGTTCTTGTAAAAC
*LbSnRK*3.17	F: CATCGTTGAGAGTTGTTGAGGTG R: GGCAAATGAGATGAGTCAACAGG
*LbSnRK*3.19	F: CTTTGGGATTAGACCTCTCAGGG R: CCACTCTCTCCATTCCTATCTCC
*LbSnRK*3.27	F: TGATGGAGGTTTACGAAGTAGCC R: CGAGCAGAAGGTCTTGTAGAACT
*LbSnRK*3.28	F: GAATCTTGATGATGTCCGTGCTG R: TCTCCGTTACAAGTTCCTCCAAG
LbActin	F: CTTCCAGCCATCCATGATCGGTATG R: AGCCACCACTGAGCACAATGTTAC

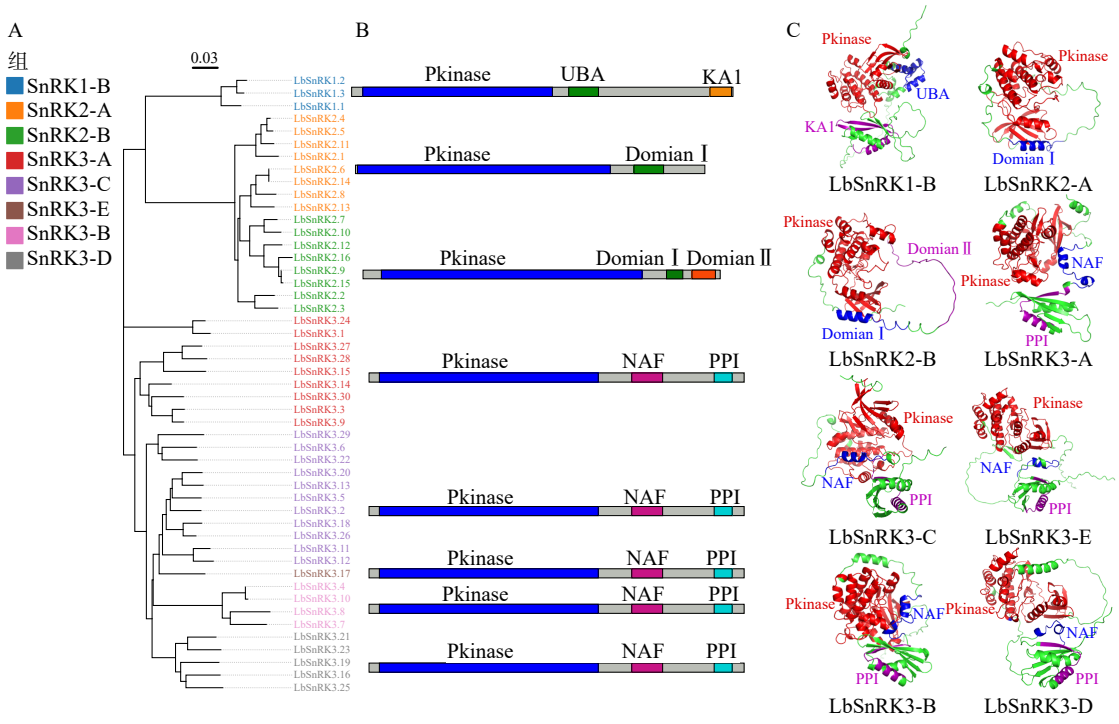
96 ℃ 预变性 30 s；95 ℃ 5 s，60 ℃ 30 s，39 个循环。利用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 法对基因相对表达量进行计算，利用 TBtools 软件进行可视化。

2　结果与分析

2.1　*LbSnRK* 家族基因的全基因组鉴定、染色体定位及其理化性质

在宁夏枸杞基因组中共鉴定到 49 个 *SnRK* 家族基因，结合其保守结构域特征、外显子数量差异以及与拟南芥 SnRK 的同源性，划分为 LbSnRK1、LbSnRK2 和 LbSnRK3/CIPK 亚家族。其中，LbSnRK1 亚家族共 3 个成员，均含 KA1（PF02149）结构域，且因均存在 UBA 结构域，统一归为 LbSnRK1-B 亚型，根据与拟南芥同源性命名为 *LbSnRK*1.1 ~ *LbSnRK*1.3（图 1A，1B）。LbSnRK2 亚家族共 16 个成员，通过 Domain Ⅰ 结构域比对，并进一步依据是否存在 Domain Ⅱ 结构域，分为 LbSnRK2-A（不含 DomainⅡ）和 LbSnRK2-B（含 DomainⅡ）两个亚型，根据与拟南芥同源性命名为 *LbSnRK*2.1 ~ *LbSnRK*2.16（图 1A，1B）。LbSnRK3/CIPK 亚家族共 30 个成员，通过 NAF（PF03822）结构域（由 24 个氨基酸组成，可结合 CBL 蛋白）鉴定，一方面依据外显子数量差异分为 SnRK3-A 和 SnRK3-B 两大类，另一方面参考前人研究[23]，进一步细分为 LbSnRK3-A、LbSnRK3-B、LbSnRK3-C、LbSnRK3-D 和 LbSnRK3-E 5 个亚型，根据与拟南芥同源性命名为 *LbSnRK*3.1 ~ *LbSnRK*3.30（图 1A，1B）。

理化性质分析发现：LbSnRKs 氨基酸数量范围为 289 ~ 528，蛋白质编码序列的长度范围为 870 ~ 1 545 bp，分子量范围为 32.53 ~ 60.45 kDa，等电点范围为 4.68 ~ 9.30，亲水性范围为−0.552 ~ −0.102，说明 LbSnRKs 家族成员全部都是亲水性蛋白。对 LbSnRKs、AtSnRK 家族和 OsSnRK 家族蛋白质的分子量和等电点分析（图 2）发现：3 个物种的 SnRK1 家族成员的等电点值均在 5 ~ 10 之间，相对分子量均在 60 kDa 左右；3 个物种 SnRK2 亚家族成员的等电点值与其他两个亚家族差别不大，但是相对分子量有着较大的差别，表明该家族的功能可能与其他 2 个亚家族存在较大的差异；SnRK3 家族成员无论是等电点还是相对分子量的数值，相对于其他两个亚家族来说分布都较为广泛。为了进一步了解 LbSnRKs 家族成员蛋白的结构，从 LbSnRKs 8 个亚型（LbSnRK1-B，LbSnRK2-A，LbSnRK2-B，LbSnRK3-A、LbSnRK3-B、LbSnRK3-C、LbSnRK3-D 和 LbSnRK3-E）中各选取 1 个成员，使用 Alphafold3 构建了蛋白质 3D 结构，3 个亚家族蛋白的激酶 Pkinase 结构域差别不大，仅 C 末端的蛋白质结构存在差别（图 1C）。其中，与其他 2 个亚家族相比，SnRK2 亚家族差异更显著，推测 SnRK2 亚家族存在着特殊的功能。



A. LbSnRK 蛋白家族的系统发育树；B. LbSnRK 蛋白家族保守结构特征；C.LbSnRK 蛋白家族蛋白质 3D 结构。

图 1　LbSnRKs 系统发育关系和结构组成

Fig. 1　Phylogenetic relationships and structural composition of LbSnRKs

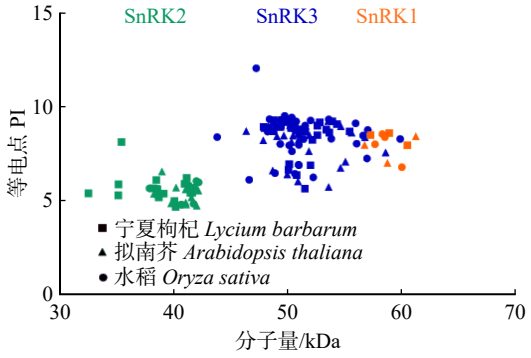


图 2 宁夏枸杞、拟南芥和水稻的 SnRK 蛋白的分子量与等电点分布

Fig. 2 Distribution of molecular mass and isoelectric point of SnRK proteins from *Lycium barbarum*, *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*

2.2 *SnRK* 基因家族的系统进化关系

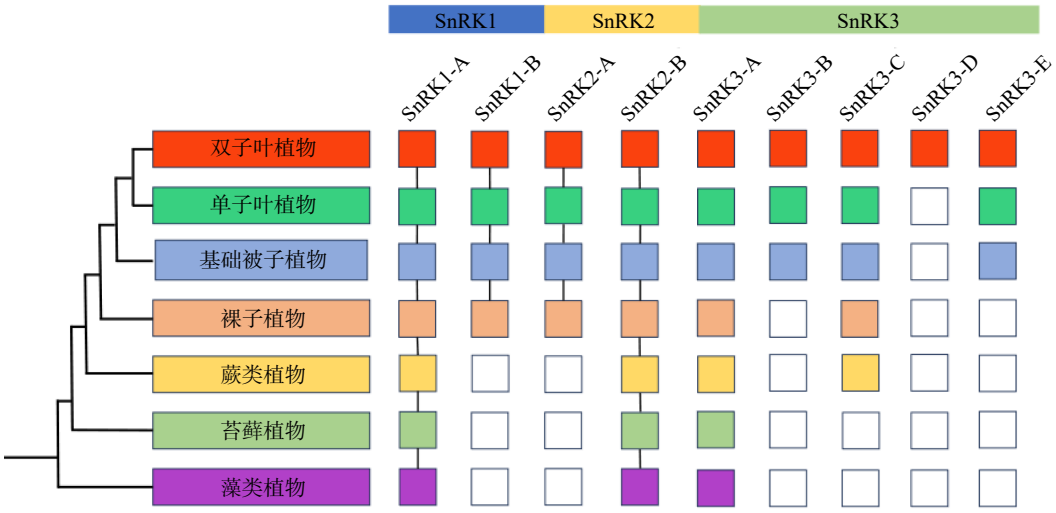
在 41 个物种的 SnRK1 家族中，共鉴定出 87 个成员，根据是否含有 UBA 结构域被进一步划分为 SnRK1-A(不含 UBA 结构域)和 SnRK1-B(含 UBA 结构域)两个亚型。SnRK1 家族系统进化分析(图 3)显示：低等植物如藻类、蕨类、苔藓的 SnRK1 成员主要分布在 SnRK1-A 亚型，而被子植物的 SnRK1 成员分布于两个亚型，表明 UBA 结构域是在植物从低等到高等的进化过程中出现的，并且仅在高等种子植物中存在。

在 41 个物种的 SnRK2 家族中，共鉴定出 312 个成员，这些成员除了具有 SnRK 家族共有的激酶结构域外，还特有 Domain Ⅰ和 Domain Ⅱ 结构域。所有 SnRK2 家族成员均含有 Domain Ⅰ结构域，而 Domain Ⅱ 结构域并非普遍存在。因此，将含有 Domain Ⅱ 结构域的成员划分为 SnRK2-B 亚型，不含 Domain Ⅱ 结构域的成员划分为 SnRK2-A 亚型。SnRK2 家族系统进化分析结果(图 3)表明，藻类、蕨类和苔藓植物中的 SnRK2 成员均属于 SnRK2-B 亚型，不存在 SnRK2-A 亚型。

SnRK3 家族在 41 个物种中共有 843 个成员，并可进一步划分为 5 个亚型。其中，A 类成员数量最多，达到 345 个，而 D 类成员数量最少，仅有 54 个。SnRK3 家族系统进化分析(图 3)显示：D 类成员仅在双子叶植物中发现，表明这类成员是在进化上是较晚出现的；A 类成员涵盖了从低等到高等的所有植物，显示了其基因的保守性；B 和 E 类成员仅在被子植物中发现，这些成员可能赋予了被子植物某些进化上的优势；C 类成员存在于除藻类和苔藓植物外的所有植物类群中。

2.3 宁夏枸杞 *SnRK* 家族基因结构和保守基序分析

为了深入了解 LbSnRK 家族基因的功能和结构特征，对宁夏枸杞基因组中鉴定的 49 个 LbSnRKs 家族成员进行了系统的结构分析和保守基序鉴定。保守基序分析显示：LbSnRK 家族 3 个亚家族在 N 端区域具有较高的序列相似性，存在 Motif 1、Motif 2、Motif 3、Motif 4、Motif 5、Motif 6、Motif 7 和 Motif 9 一系列保守基序(图 4B)。这些保守基序的存在暗示了这些亚家族在进化上可能保留了某些核心并保守的功能特征。然而，3 个亚家族在 C 端区域差异显著，主要体现在特有的 Motif 结构上。具体而言，LbSnRK1 亚家族在 C 端区域独有一个特殊的 Motif 15 结构，LbSnRK2 亚家族在 C 端区域独有 Motif 12，而 LbSnRK3 亚家族在 C 端区域存在 Motif 8、Motif 10、Motif 11、Motif 13 和 Motif 14 多个独特的 Motif。这些 C 端 Motif 的独特性可能反映了各亚家族在各生物学途径中功能上的分化。



有颜色填充的方块代表存在相应的亚型，空白方块代表不存在。

图 3 SnRK 家族的进化起源

Fig. 3 Evolutionary origins of SnRK family

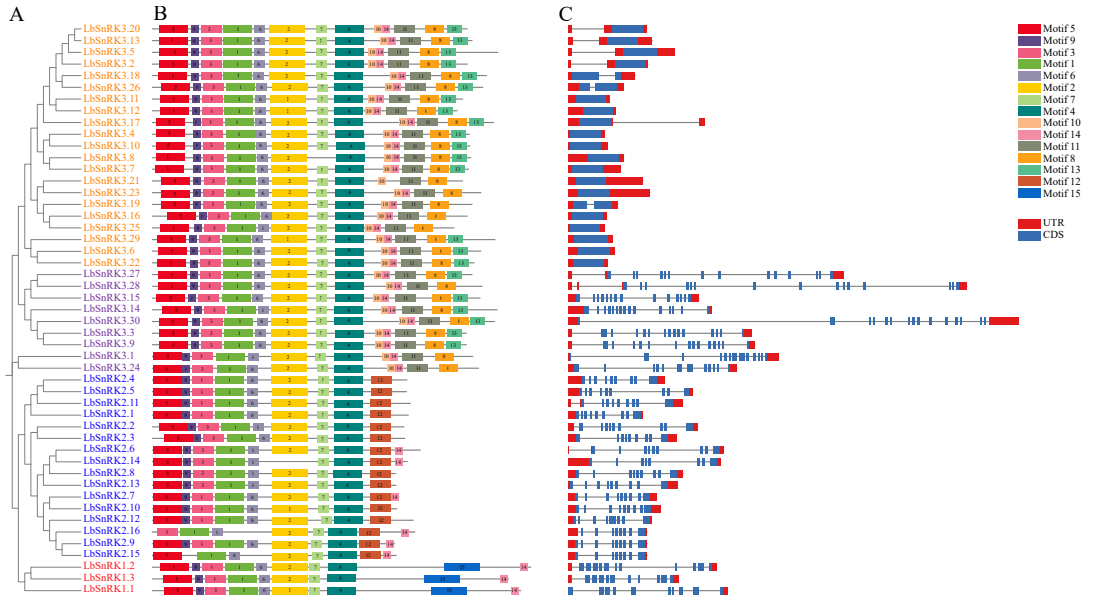


图 4　宁夏枸杞 LbSnRKs 家族的系统发育关系(A)、保守基序(B)及基因结构(C)分析

Fig. 4　Phylogenetic relationship (A), conserved motif (B) and gene structure (C) analysis of LbSnRKs family of *L. barbarum*

基因结构结果(图 4C)显示：LbSnRK1 亚家族的 3 个成员均含有 10 ~ 11 个外显子；LbSnRK2 亚家族的成员含有 8 ~ 10 个外显子。相比之下，LbSnRK3 亚家族的成员在外显子数量上表现出较大的变异：一类是外显子丰富的成员，数量大约为 12 ~ 15 个，共有 9 个成员；另一类则是外显子缺失的成员，其外显子数量仅为 1 ~ 2 个，共有 21 个成员。此外，外显子数量相近的成员在进化关系上也表现出较高的亲缘性(图 4A)，这表明基因结构的差异可能与基因家族的进化密切相关。

2.4　宁夏枸杞 *SnRK* 家族启动子顺式作用元件分析

启动子顺式作用元件分析显示：*LbSnRK* 基因家族启动子中主要存在植物生长发育、激素反应、非生物胁迫 3 类顺式作用元件(图 5)。在植物生长发育方面，出现频率较高的为 GT1-motif 元件；在激素响应方面，数量最为显著的为 G-box 元件，主要与茉莉酸(JA)信号通路相关，并参与植物对生物和非生物胁迫的响应[24]；在胁迫响应方面，ABRE 元件在 *LbSnRK* 基因家族启动子区域中大量存在。ABRE 元件主要参与 ABA 信号通路，并参与植物对干旱、盐胁迫等非生物逆境的响应[25]。推测 *LbSnRK* 基因家族成员能够通过 ABA 和 JA 信号通路参与植物对非生物胁迫的响应过程。

2.5　宁夏枸杞 *SnRK* 家族的共线性分析

全基因组共线性分析(图 6A)表明，宁夏枸杞 *LbSnRKs* 基因家族中存在 13 对共线性基因对，这表明片段复制是 *LbSnRKs* 基因家族扩增和进化的主要驱动力。与拟南芥和水稻基因组的共线性分析(图 6B、C)发现，*LbSnRKs* 与拟南芥、水稻之间分别存在 37 对和 15 对共线性基因对。13 对 *LbSnRKs* 共线性基因对的 Ka/Ks 值均小于 1(表 3)，表明这些基因在进化过程中主要受到纯化选择。这进一步表明 *LbSnRKs* 基因在宁夏枸杞中可能承担着关键的生物学功能，其蛋白结构与功能趋于保守。

2.6　宁夏枸杞 SnRK 蛋白家族在果实发育中的表达模式

宁夏枸杞果实发育的转录组分析结果(图 7)显示，在 *LbSnRK*1 亚家族中，*LbSnRK*1.1 基因在果实发育初期表现出较高的表达水平，之后随果实发育进程逐渐下降。在 *LbSnRK*2 亚家族中，*LbSnRK*2.4 的表达水平呈现逐步下降的趋势，而 *LbSnRK*2.7 的表达水平逐渐上升，*LbSnRK*2.10 的表达水平则是先上升后下降。在 *LbSnRK*3 亚家族中，*LbSnRK*3.12 和 *LbSnRK*3.14 基因在整个果实发育阶段维持了较高的表达水平，这表明它们可能在枸杞果实发育过程中扮演着关键角色；*LbSnRK*3.1、*LbSnRK*3.9、*LbSnRK*3.17、*LbSnRK*3.19、*LbSnRK*3.2 和 *LbSnRK*3.28 基因的表达水平随着果实发育而增加，而 *LbSnRK*3.11 基因的表达水平则呈现下降趋势。不同成员表达模式的多样化暗示了 *LbSnRKs* 基因家族成员在枸杞果实发育过程中的不同作用和调控机制。在 *LbSnRKs* 基因家族中选取了 16 个基因进行 qRT-PCR 分析，结果与 RNA-seq 数据高度一致(图 8)，这进一步表明了 *LbSnRKs* 基因在枸杞果实发育中的潜在调控作用。

3　讨　　论

SnRK 蛋白激酶家族是植物生长发育与逆境响

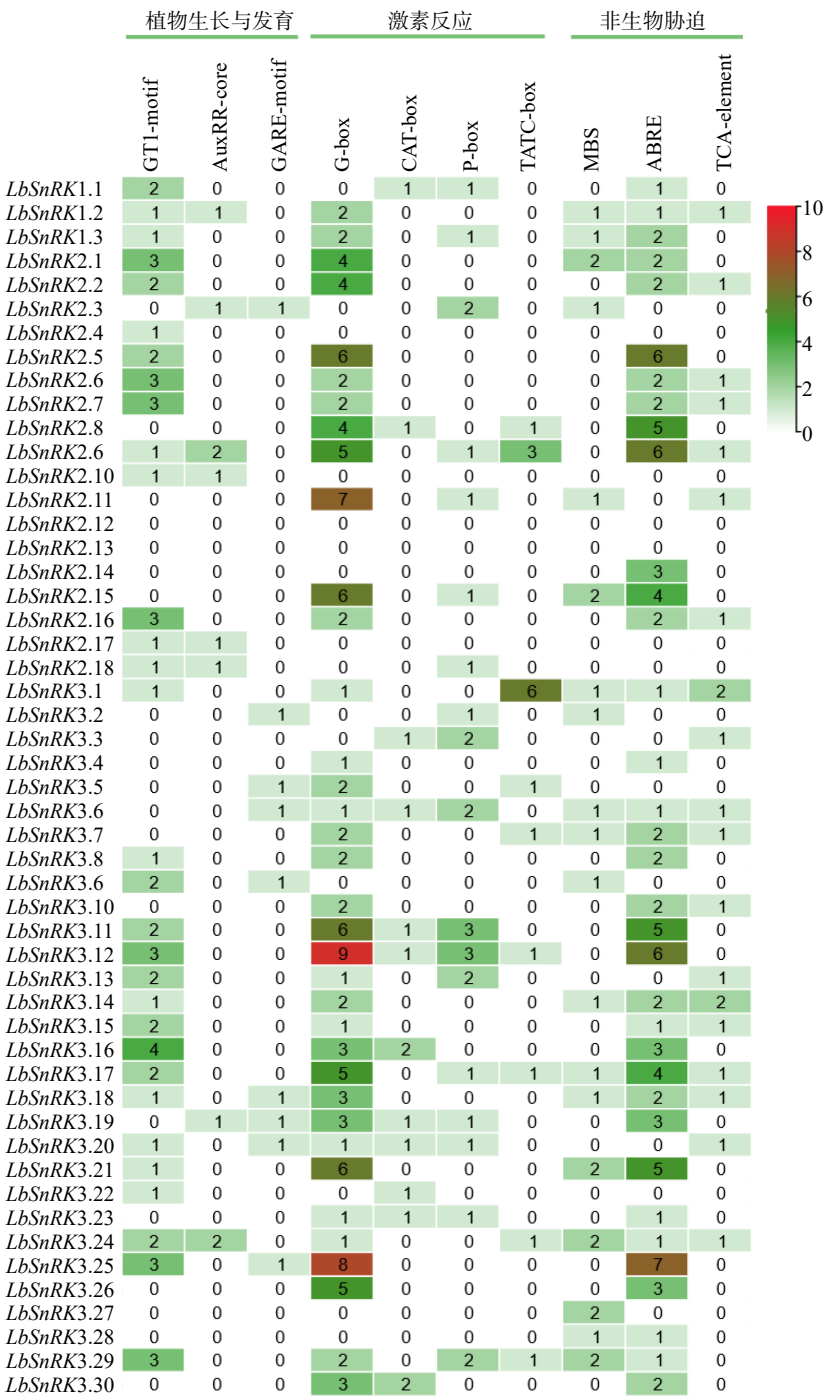
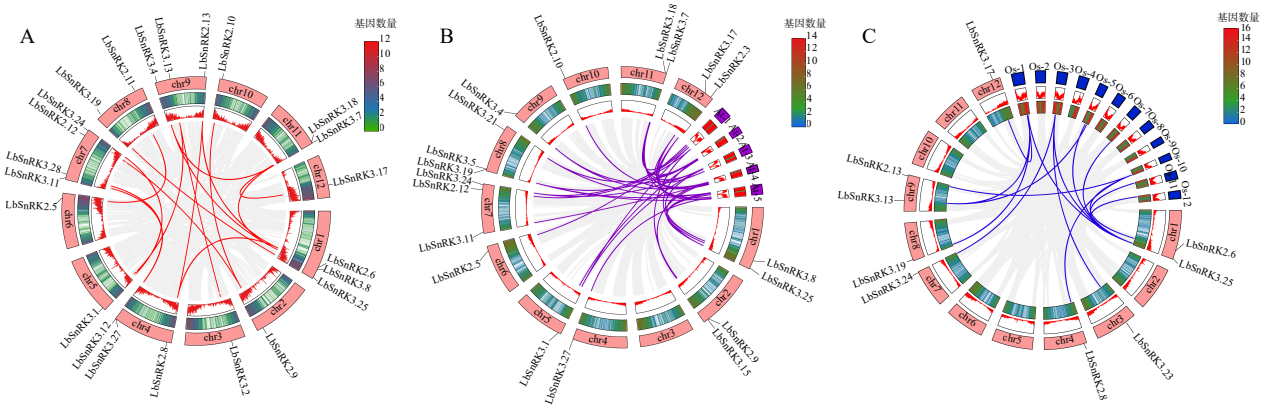


图 5 宁夏枸杞 *SnRK* 基因家族启动子顺式作用元件分析

Fig. 5 Cis-acting element analysis of the promoter of *L. barbarum SnRK* gene family

应的核心调控网络，在糖代谢、激素信号传导及非生物胁迫适应中发挥不可替代的作用。尽管该家族在拟南芥、水稻等模式植物中的研究已较为深入，然而，对于兼具重要药用与经济价值的宁夏枸杞，其 SnRK 家族的成员组成、进化特征及果实发育调控功能仍未明确。宁夏枸杞果实富含类胡萝卜素、多糖等活性成分，其品质形成与发育进程密切相关，2021 年枸杞基因组序列的公布[20]，为系统解析该基因家族提供了关键的数据支撑。基于此，本研究全面鉴定了枸杞 SnRK 家族并解析其表达模式，这不仅有助于填补枸杞功能基因组学的研究空白，也将为通过分子育种改良果实品质提供关键的理论依据，具有重要的科学价值与应用前景。

本研究在宁夏枸杞中共鉴定出 49 个 *LbSnRK* 基因，其数量介于拟南芥（39 个 *AtSnRK*）[26]与水稻（48 个 *OsSnRKs*）[27]之间。这种差异可能与枸杞进化过程中发生的特异性片段复制事件有关。共线性分析结果显示，*LbSnRK* 家族中存在的 13 对重复基因的 Ka/Ks 值均小于 1，表明片段复制是该家族扩增的主要机制，且纯化选择保留了其核心生物学功能。



A 图为 *LbSnRKs* 基因家族的共线性分析；B 图为 *LbSnRKs* 基因与拟南芥基因组的共线性分析；C 图为 *LbSnRKs* 基因与水稻基因组的共线性分析。

图 6　宁夏枸杞 *SnRK* 家族的共线性分析

Fig. 6　Covariance analysis of *SnRK* family of *L. barbarum*

表 3　*LbSnRKs* 共线性基因对的 Ka/Ks 值

Tab. 3　Ka/Ks values of *LbSnRKs* covariate gene pairs

基因对	Ka	Ks	Ka/Ks
*LbSnRK*2.6−*LbSnRK*2.8	0.140 828	0.410 521	0.343 048
*LbSnRK*3.25−*LbSnRK*3.19	0.284 538	0.627 191	0.453 670
*LbSnRK*2.6−*LbSnRK*2.13	0.146 896	0.404 649	0.363 021
*LbSnRK*3.4−*LbSnRK*3.8	0.264 079	0.754 090	0.350 195
*LbSnRK*3.7−*LbSnRK*3.8	0.258 769	0.720 425	0.359 190
*LbSnRK*2.9−*LbSnRK*2.12	0.127 496	0.321 529	0.396 530
*LbSnRK*2.9−*LbSnRK*2.10	0.194 153	0.818 248	0.237 279
*LbSnRK*3.12−*LbSnRK*3.11	0.179 999	0.456 817	0.394 029
*LbSnRK*3.27−*LbSnRK*3.28	0.138 207	0.231 818	0.596 188
*LbSnRK*2.13−*LbSnRK*2.8	0.163 209	0.415 312	0.392 978
*LbSnRK*3.1−*LbSnRK*3.24	0.166 933	0.470 192	0.355 032
*LbSnRK*2.5−*LbSnRK*2.11	0.119 418	0.403 996	0.295 591
*LbSnRK*3.4−*LbSnRK*3.7	0.248 934	0.604 707	0.411 660

这与毛果杨[10]、葡萄[18]等木本植物 *SnRK* 家族的扩张模式一致，反映了木本植物对器官发育及复杂环境的适应性和保守进化策略。

SnRK 各亚家族的保守基序与启动子元件特征揭示了其功能特化的分子基础。SnRK1 亚家族的 UBA 结构域与其在能量代谢中的核心作用相契合。在枸杞果实发育过程中，*LbSnRK*1.1 在青果期特异性高表达，暗示其主导了发育启动阶段的碳代谢调控。我们推测，*LbSnRK*1.1 通过激活蔗糖合酶、磷酸合酶等相关通路，调控碳源分配，从而为青果期活跃的细胞分裂与初级代谢物质积累提供必需的能量。这一机制与桃（*Prunus persica*）等物种中的研究[6]发现相一致，从进化角度印证了 *SnRK*1 通过调控糖代谢以启动果实发育这一功能的保守性。SnRK2 亚家族 C 末端 Domain Ⅱ 结构域差异以及 G-box 元件富集，与其通过 JA、ABA 信号响应逆境并调控果实成熟的功能一致[9,11]。LbSnRK2 亚家族在枸杞果实发育过程中表现出阶段特异性的表达模式，提示其在

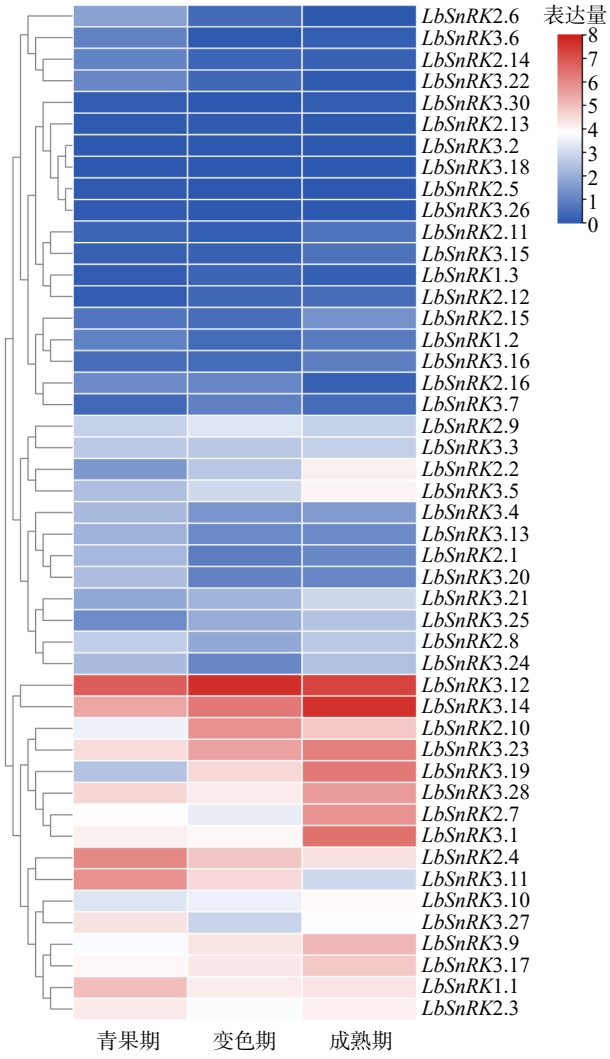


图 7　宁夏枸杞果实发育中的 *LbSnRK* 家族基因的 RNA-seq 表达模式

Fig. 7　RNA-seq expression patterns of *LbSnRK* family genes in *Lycium barbarum* fruit development

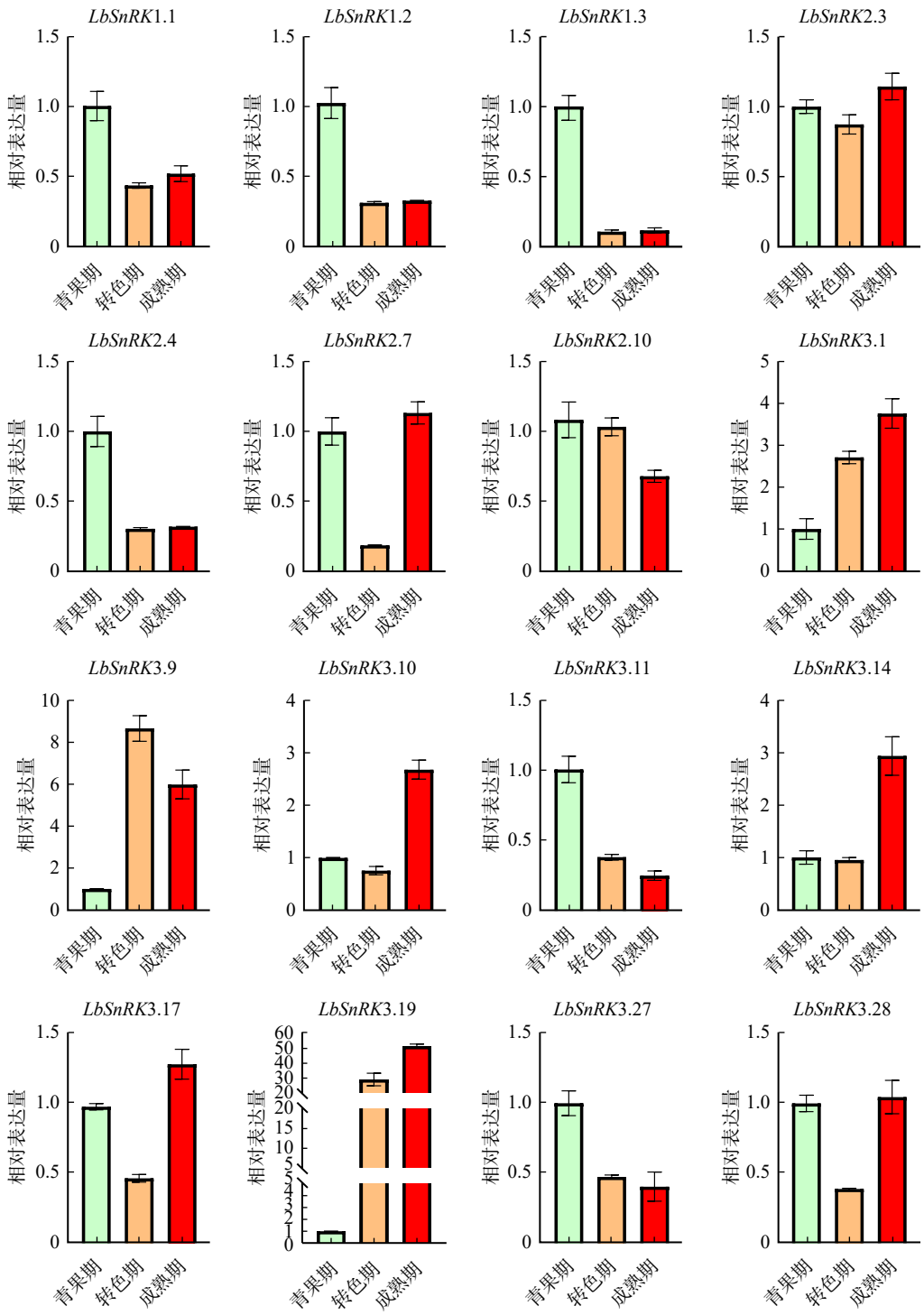


图 8 ‘宁杞 1 号’果实不同发育期 *SnRK* 家族基因表达分析

Fig. 8 Expression analysis of *SnRK* family genes at different developmental stages of ‘Ningqi No. 1’ fruit

果实发育不同阶段可能发挥差异化调控作用。*LbSnRK*2.4 的表达量随果实发育持续下降，其启动子区富集的 GT1-motif(生长素响应元件)表明该基因可能主要参与果实早期生长素信号响应过程。而 *LbSnRK*2.7 的表达量则随果实发育显著上升，该趋势与葡萄[11]*SnRK*2 成员在浆果成熟阶段表达上调并调控糖代谢的规律相类似，提示了 *LbSnRK*2.7 可能参与枸杞果实糖分的积累过程。进一步结合 *LbSnRK*2.7 结构特征及启动子中大量 ABA 响应元件 ABRE，推测 *LbSnRK*2.7 通过 ABA信号通路参与果实成熟调控：通过磷酸化转录因子调控下游靶基因，进而激活糖转运蛋白并影响类胡萝卜素合成关键基因 *PSY*、*PDS* 的表达，最终协同促进果实的糖分积累与色泽形成。该调控模型与枸杞成熟期类胡萝卜素含量显著上升、糖分快速积累的生理特征高度吻合，这为解析 *SnRK*2 在果实品质形成中的多功能调控机制提供了新的线索。

作为枸杞 SnRK 家族中成员最多的亚家族，

*LbSnRK*3 在果实发育全周期均活跃表达，暗示其在调控网络中的基础性作用。其中，*LbSnRK*3.12 和 *LbSnRK*3.14 在青果、转色与成熟 3 个阶段均持续高表达，其启动子区同时含有 ABRE 与 G-box 等激素响应元件，推测二者可能作为核心调控因子，通过 Ca^{2+}-CBL 信号通路整合 ABA 与 JA 信号，在协调逆境响应与维持果实发育过程中的代谢稳态方面发挥功能。部分成员如 *LbSnRK*3.1 和 *LbSnRK*3.19 在成熟期表达显著上调，结合其 NAF 结构域介导的离子转运功能，推测其可能通过调节液泡膜 H^+-ATPase 活性影响有机酸积累，进而参与果实成熟后期的酸度调控，该机制与柑橘中 *SnRK*3 的功能具有进化保守性。此外，*LbSnRK*3.9 在转色期特异性高表达，提示其可能在果实色泽转变的关键阶段作为信号桥梁，通过介导 Ca^{2+}与 JA 信号互作，促进类胡萝卜素等色素合成通路的启动[28]。整体来看，*LbSnRK*3 亚家族通过成员功能的时序分化与协同作用，共同保障了枸杞果实发育与成熟过程的顺利进行。

本研究系统解析了枸杞 *LbSnRK* 家族的组成、进化及果实发育表达模式，为揭示枸杞果实品质形成的分子机制提供了关键靶点。但研究仅聚焦基因表达模式，未通过功能验证明确单个基因的具体作用，且未全面解析逆境条件下 *LbSnRK* 的调控机制。未来可针对 *LbSnRK*1.1、*LbSnRK*2.7 等关键成员开展功能验证，结合代谢组分析解析其调控的下游通路，同时探究逆境胁迫下 *LbSnRK* 与激素信号的互作关系，为枸杞分子育种提供更精准的理论支撑。

4　结　　论

本研究针对宁夏枸杞 *SnRK* 基因家族成员未明确，进化特征及果实发育调控机制未知的研究空白，采用全基因组鉴定、系统进化、启动子顺式作用元件分析与荧光定量 PCR 等方法，系统开展了 宁夏枸杞 *LbSnRK* 基因家族鉴定及表达分析，研究得到以下结论。

（1）从宁夏枸杞基因组中鉴定出 49 个 *LbSnRK* 基因，依据保守结构域、外显子数量及与拟南芥同源性，分为 LbSnRK1（3 个成员）、LbSnRK2（16 个成员）、LbSnRK3（30 个成员）3 个亚家族；LbSnRK3 进一步按外显子数量分为 SnRK3-A（9 个，12～15 个外显子）和 SnRK3-B（21 个，1～2 个外显子），LbSnRKs 蛋白均为亲水性蛋白。

（2）*LbSnRK* 基因家族启动子区域富含 GT1-motif（生长素响应）、G-box（茉莉酸信号）、ABRE（ABA 通路）等顺式作用元件，推测其可通过激素信号参与果实发育。共线性分析表明片段复制是 *LbSnRK* 家族扩增的主要机制，且纯化选择保留了其核心生物学功能。

（3）*LbSnRKs* 成员随果实发育呈特异性表达：*LbSnRK*1.1 在青果期高表达，推测其参与果实发育启动；*LbSnRK*2.4 随发育下降，*LbSnRK*2.7 随发育上升，可能调控转色与成熟；*LbSnRK*3.12、*LbSnRK*3.14 全过程高表达，覆盖果实发育全周期。

研究结果将为揭示 *SnRK* 基因调控枸杞果实发育的分子机制奠定核心基础，也为枸杞精准分子育种提供关键候选基因资源。未来可针对 *LbSnRK*1.1、*LbSnRK*2.7 等核心成员开展基因敲除、过表达功能验证，结合代谢组解析下游调控通路，进一步完善枸杞果实发育基因调控网络。

参　考　文　献

[1] Carlson M, Osmond B C, Botstein D. Mutants of yeast defective in sucrose utilization[J]. Genetics, 1981, 98: 25−40.

[2] Hardie D, Ross F, Hawley S. AMP-activated protein kinase: a target for drugs both ancient and modern[J]. Chemistry Biology, 2012, 19: 1222−1236.

[3] Li R, Radani Y, Ahmad B, et al. Identification and characteristics of *SnRK* genes and cold stress-induced expression profiles in *Liriodendron chinense*[J]. BMC Genomics, 2022, 23: 708.

[4] Broeckx T, Hulsmans S, Rolland F. The plant energy sensor: evolutionary conservation and divergence of SnRK1 structure, regulation, and function[J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67: 6215−6252.

[5] Wang C, Zhang Z, Miao M. SNF1-related protein kinase (SnRK) 1 involved in the regulation of raffinose family oligosaccharide metabolism in cucumber (*Cucumis sativus* L.) calli[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2016, 35: 851−864.

[6] Yu W, Peng F, Wang W, et al. SnRK1 phosphorylation of SDH positively regulates sorbitol metabolism and promotes sugar accumulation in peach fruit[J]. Tree Physiology, 2021, 41(6): 1077−1086.

[7] 许兴, 杨涓, 郑国琦, 等. 盐胁迫对枸杞叶片糖代谢及相关酶活性的影响研究 [J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(2): 46−48.
Xu X, Yang J, Zheng G Q, et al. Study on the effects of salt stress on sugar metabolism and related enzyme activities in *Lycium barbarum* leaves[J]. Chinese Journal of Ecological Agriculture, 2006, 14(2): 46−48.

[8] 李娜, 张文玉, 孙纲, 等. 植物 *SnRK*2 基因家族的研究进展 [J]. 中国农学通报, 2023, 39(30): 108−113.
Li N, Zhang W Y, Sun G, et al. Advances in research on the plant *SnRK*2 gene family[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2023, 39(30): 108−113.

[9] Fujii H, Chinnusamy V, Rodrigues A, et al. In vitro reconstitution of an abscisic acid signalling pathway[J]. Nature, 2009, 462: 660−664.

[10] Song X, Ohtani M, Hori C, et al. Physical interaction between SnRK2 and PP2C is conserved in *Populus trichocarpa*[J]. Plant

Biotechnology, 2015, 32(4): 337−341.

[11] Zhu L, Li Y, Wang C, et al. The SnRK2.3-AREB1-TST1/2 cascade activated by cytosolic glucose regulates sugar accumulation across tonoplasts in apple and tomato[J]. Nature Plants, 2023, 9(6): 951−964.

[12] 刘涛, 王萍萍, 何红红, 等. 草莓 *SnRK*2 基因家族的鉴定与表达分析 [J]. 农业生物技术学报, 2019, 27(12): 2150−2163.
Liu T, Wang P P, He H H, et al. Identification and expression analysis of the strawberry *SnRK*2 gene family[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2019, 27(12): 2150−2163.

[13] Sanyal S K, Mahiwal S, Nambiar D M, et al. CBL-CIPK module-mediated phosphoregulation: facts and hypothesis[J]. Biochemical Journal, 2020, 477: 853−871.

[14] Batistic O, Kudla J. Integration and channeling of calcium signaling through the CBL calcium sensor/CIPK protein kinase network[J]. Planta, 2004, 219: 915−924.

[15] Albrecht V, Ritz O, Linder S, et al. The NAF domain defines a novel protein-protein interaction module conserved in Ca^{2+}-regulated kinases[J]. EMBO Journal, 2001, 20(5): 1051−1063.

[16] 王龙强, 米永伟, 蔺海明. 盐胁迫对枸杞属两种植物幼苗离子吸收和分配的影响 [J]. 草业学报, 2011, 20(4): 129−136.
Wang L Q, Mi Y W, Lin H M. Effects of salt stress on ion uptake and distribution in seedlings of two *Lycium* species[J]. Journal of Grassland Science, 2011, 20(4): 129−136.

[17] Yao L, Guo X, Su J, et al. ABA-CsABI5-CsCalS11 module upregulates callose deposition of citrus infected with *Candidatus liberibacter asiaticus*[J]. Horticulture Research, 2023, 11(2): uhad276.

[18] 马宗桓, 毛娟, 李文芳, 等. 葡萄 *SnRK*2 家族基因的鉴定与表达分析 [J]. 园艺学报, 2016, 43(10): 1891−1902.
Ma Z H, Mao J, Li W F, et al. Identification and expression analysis of grape *SnRK*2 family genes[J]. Horticultural Plant Journal, 2016, 43(10): 1891−1902.

[19] Donno D, Mellano M G, Gamba G, et al. Analytical strategies for fingerprinting of antioxidants, nutritional substances, and bioactive compounds in foodstuffs based on high performance liquid chromatography-mass spectrometry: an overview[J]. Foods, 2020, 9(12): 1734.

[20] Cao Y L, Li Y L, Fan Y F, et al. Wolfberry genomes and the evolution of *Lycium* (Solanaceae)[J]. Communications Biology, 2021, 4(1): 671.

[21] Zhang L F, Li W F, Han S Y, et al. cDNA cloning, genomic organization and expression analysis during somatic embryogenesis of the translationally controlled tumor protein (TCTP) gene from Japanese larch (*Larix leptolepis*)[J]. Gene, 2013, 529(1): 150−158.

[22] Yu C, Ke Y, Qin J, et al. Genome-wide identification of calcineurin B-like protein-interacting protein kinase gene family reveals members participating in abiotic stress in the ornamental woody plant *Lagerstroemia indica*[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 942217.

[23] Yang X, Xia X, Zeng Y, et al. Genome-wide identification of the peptide transporter family in rice and analysis of the PTR expression modulation in two near-isogenic lines with different nitrogen use efficiency[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20: 193.

[24] Figueroa P, Browse J. The arabidopsis *JAZ*2 promoter contains a G-Box and thymidine-rich module that are necessary and sufficient for jasmonate-dependent activation by MYC transcription factors and repression by JAZ proteins[J]. Plant Cell Physiology, 2012, 53(2): 330−343.

[25] Ndathe R, Dale R, Kato N. Dynamic modeling of ABA-dependent expression of the arabidopsis *RD* 29*A* gene[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 928718.

[26] Kolukisaoglu U, Weinl S, Blazevic D, et al. Calcium sensors and their interacting protein kinases: genomics of the arabidopsis and rice CBL-CIPK signaling networks[J]. Plant Physiology, 2004, 134(1): 43−58.

[27] Kobayashi Y, Yamamoto S, Minami H, et al. Differential activation of the rice sucrose nonfermenting1-related protein kinase2 family by hyperosmotic stress and abscisic acid[J]. The Plant Cell, 2004, 16(5): 1163−1177.

[28] 叶凡, 王婧蕾, 熊涛, 等. 茶树 *Kinesin* 基因家族的鉴定与表达的生物信息学分析 [J/OL]. 宁夏大学学报 (自然科学版), 2024, 1−12. [2025−01−01]. DOI: 10.20176/j.cnki.nxdz.000024.
Ye F, Wang J L, Xiong T, et al. Identification and bioinformatics analysis of expression of the *kinesin* gene family in tea tree[J/OL]. Journal of Ningxia University (Natural Science Edition), 2024, 1−12. [2025−01−01]. DOI: 10.20176/j.cnki.nxdz.000024.

（责任编辑 赵田芸
责任编委 张建国）