



李姗姗,黄宇雪,黄宁,等.甘蔗P型细胞周期蛋白基因家族的鉴定及 *ScCYCP3;1-1* 基因功能研究[J]. 南京农业大学学报,2026,49(4):833-844.

Li S S, Huang Y X, Hung N, et al. Identification of the sugarcane P-type cyclin gene family and functional study of the *ScCYCP3;1-1* gene[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2026, 49(4): 833-844.

甘蔗P型细胞周期蛋白基因家族的鉴定及 *ScCYCP3;1-1* 基因功能研究

李姗姗^{1,2}, 黄宇雪³, 黄宁³, 周定港⁴, 刘秦^{3*}, 凌辉^{3*}

(1.玉林师范学院生物与制药学院,广西 玉林 537000;2.玉林师范学院广西高校山地生物多样性保育重点实验室,广西 玉林 537000;3.玉林师范学院智慧农业学院广西特色园艺作物智慧农业重点实验室,广西 玉林 537000;4.湖南科技大学生命科学与健康学院经济作物遗传改良与综合利用湖南省重点实验室,湖南 湘潭 411100)

摘要: [目的]本研究旨在系统鉴定甘蔗P型细胞周期蛋白(CYCP)基因家族,并重点解析关键成员 *ScCYCP3;1-1* 在激素及黑穗病、花叶病等生物胁迫下的表达模式与功能,揭示其在甘蔗抗病调控网络中的潜在功能。[方法]在甘蔗基因组和转录组数据的基础上,通过生物信息学方法系统鉴定 *CYCP* 基因家族。对关键基因 *ScCYCP3;1-1* 进行基因克隆、RT-qPCR 表达分析和亚细胞定位,并构建其共表达调控网络。[结果]生物信息学分析结果显示,甘蔗 *CYCP* 基因家族包括 71 个 *CYCP* 基因,共线性分析揭示了 287 对共线基因对,表明片段复制是该基因家族扩张的主要驱动力;进化树分析显示, *ScCYCP* 可分为 4 个亚家族,同一亚家族内的成员具有相似的内含子/外显子模式和保守基序;蛋白质理化性质预测显示, *ScCYCP* 的蛋白长度为 211~356 aa,蛋白质相对分子质量为 $(22.55\sim38.52)\times10^3$,多数为不稳定的酸性蛋白,预测其主要定位于细胞核和细胞质;基因表达分析发现,亚家族 3 的成员在甘蔗苗期茎组织中表达水平较高,其表达受多种激素调控,在脱落酸(ABA)、乙烯(ETH)和赤霉素(GA)胁迫后下调,而在生长素(IAA)胁迫后上调。实时荧光定量 PCR 结果显示:亚家族 3 的一个典型基因 *ScCYCP3;1-1* 在蔗髓中的表达量最高;在生物胁迫下, *ScCYCP3;1-1* 的表达呈现显著的品种特异性响应:在感黑穗病品种中受病菌诱导而显著上调,但在抗病品种中则下调表达;在感高粱花叶病毒的感病品种中,其表达被显著抑制。共表达分析预测 *ScCYCP3;1-1* 与多个转录因子(NAC、MYB)及功能蛋白(CKRMPHR、DnaJ、PTF4)存在互作关系。通过在本氏烟草中进行的亚细胞定位试验,证实 *ScCYCP3;1-1* 蛋白主要定位于细胞核。[结论]本研究系统解析了甘蔗 *CYCP* 基因家族,并鉴定出 1 个关键基因 *ScCYCP3;1-1*。该基因不仅响应多种激素信号,而且在甘蔗响应黑穗病和花叶病毒胁迫时表现出显著的转录调控,且其表达模式与品种的抗病性紧密相关,揭示了 *CYCP* 在植物生物胁迫响应中的新功能,表明了 *ScCYCP3;1-1* 可能是连接细胞周期调控与植物免疫信号的潜在枢纽。

关键词: 细胞周期蛋白;甘蔗;生物信息学;胁迫响应;基因家族;功能分析

中图分类号:S566.1

文献标志码:A

文章编号:1000-2030(2026)04-0833-12

Identification of the sugarcane P-type cyclin gene family and functional study of the *ScCYCP3;1-1* gene

LI Shanshan^{1,2}, HUANG Yuxue³, HUANG Ning³, ZHOU Dinggang⁴, LIU Qin^{3*}, LING Hui^{3*}

(1.College of Biology & Pharmacy, Yulin Normal University, Yulin 537000, China; 2.Key Laboratory of Mountain Biodiversity Conservation, Education Department of Guangxi Zhuang Autonomous Region, Yulin Normal University, Yulin 537000, China; 3.Guangxi Key Laboratory of Smart Agriculture for Special Horticultural Crops, College of Smart Agriculture, Yulin Normal University, Yulin 537000, China; 4.Hunan Key Laboratory of Economic Crops Genetic Improvement and Integrated Utilization, School of Life and Health Sciences, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411100, China)

Abstract: [Objectives] This study aimed to systematically identify the P-type cyclin (CYCP) gene family in sugarcane (*Saccharum officinarum*) and to elucidate the expression patterns and functions of a key member, *ScCYCP3;1-1*, under hormonal and biotic stresses (smut and mosaic disease), thereby revealing its potential role in the disease-resistance regulatory network. [Methods] The *CYCP* gene

收稿日期:2025-07-31

基金项目:广西自然科学基金项目(2023GXNSFAA026467, 2022GXNSFBA035535, 2021GXNSFBA196046);湖南省自然科学基金项目(2024JJ5141);国家自然科学基金项目(32360647, 32260777)

作者简介:李姗姗,实验师。*通信作者:刘秦,副研究员,硕士,主要从事多组学联合挖掘作物优良性状关键基因的研究, E-mail: liuqin@ylu.edu.cn;凌辉,副教授,硕士,主要从事植物功能基因组学、抗性基因功能鉴定与分子育种的研究, E-mail: linghui@163.com。

family was systematically identified from sugarcane genomic and transcriptomic data using bioinformatic approaches. For the key gene *ScCYCP3 ;1-1*, gene cloning, RT-qPCR expression analysis, and subcellular localization were performed, and its co-expression regulatory network was constructed. [Results] Bioinformatic analysis identified 71 *CYCP* gene family members in sugarcane. Collinearity analysis revealed 287 syntenic gene pairs, indicating that segmental duplication was the primary driver of this gene family's expansion. Phylogenetic analysis classified the *ScCYCP* into four subfamilies, with members within the same subfamily sharing similar intron-exon structures and conserved motifs. Physicochemical property prediction showed that *ScCYCP* proteins range from 211 to 356 aa in length, with molecular weights between $(22.55 - 38.52) \times 10^3$. Most were unstable acidic proteins predicted to localize to the nucleus and cytoplasm. Gene expression analysis revealed that members of subfamily 3 exhibited higher expression levels in sugarcane seedling stems. Their expression was regulated by multiple hormones, being downregulated under abscisic acid (ABA), ethylene (ETH), and gibberellin (GA) stresses, but upregulated by indole-3-acetic acid (IAA). RT-qPCR results showed that the *ScCYCP3 ;1-1* gene had the highest expression in the pith. Critically, under biotic stress, *ScCYCP3 ;1-1* displayed a significant variety-specific response; it was significantly upregulated by pathogen induction in smut-susceptible varieties but downregulated in resistant ones. Its expression was significantly suppressed in susceptible varieties infected with Sorghum mosaic virus. Co-expression analysis suggested that *ScCYCP3 ;1-1* was functionally associated with several transcription factors (NAC, MYB) and other functional proteins (CKRMPHR, DnaJ, PTF4). Subcellular localization experiments in *Nicotiana benthamiana* confirmed that the *ScCYCP3 ;1-1* protein was predominantly localized in the nucleus. [Conclusions] This study provided systematic analysis of the *CYCP* gene family in sugarcane and identified a key gene, *ScCYCP3 ;1-1*. This gene not only responded to multiple hormonal signals, but also exhibited significant transcriptional regulation in response to smut and mosaic virus stresses. Its expression pattern was closely linked to the host's susceptibility to smut disease. These findings unveil a novel function for P-type cyclins in plant biotic stress responses, suggesting that *ScCYCP3 ;1-1* might act as a potential hub linking cell cycle regulation with plant immune signaling. It therefore represents a promising candidate gene for the molecular breeding of disease-resistant sugarcane.

Keywords: cyclin; sugarcane; bioinformatics; stress response; gene family; functional analysis

细胞周期是生物体生长发育过程中最基本和关键的生命活动之一。在植物生长发育过程中,细胞周期的精确调控对于维持正常的细胞分裂、分化和器官形成至关重要^[1]。细胞周期蛋白(cyclin)和细胞周期依赖性蛋白激酶共同调控细胞周期的正常运行^[2]。细胞周期蛋白的调控不仅影响细胞分裂,而且在植物生长发育^[3-4]、抗逆^[5]和病害防御^[6]等方面发挥重要作用。根据不同的序列特征和功能,在拟南芥中细胞周期蛋白被分为A、B、C、D、H、L、T、U、SDS^[7]和P型亚族^[8]。P型细胞周期蛋白(P-type cyclin, CYCP)与酵母中参与磷酸盐信号传导的PHO80细胞周期蛋白具有同源性,在细胞分裂、细胞分化和细胞营养状况方面起作用^[8],是否在生物胁迫中起作用仍未可知。近年来,随着基因组测序技术的发展, *CYCP* 基因家族已在拟南芥^[8]、水稻^[9]和油菜^[10]中完成鉴定,但在甘蔗中还没有 *CYCP* 基因家族的相关报道。随着甘蔗基因组测序的完成和转录组数据的积累^[11],在全基因组水平上研究甘蔗 *CYCP* 基因家族成为可能。

甘蔗作为世界上最重要的糖料和乙醇生产作物之一,也是我国第一大糖料作物,是云南、广西等甘蔗优势区域经济发展的重要支柱和农民创收的主要经济来源之一^[12]。目前,甘蔗生产面临着多种病害,如黑穗病^[13]、花叶病^[14]等,这些病害严重影响甘蔗的产量和品质,造成巨大的经济损失。因此,深入研究甘蔗中与生长发育和抗病相关的基因具有重要意义。本课题组前期研究发现,受甘蔗黑穗病菌(*Sporisorium scitamineum*)^[15]及高粱花叶病毒(Sorghum mosaic virus, SrMV)^[16]胁迫的转录组中参与细胞生长、细胞分裂生物学进程的基因表现出显著的富集现象。因此,细胞周期调控可能参与甘蔗的病害响应过程。为深入探究CYCP是否参与甘蔗对病害的响应,本研究采用生物信息学方法对甘蔗 *CYCP* 基因家族进行基因结构、进化关系及表达模式等方面的分析。同时,克隆其中关键成员 *ScCYCP3 ;1-1* 基因并通过RT-qPCR、亚细胞定位和相关性分析进行功能研究,以期深入揭示甘蔗 *CYCP* 基因家族的功能和调控机制奠定基础,为培育抗病甘蔗品种提供新的基因资源。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理方法

甘蔗品种及黑穗病冬孢子材料均取自福建农林大学农业农村部福建甘蔗生物学与遗传育种重点实验室实验基地。参考潘洁明等^[17]对甘蔗组织材料的处理方法,对蔗皮、叶、芽、蔗髓分别取样;参考Ling等^[18]使用黑穗病冬孢子悬浮液接种甘蔗的方法,对接种黑穗病菌0 dpi(day post incubation)和5 dpi的感

黑穗病品种‘XTT22’‘YC71-374’以及抗黑穗病品种‘NCo376’分别取样;参考 Ling 等^[19]甘蔗接种花叶病毒的方法,对未接种高粱花叶病毒和接种高粱花叶病毒的‘XTT22’进行取样。样品保存于-80℃冰箱备用。

1.2 甘蔗 *CYCP* 基因家族的鉴定及共线性分析

为了鉴定‘XTT22’中的 *CYCP* 基因家族,以拟南芥^[8]和水稻^[20]中的 *CYCP* 基因家族成员为参考序列,通过 Tbttools^[21]中的“Quick Gene Family identification”工具检索‘XTT22’中的 *CYCP* 基因家族成员,同时使用 Web CD-Search Tool 在线工具 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 对检索的序列进行保守结构域分析,去除不包含 Cyclin 结构域及 Cyclin 结构域不完整的基因。通过 Tbttools 中的“One Step MCScanX”工具进行共线性分析,并使用 Tbttools 中的 Advanced Circle 模块展示 *CYCP* 基因家族成员在‘XTT22’基因组内的共线性。

1.3 甘蔗 *CYCP* 基因家族在转录组中的表达分析

从 ScDB (Saccharum Genome database) 数据库^[11]中提取 *ScCYCP* 基因在‘XTT22’幼苗茎部于植物激素胁迫 24、48 和 96 h 以及未受激素胁迫的相应时间点的表达量 (FPKM),并以热图形式呈现。植物激素包括脱落酸 (ABA)、乙烯 (ETH)、赤霉素 (GA) 和生长素 (IAA)。

1.4 甘蔗 *CYCP* 基因家族的生物信息学分析

利用在线工具 ProtParam tool (<https://web.expasy.org/protparam/>)、DeepLoc-2.0 (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/DeepLoc-2.0/>)、SMART (http://smart.embl-heidelberg.de/smart/set_mode.cgi NORMAL=1)、PlantCare (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 分别预测分析甘蔗 *CYCP* 基因家族成员的一级结构、亚细胞定位、保守结构域和顺式作用元件。

1.5 甘蔗 *ScCYCP3;1-1* 基因克隆及其编码蛋白的三级结构分析

使用 TRIzol 法提取甘蔗‘XTT22’整株组培苗的总 RNA,随后使用 DNase I 消除 RNA 样品中所留存的基因组 DNA,用 TaKaRa 公司的 PrimeScript 1st Strand cDNA Synthesis Kit 反转录试剂盒合成 cDNA,作为 RT-PCR 的模板。以甘蔗‘XTT22’的 cDNA 为模板,使用上海生工生物工程有限公司合成的特异性引物 *ScCYCP3;1-1-F/R* (引物序列见表 1),通过 *Ex Taq* 酶 (TaKaRa) 进行 PCR 扩增。PCR 扩增程序:94℃ 4 min;94℃ 30 s,55℃ 30 s,72℃ 1 min 30 s,35 个循环;72℃ 10 min。PCR 目的片段经纯化后进行 TA 克隆并将阳性克隆送测序。利用在线工具 alphafold (<https://alphafold.com/>) 进行蛋白的三级结构建模。

表 1 本研究中所用引物

Table 1 Primers used in this study

引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequences(5'→3')
<i>ScCYCP3;1-1-F/R</i>	GATGCTTTCTCCCCAGACAC/CAAACTATCTGTGCATCAGA
YFP- <i>ScCYCP3;1-1-F/R</i>	CGAACGATACTCGAGGTCGACATGACAATGGAGTCACCTACAAC/ GCTCACCATACTAGTGGATCCCCAGCTACAACCTTGGACAGC
q- <i>ScCYCP3;1-1-F/R</i>	AGTGTGTGTTGCTGCCAA/TTGGCTGCTTGGACCTGAAT
CUL-F/R	TGCTGAATGTGTTGAGCAGC/TTGTCGCGCTCCAAGTAGTC
CAC-F/R	ACAACGTCAGGCAAAGCAAA/AGATCAACTCCACCTCTGCG

1.6 甘蔗 *ScCYCP3;1-1* 基因的 RT-qPCR 表达分析

采用 TRIzol 法提取甘蔗样品的总 RNA,按照 PrimeScript RT Reagent Kit (Perfect Real Time) (TaKaRa) 使用说明合成第 1 链 cDNA。以 q-*ScCYCP3-F/R* 为定量引物,以 *CAC* 和 *CUL* 作为内参基因,利用 SYBR Green 染料法^[22],定量检测 *ScCYCP3;1-1* 在各组织以及在甘蔗黑穗病菌和高粱花叶病毒胁迫下的基因表达模式。利用 ChamQ SYBR qPCR Master Mix (南京诺唯赞) 所提供的说明书配制 RT-qPCR 的反应体系。实时定量 PCR 扩增程序:95℃ 5 min;95℃ 10 s,60℃ 30 s,40 个循环。扩增结束后,增加熔解曲线分析。反应时分别设置 3 次生物学重复和 3 次技术重复,以无菌水作为对照。扩增结束后,从 ABI Quantstudio 6 PCR system 软件导出定量数据,采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ ^[23] 算法计算 *ScCYCP3;1-1* 的相对表达量,并在 SPSS 22 软件中进行差异显著性分析。

1.7 甘蔗 *ScCYCP3* 蛋白的亚细胞定位分析

以 pMD20-T-*ScCYCP3;1-1* 质粒为模板,以 YFP-*ScCYCP3;1-1-F/R* 为引物,使用高保真酶 TransStart[®] FastPfu DNA Polymerase (全式金) 进行 PCR 扩增,获得基因编码区后进行胶回收及纯化。使用同源重组试

试剂盒 ClonExpress II One Step Cloning Kit(南京诺唯赞)构建重组质粒 pCambia2300-35S-*ScCYCP3*; *1-1-eYFP*。参考黄宇等^[24]的方法,将重组质粒和对照空载质粒 pCambia2300-35S-eYFP 分别转入农杆菌 GV3101 菌株中,并注射烟草叶片表皮细胞,在激光共聚焦显微镜下观察荧光定位情况。

1.8 甘蔗 *ScCYCP3*; *1-1* 基因共表达网络构建及分析

根据 Ling 等^[18]报道的甘蔗-黑穗病菌表达谱定制芯片数据和甘蔗-高粱花叶病毒表达谱定制芯片(未发表),使用 TBtools 中的“Table Row Extract or Filter”工具提取甘蔗 *ScCYCP3*; *1-1* 的共表达网络,并使用热图工具展示共表达网络中基因的表达量。

2 结果与分析

2.1 甘蔗 *CYCP* 基因家族的鉴定及共线性分析

以拟南芥和水稻的 *CYCP* 基因家族成员作为探针共鉴定出甘蔗中的 71 个 *CYCP* 基因。进化树分析(图 1-A)显示,甘蔗 *CYCP* 基因家族可分为 4 个亚家族,其中 Class 1 包含 12 个基因,Class 2 包含 11 个基因,Class 3 包含 9 个基因,Class 4 包含 39 个基因。相对于拟南芥 *CYCP*,甘蔗 *CYCP* 与水稻 *CYCP* 在进化树分枝中距离更近,因此参考水稻 *CYCP* 成员名称对甘蔗 *CYCP* 成员进行命名。

根据基因位置信息分析,除了 *ScCYCP4*; *2-4* 位于未组装到染色体的重叠群(contig)之外,*ScCYCP* 基因家族成员分布于 40 条染色体(图 1-B)。对甘蔗 *ScCYCP* 基因家族的潜在进化机制以及复制事件进行分析,甘蔗 *CYCP* 基因家族成员间共有 287 对共线基因对,其中只有 2 对串联重复基因(*ScCYCP4*; *2-5* 和 *ScCYCP4*; *2-7*, *ScCYCP1*; *1-8* 和 *ScCYCP1*; *1-7*) (图 1-B),推测串联复制并非甘蔗 *CYCP* 基因家族扩张的主要方式,而片段复制是甘蔗 *ScCYCP* 基因家族扩张的方式之一。

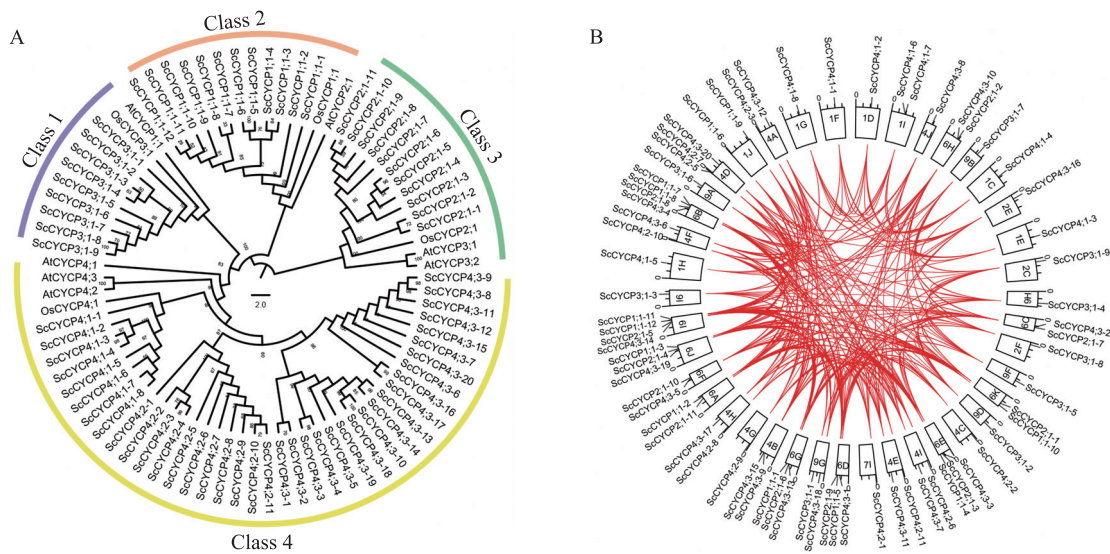


图 1 甘蔗 *CYCP* 基因家族的鉴定及共线性分析

Fig. 1 Identification and collinearity analysis of the sugarcane *CYCP* gene family

A. CYCP 蛋白序列的系统发育树; B. 甘蔗 *CYCP* 基因间的共线性分析(红色的线条为具有共线性关系的 *CYCP* 基因对)。

A. Phylogenetic tree of CYCP protein sequences; B. Collinearity analysis of *CYCP* gene family in sugarcane (red lines indicate pairs of *CYCP* genes with collinearity).

2.2 甘蔗 *CYCP* 家族成员 motif 和基因结构分析

使用 MEME 在线分析网站对 71 个甘蔗 *CYCP* 基因家族成员进行分析。Class 1 中的 *CYCP* 均含有 motif 1—motif 4 和 motif 6; Class 2 中的 *CYCP* 均含有 motif 1—motif 4; Class 3 中的 *CYCP* 均含有 motif 1—motif 6; Class 4 中的 *CYCP* 均含有 motif 1、motif 2 和 motif 4(图 1-C)。甘蔗 *CYCP* 基因家族成员结构分析表明, *CYCP* 全部包含 cyclin 结构域的编码区。Class 1 和 Class 4 中所有 *CYCP* 只有 1 个内含子结构, Class 2 中 *ScCYCP2*; *1*(1~6, 8~11) 不含内含子结构, Class 3 中 *ScCYCP3*; *1*(1~7) 含 2 个内含子结构, *ScCYCP3*; *1*(8 和 9) 含 3 个内含子结构(图 2)。以上结果表明, 同一 Class 的 *CYCP* 蛋白具有相似的保守基序, 同一 Class 的 *CYCP* 基因具有相似的内含子/外显子模式(图 2)。

2.3 甘蔗 *CYCP* 基因家族在转录组中的表达分析

基于公共数据库的转录组数据分析表明,在‘XTT22’苗期茎对照组和受植物激素(ABA、ETH、GA 和 IAA)胁迫处理组中,*ScCYCP* 基因家族不同 Class 的 *CYCP* 基因具有不同的表达模式,除 Class 4 外,同一 Class 中 *CYCP* 基因的表达模式基本一致。除 *ScCYCP1;1-3* 和 *ScCYCP1;1-4* 外,Class 1 中 *CYCP* 基因在受 ABA 胁迫 96 h 时的表达量相对于 CK 96 h 上调表达,在其他植物激素胁迫下表达量相对于对照组变化不大,Class 2 中所有 *CYCP* 基因及 Class 4 中 *ScCYCP4;3*(2~5、10、13、14、18) 基因在所有样品中表达值均小于 1。Class 3 的 *CYCP* 基因表达值高于其他 Class 中的 *CYCP* 基因,在受 ABA、ETH 和 GA 胁迫后 24、48 和 96 h 表达量相对于对照组均下调,受 IAA 胁迫处理后 24 和 48 h 表达量相对于对照组上调表达(图 3)。

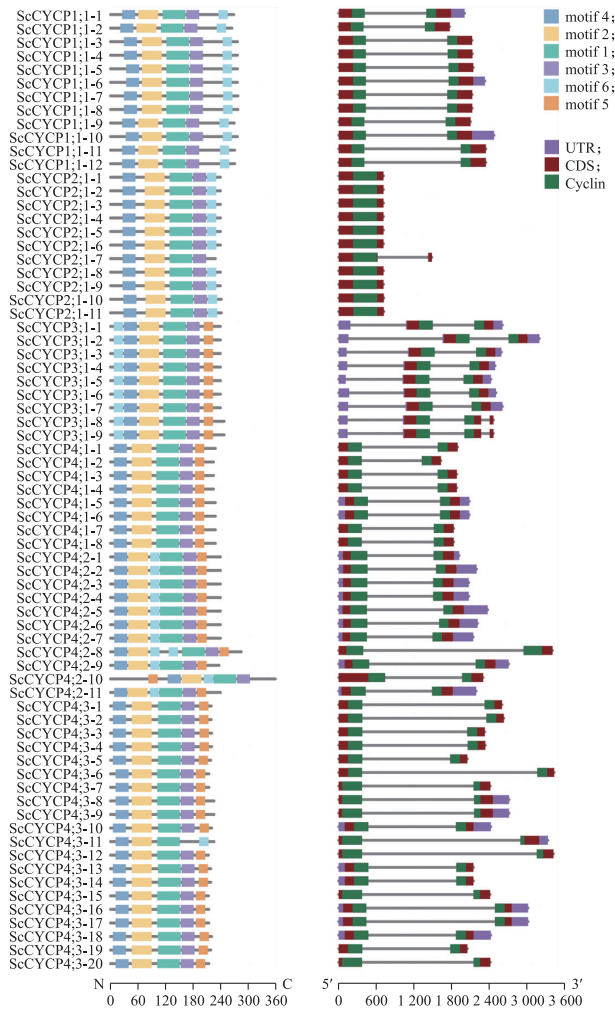


图2 甘蔗 *CYCP* 家族成员 motif 和基因结构分析

Fig. 2 Analysis of motifs and gene structure in members of the sugarcane *CYCP* family

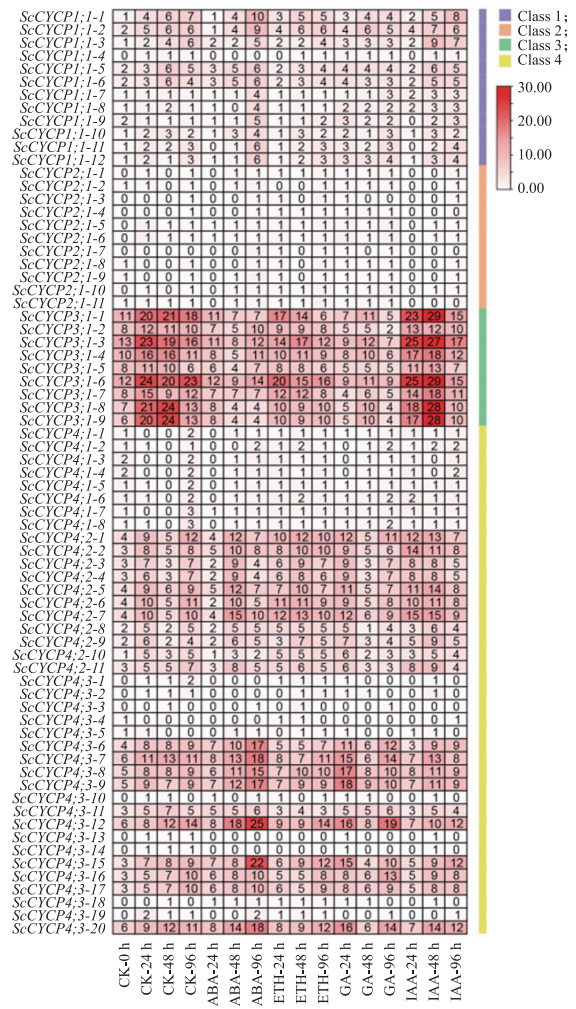


图3 ABA、ETH、GA 和 IAA 胁迫下 *CYCP* 基因的表达量

Fig. 3 Expression levels of *CYCP* genes under ABA, ETH, GA and IAA stress

2.4 甘蔗 *CYCP* 基因家族的一级结构及亚细胞定位预测分析

蛋白质一级结构预测结果(表 2)显示,在甘蔗 *CYCP* 基因家族的 71 个成员中,甘蔗 *CYCP* 蛋白序列平均长度为 238 aa,其中 *ScCYCP4;2-10* 蛋白序列最长,为 356 aa,*ScCYCP4;3-12* 和 *ScCYCP4;3-15* 蛋白序列最短,为 211 aa;*CYCP* 蛋白的平均相对分子质量为 25.86×10^3 ,*ScCYCP4;2-10* 蛋白相对分子质量最大为 38.52×10^3 ,*ScCYCP4;3-16* 和 *ScCYCP4;3-17* 的蛋白相对分子质量最小,为 22.55×10^3 ;71 个 *ScCYCP* 蛋白的平均等电点为 6.04,其中有 63 个蛋白的等电点小于 7,说明该 63 个蛋白为酸性蛋白,其他 8 个为碱性蛋白;*ScCYCP* 蛋白不稳定指数为 30.61~59.13,不稳定指数大于 40 的有 51 个,说明大部分蛋白为不稳定蛋白;*ScCYCP* 蛋白脂溶指数为 80.95~102.27,平均亲水性为 $-0.335 \sim 0.386$,其中 42 个蛋白表现为亲水性,29 个蛋白表现为疏水性;*ScCYCP* 蛋白中,只有 *ScCYCP4;2-8* 亚细胞定位不在细胞核而是在细胞质,其他 70 个蛋白亚细胞定位预测均在细胞核,有 51 个蛋白的亚细胞定位在细胞核和细胞质。

表 2 甘蔗 CYCP 蛋白的一级结构及亚细胞定位预测

Table 2 Prediction of the primary structure and subcellular localization of sugarcane CYCP protein

基因编号 Gene ID	氨基酸长度/aa Length of amino acids	相对分子质量 Relative molecular mass	等电点 pI	不稳定指数 Instability index	蛋白脂溶指数 Aliphatic index	平均亲水性 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Predicted location
ScCYCP1;1-1	266	28 905.06	6.87	47.39	84.81	-0.246	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-2	262	28 562.66	6.87	46.96	84.24	-0.277	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-3	274	29 604.72	7.95	44.87	80.99	-0.316	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-4	274	29 648.78	7.95	43.97	81.31	-0.317	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-5	274	29 565.68	6.60	44.98	82.74	-0.280	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-6	274	29 565.68	6.60	44.98	82.74	-0.280	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-7	275	29 698.79	7.23	46.61	81.02	-0.335	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-8	275	29 698.79	7.23	46.61	81.02	-0.335	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-9	267	28 927.99	6.87	48.35	82.70	-0.306	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-10	274	29 506.57	6.46	51.89	80.95	-0.310	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-11	268	29 015.07	6.87	48.92	82.39	-0.307	Cyto Nuc
ScCYCP1;1-12	268	29 015.07	6.87	48.92	82.39	-0.307	Cyto Nuc
ScCYCP2;1-1	237	25 903.33	6.66	44.54	90.72	-0.055	Cyto Nuc
ScCYCP2;1-2	237	25 903.33	6.66	44.54	90.72	-0.055	Cyto Nuc
ScCYCP2;1-3	237	25 774.12	6.39	45.77	90.72	-0.054	Nuc
ScCYCP2;1-4	237	25 760.09	6.39	45.42	90.30	-0.064	Nuc
ScCYCP2;1-5	237	25 773.18	7.06	45.42	90.72	-0.056	Nuc
ScCYCP2;1-6	237	25 773.18	7.06	45.42	90.72	-0.056	Nuc
ScCYCP2;1-7	226	24 389.56	5.98	44.59	92.12	0.040	Cyto Nuc
ScCYCP2;1-8	237	25 834.22	6.39	44.73	90.72	-0.039	Nuc
ScCYCP2;1-9	237	25 834.22	6.39	44.73	90.72	-0.039	Nuc
ScCYCP2;1-10	239	26 050.41	6.17	46.05	89.96	-0.057	Nuc
ScCYCP2;1-11	239	26 050.41	6.17	46.05	89.96	-0.057	Nuc
ScCYCP3;1-1	237	26 921.04	5.60	33.02	97.89	-0.047	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-2	237	26 891.01	5.60	32.35	98.31	-0.037	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-3	237	26 905.04	5.61	33.02	98.31	-0.037	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-4	237	26 891.01	5.61	31.17	97.89	-0.038	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-5	237	26 892.98	5.60	31.99	97.09	-0.057	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-6	237	26 906.13	5.99	31.18	98.31	-0.024	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-7	237	26 920.09	5.99	30.61	97.89	-0.049	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-8	245	27 888.21	5.46	32.76	98.29	-0.015	Cyto Nuc
ScCYCP3;1-9	245	27 888.21	5.46	32.76	98.29	-0.015	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-1	226	24 117.47	6.04	42.65	93.45	0.265	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-2	222	23 630.01	5.63	39.44	95.54	0.339	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-3	222	23 615.98	5.64	39.78	94.68	0.328	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-4	222	23 615.98	5.64	39.78	94.68	0.328	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-5	226	24 103.44	6.04	41.90	93.01	0.256	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-6	226	24 103.44	6.04	41.90	93.01	0.256	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-7	226	24 103.44	6.04	41.90	93.01	0.256	Cyto Nuc
ScCYCP4;1-8	226	24 103.44	6.04	41.90	93.01	0.256	Cyto Nuc
ScCYCP4;2-1	237	25 893.45	6.14	39.73	87.72	-0.097	Nuc
ScCYCP4;2-2	237	25 854.46	6.45	39.02	88.14	-0.081	Nuc
ScCYCP4;2-3	237	25 925.51	6.14	39.00	86.50	-0.116	Nuc
ScCYCP4;2-4	237	25 925.51	6.14	39.00	86.50	-0.116	Nuc
ScCYCP4;2-5	237	25 873.47	6.14	41.63	87.72	-0.100	Nuc
ScCYCP4;2-6	237	25 820.40	5.99	39.19	89.37	-0.061	Nuc
ScCYCP4;2-7	237	25 804.40	5.99	39.19	89.79	-0.050	Nuc
ScCYCP4;2-8	282	30 836.31	6.37	44.76	95.14	-0.035	Cyto
ScCYCP4;2-9	234	25 515.15	6.31	35.26	90.09	-0.043	Nuc
ScCYCP4;2-10	356	38 517.80	7.83	52.41	86.04	-0.140	Cyto Nuc
ScCYCP4;2-11	237	25 773.35	6.36	34.13	88.99	-0.058	Nuc
ScCYCP4;3-1	217	23 188.41	5.08	46.28	94.98	0.207	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-2	217	23 188.41	5.08	46.28	94.98	0.207	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-3	218	23 315.55	5.08	46.82	94.54	0.197	Cyto Nuc

续表 2 Table 2 continued

基因编号 Gene ID	氨基酸长度/aa Length of amino acids	相对分子质量 Relative molecular mass	等电点 pI	不稳定指数 Instability index	蛋白脂溶指数 Aliphatic index	平均亲水性 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Predicted location
ScCYCP4;3-4	218	23 354.59	5.20	45.25	94.08	0.187	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-5	216	23 151.34	4.98	45.10	96.34	0.215	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-6	212	22 606.93	4.64	48.99	101.42	0.373	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-7	212	22 681.07	4.64	48.99	101.37	0.386	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-8	223	24 291.24	5.58	49.27	97.22	0.258	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-9	223	24 291.24	5.58	49.27	97.22	0.258	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-10	218	23 321.55	4.98	46.48	97.20	0.170	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-11	223	24 258.56	10.92	59.13	96.37	0.075	Nuc
ScCYCP4;3-12	211	22 625.99	4.64	50.08	100.90	0.367	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-13	216	23 203.42	4.98	46.89	95.42	0.184	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-14	216	23 203.42	4.98	46.89	95.42	0.184	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-15	211	22 751.21	4.74	48.63	102.27	0.372	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-16	212	22 552.90	4.69	46.91	99.58	0.378	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-17	212	22 552.90	4.69	46.91	99.58	0.378	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-18	218	23 321.55	4.98	46.48	97.20	0.170	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-19	216	23 314.65	5.10	50.80	99.03	0.225	Cyto Nuc
ScCYCP4;3-20	212	22 681.07	4.64	48.99	101.37	0.386	Cyto Nuc

Note: Cyto: Cytoplasm; Nuc: Nucleus.

2.5 甘蔗 *CYCP* 基因家族成员顺式作用元件分析

为进一步探究甘蔗 *CYCP* 基因家族功能,系统分析了各基因成员起始密码子上游 2 000 bp 区域的顺式作用元件组成与分类。甘蔗 *CYCP* 基因家族的启动子顺式作用元件分析结果(图 4)显示,启动子区共含有 17 种应答响应元件,分为 4 种类型:激素响应元件、逆境响应元件、光响应元件和生长发育调节元件。Class 1 中 *CYCP* 基因启动子中包含数目最多的是光响应元件(193 个),其次是茉莉酸甲酯响应元件(106 个)和脱落酸响应元件(105 个);Class 2 中 *CYCP* 基因启动子中包含数目最多的是光响应元件(107 个),其次是茉莉酸甲酯响应元件(68 个)、脱落酸响应元件(51 个)和干旱响应元件(39 个);Class 3 中 *CYCP* 基因启动子中包含数目最多的是光响应元件(52 个),其次是茉莉酸甲酯响应元件(40 个)、赤霉素响应元件(32 个)和无氧诱导响应元件(21 个);Class 4 中 *CYCP* 基因启动子中包含数目最多的是光响应元件(314 个),其次是脱落酸响应元件(170 个)和茉莉酸甲酯响应元件(146 个)。

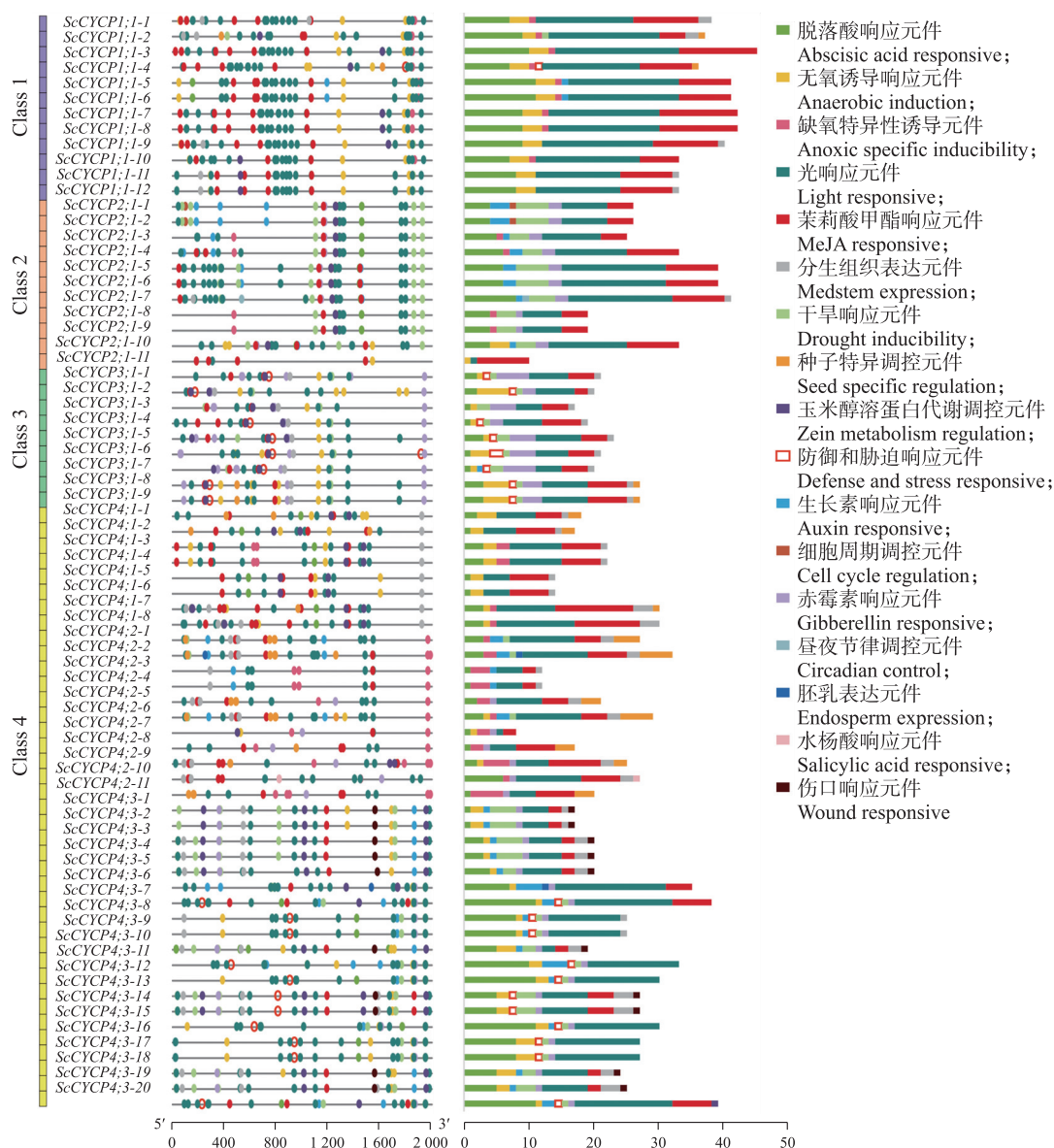
根据顺式作用元件分析结果可知:Class 1 *CYCP* 的启动子除 *ScCYCP1 ;1-4* 外均不包含防御和胁迫响应元件;Class 2 *CYCP* 的启动子均不包含防御和胁迫响应元件;Class 3 中的 *CYCP* 除 *ScCYCP3 ;1-3* 的启动子外,都包含防御和胁迫响应元件;39 个 Class 4 *CYCP* 中有 28 个不包含防御和胁迫响应元件。推测 Class 3 中的 *CYCP* 基因在胁迫响应方面发挥着一定的功能。

2.6 *ScCYCP3 ;1-1* 基因克隆及其编码蛋白的三级结构分析

Class 3 中 9 个 *ScCYCP* 成员与来源于花叶病毒胁迫的甘蔗转录组 unigene T3_Unigene_BMK.2833 在核酸序列上的相似性为 93.4%~100%(图 5-A)。为了进一步研究 Class 3 中 *CYCP* 在生物胁迫响应方面的功能,以 *ScCYCP3 ;1-1-F/R* 为引物,在甘蔗‘XTT22’中进行基因克隆,获得的 cDNA 序列和‘XTT22’基因组中 *CYCP3 ;1-1* 的 CDS 序列相似性为 100%,因此将克隆到的基因命名为 *ScCYCP3 ;1-1*(图 5-B)。通过 alphafold (<https://alphafold.com/>)对甘蔗 *ScCYCP3 ;1-1* 蛋白进行三级结构建模,结果发现 *ScCYCP3 ;1-1* 蛋白的三级结构主要包括 α -螺旋和无规则卷曲(图 5-C)。

2.7 *ScCYCP3 ;1-1* 基因的实时荧光定量 PCR 分析

ScCYCP3 ;1-1 基因在芽中的表达量最低,蔗髓的表达量最高,为芽的 2.19 倍,其次为叶和蔗皮,表达量分别是芽的 1.6 和 1.3 倍(图 6-A),因此推测 *ScCYCP3 ;1-1* 可能参与调控蔗髓组织的次生发育过程。受黑穗病菌胁迫后,*ScCYCP3 ;1-1* 在甘蔗感黑穗病品种‘XTT22’和‘YC71-374’中均表现为显著上调表达,表达量分别是对照组的 2.6 和 1.5 倍;而抗甘蔗黑穗病品种‘NCo376’受黑穗病菌胁迫处理后,*ScCYCP3 ;1-1* 基因为下调表达,为对照组的 0.75 倍(图 6-B)。受高粱花叶病毒胁迫后,*ScCYCP3 ;1-1* 在感花叶病品种‘XTT22’中显著下调表达,为对照组的 0.6 倍(图 6-C)。

图 4 甘蔗 *ScCYCP* 基因顺式元件分析Fig. 4 *Cis*-elements analysis of *ScCYCP* in sugarcane

左边表示顺式元件的位置分布;右边表示顺式元件的数量。

The left side indicates the distribution of *cis*-elements; the right side indicates the number of *cis*-elements.

2.8 *ScCYCP3;1-1* 蛋白的亚细胞定位分析

从图 7 可知:注射空载 35S::YFP 的本氏烟草叶片中,黄色荧光分布在整个细胞中;注射 35S::*ScCYCP3;1-1*::YFP 的本氏烟草叶片中,黄色荧光在细胞中呈现明显的圆形结构,定位于细胞核中,与生物信息学分析结果高度一致。

2.9 甘蔗 *ScCYCP3;1-1* 基因共表达网络构建及分析

共表达网络分析表明,*ScCYCP3;1-1* 与细胞分裂素核苷 5'-单磷酸磷酸核糖水解酶(*CKRMPHR*)、分子伴侣蛋白(*DnaJ*)、转录因子 *NAC*、*PTF4* 和 *MYB* 存在共表达,同时 *MYB* 与已报道的 *SsPele1* 存在共表达(图 8-A)。在甘蔗-黑穗病菌表达谱定制芯片中,受黑穗病菌胁迫后共表达网络基因中除 *MYB* 和 *CKRMPHR* 下调表达外,其他基因均上调表达(图 8-B)。在甘蔗-高粱花叶病毒表达谱定制芯片(未发表)中,*ScCYCP3;1-1* 与 *CKRMPHR* 也存在共表达关系,受高粱花叶病毒胁迫后,*CKRMPHR* 在感病品种‘FN15’和‘XTT22’中下调表达,在抗病品种‘FN39’和‘YZ01-1413’中表达量变化不大。研究表明,*CKRMPHR*^[25] 和 *DnaJ*^[26] 在细胞周期的不同阶段起着重要的调控作用。甘蔗黑穗病菌效应蛋白 *SsPele1* 能够介导植物免疫通路,在甘蔗与黑穗病菌互作过程中起到重要作用^[18]。

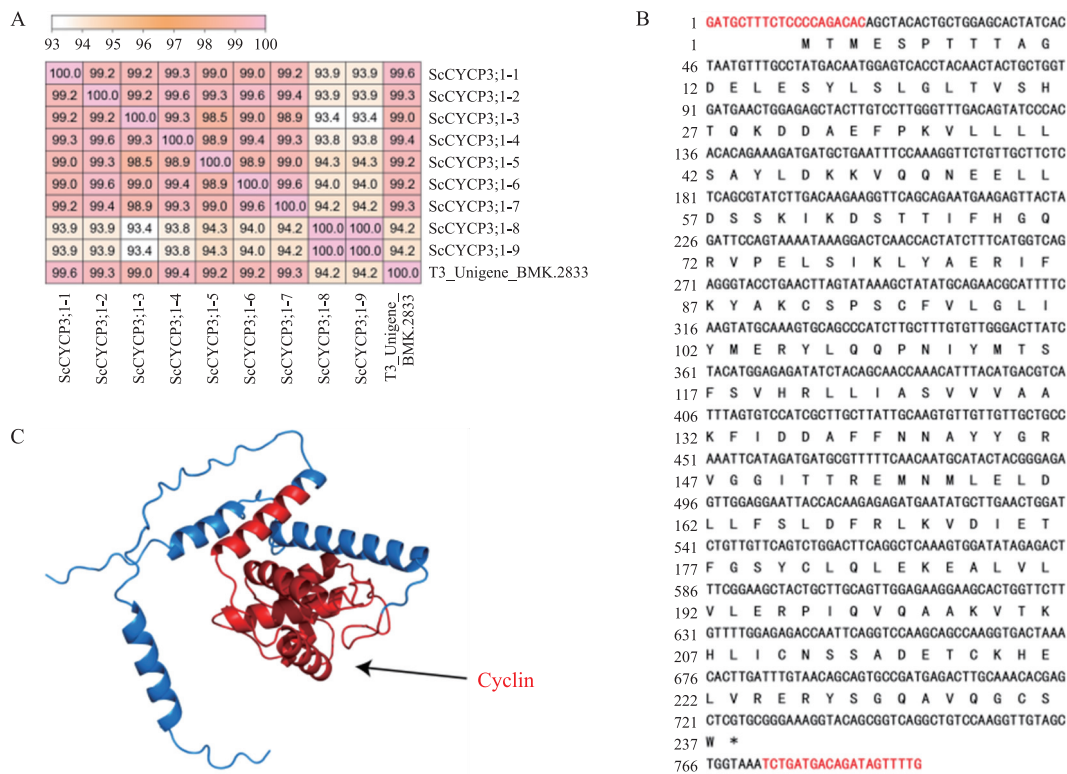


图 5 *CYCP3* 核酸序列与三级结构分析

Fig. 5 Analysis of the nucleic acid sequence and tertiary structure of *CYCP3*

A. 基因组及转录组中 *CYCP3* 核酸序列间相似性;B. *ScCYCP3 ;1-1* 核酸序列及其编码的氨基酸序列,红色为克隆引物所在区域;C. *ScCYCP3 ;1-1* 蛋白三级结构。

A. Similarity between *CYCP3* nucleic acid sequences in the genome data and transcriptomic data;B. *ScCYCP3 ;1-1* nucleic acid sequence and its encoded amino acid sequence, and primer binding regions utilized for molecular cloning are demarcated in red;C. Tertiary structure of *ScCYCP3 ;1-1* protein.

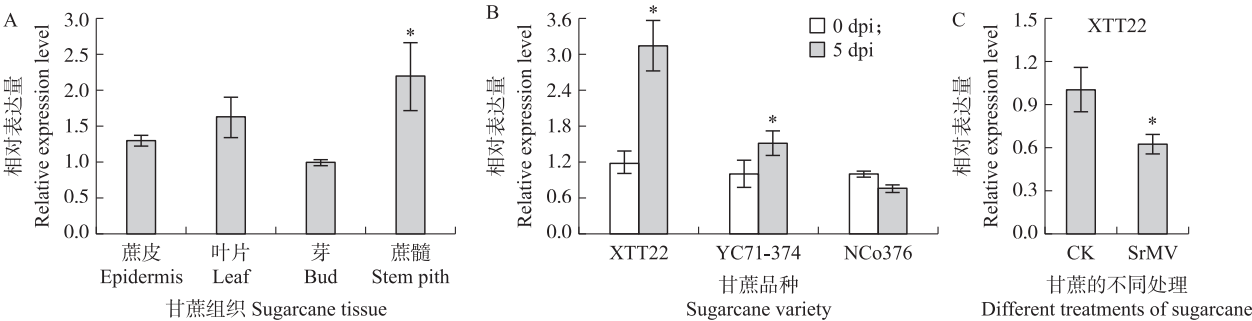


图 6 *ScCYCP3 ;1-1* 基因表达模式分析

Fig. 6 Expression pattern analysis of *ScCYCP3 ;1-1* gene

A. *ScCYCP3 ;1-1* 在不同甘蔗组织的表达;B. 甘蔗 *ScCYCP3 ;1-1* 在黑穗病菌胁迫下的表达;C. 甘蔗 *ScCYCP3 ;1-1* 在高粱花叶病毒胁迫下的表达。

A. Expression of *ScCYCP3 ;1-1* in different sugarcane tissues;B. Expression of *ScCYCP3 ;1-1* in sugarcane under *Sporisorium scitamineum* stress;C. Expression of *ScCYCP3 ;1-1* in sugarcane under Sorghum mosaic virus stress. dpi:接种后天数 Day post incubation. * $P < 0.05$.

3 讨论与结论

基因家族在序列上具有高度的相似性,一般具有相似的结构域和保守序列。基因家族成员在功能上可能有分化^[27]。虽然它们有相似的起源,但在进化过程中,不同的选择压力可能会承担不同的生物学功能^[28]。拟南芥^[8]和水稻^[20] *CYCP* 基因家族中均包含 7 个成员,油菜中 *CYCP* 基因家族包括 12 个成员^[10],本研究中甘蔗 *CYCP* 基因家族包含 71 个成员。甘蔗中 *CYCP* 家族成员更多,可能是由于甘蔗为异源多倍体,在进化过程中染色体组的加倍,造成基因拷贝数增加。

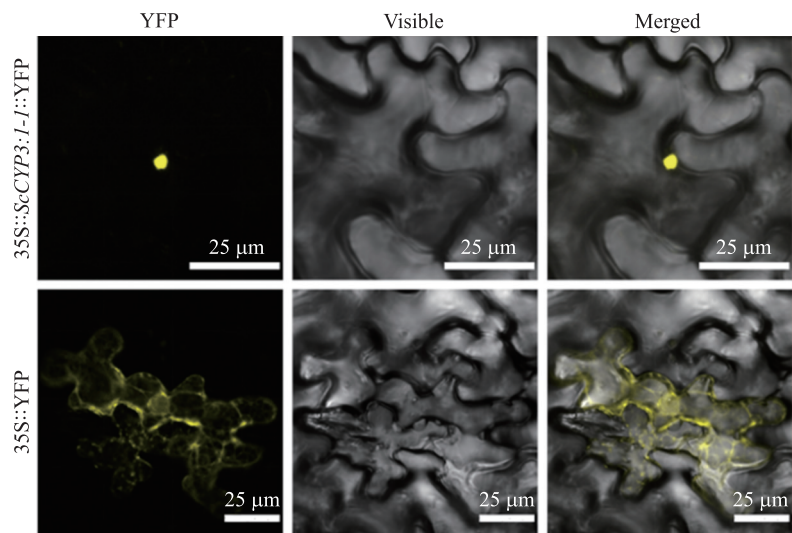


图 7 ScCYCP3;1-1 在本氏烟草叶片表皮细胞中的亚细胞定位

Fig. 7 The subcellular localization of ScCYCP3;1-1 in the epidermal cells of *Nicotiana benthamiana* leaf

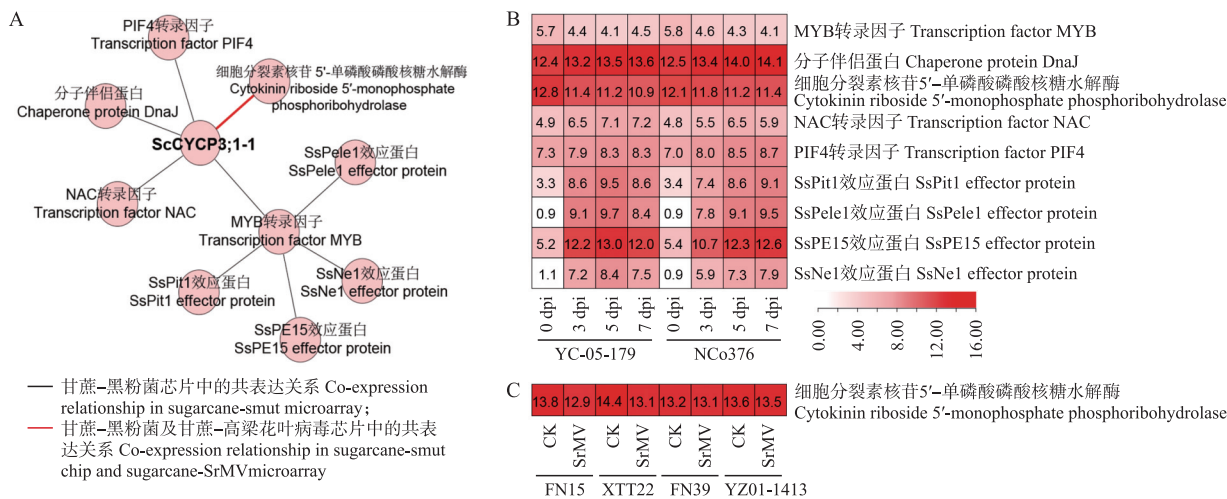


图 8 甘蔗 *ScCYCP3;1-1* 基因共表达网络构建及分析

Fig. 8 Construction and analysis of the co-expression network of the *ScCYCP3;1-1* gene

A. 甘蔗 *ScCYCP3;1-1* 基因共表达网络;B. *ScCYCP3;1-1* 共表达基因在甘蔗-黑穗病菌芯片中的表达量;C. *ScCYCP3;1-1* 共表达基因在甘蔗-高粱花叶病毒芯片中的表达量。

A. The co-expression network of the *ScCYCP3;1-1*;B. Expression levels of *ScCYCP3;1-1* co-expressed genes in the sugarcane-smut fungus microarray;C.Expression level of co-expressed genes of *ScCYCP3;1-1* in the sugarcane-sorghum mosaic virus chip virus microarray.

目前, *CYCP* 基因的功能主要集中于磷酸饥饿响应、发育调控和植物激素响应。例如, 水稻 *CYCP1;1* 的过表达和抑制表达分别减弱和增强了磷饥饿信号传导^[9]。拟南芥 *CYCP3;1* 受油菜素内酯负调控, 在根尖表皮和侧根根帽中特异性表达, 能够调控根尖的细胞分裂。通过表型分析, 发现 *CYCP3;1* 的过表达会促进根生长, 而其抑制则会导致根生长缺陷^[29]。本研究在 *CYCP* 响应植物激素调控方面发现, 甘蔗 *CYCP* 基因家族 Class 3 中的 *CYCP* 除受 ABA、GA 和 ETH 负调控外, 还受 IAA 正调控。本研究还发现 *ScCYCP3;1-1* 在受黑穗病菌和高粱花叶病毒胁迫后均差异表达, 推测 *ScCYCP3;1-1* 能够响应生物胁迫。植物生存依靠体内不同激素信号间复杂交互作用以维持生长发育和逆境响应的有效平衡^[30]。内源性 IAA 含量增加能提高拟南芥的感病性^[31]。施加 GA 可以减少病菌侵染后的病斑和病菌数, 并上调抗病基因 *PRI* 和 *ICS1* 的表达^[32]。在番茄中, ET 信号通路的调控能够增强植物对灰霉菌的抗性^[33]。因此, 推测在甘蔗与病原菌互作过程中, *CYCP3* 基因表达受内源性激素含量影响。

作为细胞周期调控网络中的核心成员, 细胞周期蛋白通过与不同 CDK 的相互作用来驱动细胞周期的进程。例如, 拟南芥 *CYCP3;1* 分别和 *CDKA;1*^[8]、*CDKB2;1*^[29] 相互作用, 通过与 *CDKB2;1* 相互作用调控根的生长和发育^[29]。本研究 *CYCP3* 的共表达网络中没有发现 *CDK* 基因, 但是鉴定到在细胞周期不同阶

段起重要调控作用的 *CKRMPHR*^[25] 和 *DnaJ*^[26]。细胞周期蛋白除了与 CDK 相互作用外,还可以与多种其他蛋白发生相互作用来调控细胞周期进程。例如,拟南芥 *CycC1;1* 与 *WRKY75* 相互作用,调节 *SOS1* 表达和植物耐盐性^[5]。但目前没有关于甘蔗 *CYCP* 与转录因子相互作用的报道,本研究共表达网络分析发现, *ScCYCP3;1-1* 与 *MYB* 存在共表达,同时 *MYB* 与已报道的鞭黑粉菌效应蛋白 *SsPele1* 存在共表达。在番茄-镰刀菌互作系统中,镰刀菌分泌的效应蛋白 *FSE1* 可以靶向结合宿主 *MYB* 转录因子 *MaEFM-like*,从而影响病原菌的致病性^[34]。类似地,在水稻-稻瘟病菌互作中,一些效应蛋白也可以通过与 *MYB* 蛋白的相互作用调控植物防卫反应^[35]。基于以上研究结果推测, *ScCYCP3;1-1* 可能通过直接或间接的方式与 *MYB* 相互作用,共同参与甘蔗响应鞭黑粉菌胁迫。

本研究利用生物信息学方法在全基因组水平上对甘蔗 *CYCP* 基因家族成员进行鉴定与分析,成功鉴定出 71 个 *CYCP* 基因,可分为 4 个亚家族(Class 1—Class 4)。Class 3 的 *CYCP* 基因在甘蔗苗期茎组织中表达水平高于其他 Class 中的 *CYCP* 基因,且在受 ABA、ETH 和 GA 胁迫后均下调表达,受 IAA 胁迫处理后上调表达。Class 3 亚家族内 *ScCYCP3;1-1* 基因包含 1 个 714 bp 的开放读码框,编码 237 个氨基酸。*ScCYCP3;1-1* 在芽中的表达量最低,蔗髓中的表达量最高;在黑穗病菌和高粱花叶病毒胁迫下, *ScCYCP3;1-1* 具有不同的表达模式。亚细胞定位结果显示, *ScCYCP3;1-1* 主要定位于细胞核。相关性分析结果显示, *ScCYCP3;1-1* 与 *CKRMPHR*、*DnaJ*、*NAC*、*PTF4* 和 *MYB* 存在共表达关系。

参考文献 References:

- [1] Pinto S C, Stojiljković B, Zhang X Y, et al. Plant cell size: links to cell cycle, differentiation and ploidy[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2024, 78: 102527.
- [2] Zheng Z L. Cyclin-dependent kinases and CTD phosphatases in cell cycle transcriptional control: conservation across eukaryotic Kingdoms and uniqueness to plants[J]. *Cells*, 2022, 11(2): 279.
- [3] Mizukami Y. A matter of size: developmental control of organ size in plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4(6): 533–539.
- [4] Yang W B, Wightman R, Meyerowitz E M. Cell cycle control by nuclear sequestration of *CDC20* and *CDH1* mRNA in plant stem cells[J]. *Molecular Cell*, 2017, 68(6): 1108–1119.
- [5] Lu K K, Song R F, Guo J X, et al. *CycC1;1*-*WRKY75* complex-mediated transcriptional regulation of *SOS1* controls salt stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(7): 2570–2591.
- [6] Zhang N, Wang Z X, Bao Z L, et al. *MOS1* functions closely with TCP transcription factors to modulate immunity and cell cycle in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2018, 93(1): 66–78.
- [7] Wang G F, Kong H Z, Sun Y J, et al. Genome-wide analysis of the cyclin family in *Arabidopsis* and comparative phylogenetic analysis of plant cyclin-like proteins[J]. *Plant Physiology*, 2004, 135(2): 1084–1099.
- [8] Torres Acosta J A, de Almeida Engler J, Raes J, et al. Molecular characterization of *Arabidopsis* PHO80-like proteins, a novel class of CDKA;1-interacting cyclins[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*, 2004, 61(12): 1485–1497.
- [9] Deng M J, Hu B, Xu L, et al. *OsCYCP1;1*, a PHO80 homologous protein, negatively regulates phosphate starvation signaling in the roots of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Plant Molecular Biology*, 2014, 86(6): 655–669.
- [10] Zulfiqar S, Zhao T T, Liu Y M, et al. Genome-wide identification, characterization, and transcriptomic analysis of the cyclin gene family in *Brassica rapa*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(22): 14017.
- [11] Chen S Y, Feng X X, Zhang Z, et al. *ScDB*: a comprehensive database dedicated to *Saccharum*, facilitating functional genomics and molecular biology studies in sugarcane[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2024, 22(12): 3386–3388.
- [12] 张庭婷, 汪沛, 黄建洪, 等. 滇西典型甘蔗种植地土壤环境质量及风险评估[J]. *土壤通报*, 2023, 54(4): 920–929.
Zhang T T, Wang P, Huang J H, et al. Soil environmental quality and risk assessment of typical sugarcane plantation in western Yunnan[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2023, 54(4): 920–929 (in Chinese with English abstract).
- [13] 陶新, 夏世斌, 刘秋梅, 等. 甘蔗黑穗病的微生物防治研究进展[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(3): 846–852.
Tao X, Xia S B, Liu Q M, et al. Research progress on microbial control of sugarcane smut[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(3): 846–852 (in Chinese with English abstract).
- [14] Viswanathan R, Balamuralikrishnan M. Impact of mosaic infection on growth and yield of sugarcane[J]. *Sugar Tech*, 2005, 7(1): 61–65.
- [15] Wu Q B, Pan Y B, Su Y C, et al. WGCNA identifies a comprehensive and dynamic gene co-expression network that associates with smut resistance in sugarcane[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(18): 10770.
- [16] Rice J L, Hoy J W. Recovery from mosaic caused by sorghum mosaic virus in sugarcane and impact on yield[J]. *Plant Disease*, 2020, 104(12): 3166–3172.
- [17] 潘洁明, 田绍锐, 梁艳兰, 等. 甘蔗 PIN-LIKES 基因家族的鉴定与表达分析[J]. *作物学报*, 2023, 49(2): 414–425.
Pan J M, Tian S R, Liang Y L, et al. Identification and expression analysis of PIN-LIKES gene family in sugarcane[J]. *Acta Agronomica Sinica*,

- 2023,49(2):414–425 (in Chinese with English abstract).
- [18] Ling H, Fu X Q, Huang N, et al. A sugarcane smut fungus effector simulates the host endogenous elicitor peptide to suppress plant immunity[J]. *New Phytologist*, 2022, 233(2):919–933.
- [19] Ling H, Huang N, Wu Q B, et al. Transcriptional insights into the sugarcane-sorghum mosaic virus interaction[J]. *Tropical Plant Biology*, 2018, 11(3):163–176.
- [20] La H G, Li J, Ji Z D, et al. Genome-wide analysis of cyclin family in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2006, 275(4):374–386.
- [21] Chen C J, Chen H, Zhang Y, et al. TBtools: an integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(8):1194–1202.
- [22] Liu F, Huang N, Wang L, et al. A novel *L*-ascorbate peroxidase 6 gene, ScAPX6, plays an important role in the regulation of response to biotic and abiotic stresses in sugarcane[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:2262.
- [23] Livak K J, Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C(T)}$ method[J]. *Methods*, 2001, 25(4):402–408.
- [24] 黄宁, 惠乾龙, 方振名, 等. 甘蔗 β -胡萝卜素异构酶基因家族的鉴定、定位和表达分析[J]. *作物学报*, 2021, 47(5):882–893.
Huang N, Hui Q L, Fang Z M, et al. Identification, localization and expression analysis of beta-carotene isomerase gene family in sugarcane[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(5):882–893 (in Chinese with English abstract).
- [25] Hartig K, Beck E. Endogenous cytokinin oscillations control cell cycle progression of tobacco BY-2 cells[J]. *Plant Biology*, 2005, 7(1):33–40.
- [26] Ciardo D, Goldar A, Marheineke K. On the interplay of the DNA replication program and the intra-S phase checkpoint pathway[J]. *Genes*, 2019, 10(2):94.
- [27] Wang K, Xue B P, He Y, et al. Evolution, gene duplication, and expression pattern analysis of CrRLK1L gene family in *Zea mays* (L.) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(19):10487.
- [28] 石玉, 沈诗雅, 张倩茹, 等. LBD 基因家族研究进展[J]. *中国细胞生物学学报*, 2019, 41(4):738–745.
Shi Y, Shen S Y, Zhang Q R, et al. Research progress of LBD gene family [J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2019, 41(4):738–745 (in Chinese with English abstract).
- [29] Chen Y X, Sun S Y, Wang X L. The epidermis-specific cyclin CYCP3;1 is involved in the excess brassinosteroid signaling-inhibited root meristem cell division[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(11):1674–1687.
- [30] Mroue S, Simeunovic A, Robert H S. Auxin production as an integrator of environmental cues for developmental growth regulation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(2):201–212.
- [31] Zhang Z Q, Li Q, Li Z M, et al. Dual regulation role of GH3.5 in salicylic acid and auxin signaling during *Arabidopsis-Pseudomonas syringae* interaction[J]. *Plant Physiology*, 2007, 145(2):450–464.
- [32] Li Y G, Yang Y H, Hu Y L, et al. DELLA and EDS1 form a feedback regulatory module to fine-tune plant growth-defense tradeoff in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2019, 12(11):1485–1498.
- [33] 李皎琪, 李美琪, 王玉婷, 等. 果蔬逆境胁迫应答中 AP2/ERF 转录因子的激素调控研究进展[J]. *食品科学*, 2024, 45(12):315–323.
Li J Q, Li M Q, Wang Y T, et al. Research progress in hormonal regulation of AP2/ERF transcription factors in fruits and vegetables in response to stress[J]. *Food Science*, 2024, 45(12):315–323 (in Chinese with English abstract).
- [34] Yang Y B, An B, Guo Y F, et al. A novel effector, FSE1, regulates the pathogenicity of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* tropical race 4 to banana by targeting the myb transcription factor MaEFM-like[J]. *Journal of Fungi*, 2023, 9(4):472.
- [35] Qian H, Lin L, Zhang Z C, et al. A MYB-related transcription factor regulates effector gene expression in an oomycete pathogen[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2024, 25(6):e13468.

责任编辑: 刘怡辰