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

日本落叶松*ABCG*基因家族鉴定及其抗旱功能初探

赵大地 王建洲 耿静泽 刘翠双 盖颖

Identification of *ABCG* gene family in *Larix kaempferi* and preliminary exploration on its drought resistance function

Zhao Dadi, Wang Jianzhou, Geng Jingze, Liu Cuishuang, Gai Ying

引用本文:
赵大地, 王建洲, 耿静泽, 刘翠双, 盖颖. 日本落叶松*ABCG*基因家族鉴定及其抗旱功能初探[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(6):94–105. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260096
Zhao Dadi, Wang Jianzhou, Geng Jingze, Liu Cuishuang, Gai Ying. Identification of *ABCG* gene family in *Larix kaempferi* and preliminary exploration on its drought resistance function[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6):94–105. doi: 10.12171/j.1000–1522.20260096

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20260096

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

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

日本落叶松*LkERF5*过表达增强烟草耐旱性
Overexpression of *LkERF5* in *Larix kaempferi* to enhance drought tolerance in tobacco
北京林业大学学报, 2025, 47(6): 101–110. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240419

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

长林小蠹气味降解酶基因的鉴定与分子对接
Identification and molecular docking of odorant–degrading enzyme genes in *Hylurgus ligniperda*
北京林业大学学报, 2025, 47(2): 79–94. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240102

美国白蛾RyR对氯虫苯甲酰胺胁迫响应及分子对接分析
Stress response and molecular docking analysis of ryanodine receptor (RyR) in *Hyphantria cunea* to chlorantraniliprole
北京林业大学学报, 2024, 46(10): 90–99. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230275

日本落叶松谷胱甘肽过氧化物酶（GPX）酶学特性与抗逆性研究
Studies on enzymatic properties and stress resistance of glutathione peroxidase (GPX) from *Larix kaempferi*
北京林业大学学报, 2023, 45(2): 78–86. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210230

DOI:10.12171/j.1000−1522.20260096

日本落叶松 *ABCG* 基因家族鉴定及其抗旱功能初探

赵大地[1] 王建洲[1] 耿静泽[1] 刘翠双[1] 盖 颖[1,2]
（1. 林木遗传育种全国重点实验室，北京林业大学生物科学与技术学院，北京 100083；
2. 树木花卉育种生物工程国家林业和草原局重点实验室，北京林业大学生物科学与技术学院，北京 100083）

摘要:【目的】日本落叶松是我国北方重要的速生用材树种，干旱胁迫显著影响其生长发育和人工林生产力，而 ABCG 转运蛋白在植物物质转运、表皮屏障形成及逆境响应中具有重要作用。系统鉴定并分析日本落叶松 ATP 结合盒转运蛋白 G 亚家族（*ABCG*）基因，并评估其在干旱胁迫响应中的潜在作用。**【方法】**采用生物信息学方法对日本落叶松 *ABCG* 基因家族进行全基因组鉴定，并开展系统发育、保守基序、启动子顺式作用元件及分子对接分析；结合实时荧光定量 PCR 检测其在不同组织及干旱处理下的表达模式，并通过酵母异源表达体系对候选基因进行初步功能验证。**【结果】**（1）共鉴定获得 20 个 *LkABCG* 基因，分布于 13 条 scaffold 上。（2）系统发育分析表明，日本落叶松 ABCG 家族成员分布于 3 个主要类群，且 Group Ic 中未检测到成员；保守基序与 Ka/Ks 分析表明，该家族整体保守，但亚组间存在一定分化。（3）分子对接结果显示，不同 LkABCG 蛋白与植物激素、苯丙烷相关代谢物及脂质/表皮屏障相关化合物的预测亲和力存在差异。（4）启动子区存在多类激素响应与逆境响应相关顺式作用元件；表达分析显示，*LkABCG* 基因在各组织中呈现不同的表达模式，部分成员在干旱胁迫下响应不同。（5）在 6% PEG4000 模拟干旱胁迫下，表达 *LkABCG*36 的酵母较对照生长更好，提示其可能参与干旱胁迫响应。**【结论】**日本落叶松 *LkABCG* 基因家族在进化上总体较为保守，但不同类群成员可能存在功能分化；综合结构进化特征、调控元件组成、表达响应、分子对接及酵母异源表达结果表明，部分 *LkABCG* 基因可能参与干旱胁迫响应过程，为抗旱相关候选基因筛选与后续功能验证提供依据。

关键词：日本落叶松；*ABCG* 基因家族；干旱胁迫；表达分析；分子对接
中图分类号：S791.223 **文献标志码：**A **文章编号：**1000−1522(2026)06−0094−12
引文格式：赵大地，王建洲，耿静泽，等. 日本落叶松 *ABCG* 基因家族鉴定及其抗旱功能初探［J］. 北京林业大学学报，2026，48(6)：94−105. Zhao Dadi, Wang Jianzhou, Geng Jingze, et al. Identification of *ABCG* gene family in *Larix kaempferi* and preliminary exploration on its drought resistance function［J］. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(6): 94−105.

Identification of *ABCG* gene family in *Larix kaempferi* and preliminary exploration on its drought resistance function

Zhao Dadi[1] Wang Jianzhou[1] Geng Jingze[1] Liu Cuishuang[1] Gai Ying[1,2]
(1. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, School of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Tree and Ornamental Plant Breeding and Biotechnology Laboratory of National Forestry and Grassland Administration, School of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］*Larix kaempferi* is an important fast-growing timber species in northern China. Drought stress markedly affects its growth, development and plantation productivity, while ATP-binding cassette subfamily G (ABCG) transporters play important roles in substrate transport, epidermal barrier formation and stress responses in plants. This paper systematically identifies and characterizes the ATP-binding cassette G subfamily (*ABCG*) genes in *Larix kaempferi* and evaluates their potential roles in drought

收稿日期: 2026−03−02 **修回日期:** 2026−04−09
基金项目: 农业生物育种重大专项（2023ZD04058）。
第一作者: 赵大地。主要研究方向：树木分子生物学。Email: zhaodd2001@163.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: 盖颖，教授，博士生导师。主要研究方向：树木分子生物学。Email: gaiying@bjfu.edu.cn 地址：同上。
本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn; https://journal.bjfu.edu.cn

stress response. [**Method**] A genome-wide survey of *ABCG* gene family in *L. kaempferi* was conducted using bioinformatics approaches, followed by analyses of phylogenetic relationships, conserved motifs, promoter cis-acting elements, and molecular docking. In addition, the expression patterns of these genes in different tissues under drought treatment were examined by real-time quantitative PCR, and a candidate gene was preliminarily evaluated using a yeast heterologous expression system. [**Result**] (1) A total of 20 *LkABCG* genes were identified and distributed across 13 scaffolds. (2) Phylogenetic analysis classified the *LkABCG* family into three major groups, with no members assigned to Group Ic. Combined analyses of conserved motifs and Ka/Ks values indicated that the family was generally evolutionarily conserved, although divergence among subgroups was evident. (3) Molecular docking suggested that different LkABCG proteins may have distinct binding preferences for phytohormones, phenylpropanoid-related metabolites, and lipid- or cuticular barrier-related compounds. (4) Numerous hormone- and stress-responsive cis-acting elements were identified in promoter regions of *LkABCG* genes. Expression analysis revealed differential expression among tissues, and several genes responded markedly to drought treatment. (5) Under 6% PEG4000-simulated drought stress, yeast expressing *LkABCG*36 showed better growth than control, suggesting that it may be involved in drought stress response. [**Conclusion**] The *LkABCG* gene family is generally conserved in *L. kaempferi*, whereas functional diversification may have occurred among different groups. Evidence from sequence features, promoter composition, expression profiles, docking predictions, and yeast assays suggests that some *LkABCG* genes may participate in drought-related stress responses. These findings provide a basis for identifying drought-responsive candidate genes and for further functional validation in *L. kaempferi*.

Key words: *Larix kaempferi*; ABCG gene family; drought stress; expression analysis; molecular docking

日本落叶松(*Larix kaempferi*)是东北亚地区重要的速生针叶树种，在人工林培育和木材生产中具有重要经济与生态价值[1]。然而，随着全球气候变暖和极端干旱事件频发，水分亏缺已成为限制人工林生产力和稳定性的关键因素[2]。与多年生阔叶树相比，针叶树在管胞结构、水分运输策略及表皮屏障构建方面具有显著差异[3−4]，但对其干旱适应分子调控机制的认识仍然不足[5]。阐明其干旱响应的关键调控因子对于提升人工林抗逆能力和优化森林经营策略具有重要意义。

ATP 结合盒(ATP-binding cassette，ABC)转运蛋白通过 ATP 水解驱动多种底物跨膜运输，在植物发育及逆境响应中发挥核心作用[6−7]。根据系统发育关系及结构特征，植物 ABC 转运蛋白可分为 ABCA、ABCB、ABCC、ABCD、ABCE、ABCF、ABCG 和 ABCI 8 个亚家族。其中，ABCG 亚家族是植物中规模最大、功能分化最明显的一类[8−9]。该亚家族既包括全分子转运蛋白，也包括半分子转运蛋白。已有研究表明[9]，拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中鉴定出 43 个 ABCG 家族成员，水稻(*Oryza sativa*)中则鉴定出 52 个成员，说明该家族在不同植物中广泛存在，但其家族规模和分化模式存在明显差异。

已有研究表明，ABCG 家族广泛参与脂质与表皮屏障形成、激素跨膜转运以及植物—环境互作等关键过程[7−10]。在拟南芥中，*AtABCG*25 和 *AtABCG*40 分别介导 ABA 的外排和摄取，并共同调控气孔关闭和植株抗旱性[11−12]。在水稻中，*OsABCG*9 通过调控角质蜡质沉积影响叶片失水速率[13]。拟南芥 *AtABCG*22 突变体表现出蒸腾增强和干旱敏感性升高，进一步说明，ABCG 成员在植物水分保持与抗旱过程中具有重要作用[14]。对于木本植物，ABA 信号和表面屏障构建被认为是干旱适应的重要组成部分[4,15]。因此，ABCG 家族很可能通过影响激素分配和屏障组分运输参与森林树木的水分调控。

与被子植物相比，针叶树基因组规模较大、重复序列丰富，基因家族的保留与分化模式具有一定特殊性[16−17]。然而，目前关于日本落叶松 *ABCG* 基因家族的成员组成、结构特征及其与干旱响应相关性的研究仍较为缺乏，限制了抗旱相关候选基因的发掘与功能解析。鉴于 ABCG 转运蛋白在 ABA 跨膜运输、表皮屏障形成及逆境适应中的重要作用，有必要首先从家族层面对日本落叶松 *ABCG* 基因的系统组成、进化分化及调控特征进行解析，从而为干旱响应关键成员的筛选提供依据。

基于此，本研究以日本落叶松 ABCG 家族中干旱响应相关候选基因的筛选为主要目标，依托全基因组数据对 *LkABCG* 基因家族进行系统鉴定，并结合系统发育、保守基序、选择压力和启动子顺式作用

元件分析，对其家族特征进行解析；在此基础上，进一步结合不同组织及干旱处理下的表达模式、分子对接结果和酵母异源表达验证，对干旱响应成员进行初步筛选与功能分析。研究旨在为日本落叶松抗旱相关 *ABCG* 候选基因的发掘及后续功能验证提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以生长一致、株高约 8 cm 的 2 月龄日本落叶松幼苗为试验材料。试验设对照组和干旱处理组，每组设置 3 次生物学重复，每重复包含 15 株幼苗。所有幼苗均培养于人工气候室中，培养条件保持一致。采用自然干旱法模拟水分胁迫：干旱处理组停止浇水 14 d，使土壤自然失水；对照组继续正常浇水（每 5 d 浇 1 次）。干旱处理第 14 天，从对照组和干旱处理组中分别随机选取各重复的完整植株，迅速洗净根部基质并吸干表面水分，分别采集根、茎、针叶组织。样品采集后立即液氮速冻，并保存于−80℃ 超低温冰箱备用。

1.2 研究方法

1.2.1 基因组数据与参考物种 ABCG 序列的获取

日本落叶松基因组组装文件、基因结构注释文件（GFF/GTF）及预测蛋白质序列下载自 Larix Genome Database（LarixGD，http://www.larixgd.cn/；scaffold 级组装版本，2020 年发布）。拟南芥、毛果杨（*Populus trichocarpa*）的 ABCG 蛋白序列从 NCBI 数据库检索（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/）。

1.2.2 日本落叶松 *LkABCG* 基因家族的全基因组鉴定

采用 Pfam 数据库中 ABC transporter 结构域的隐马尔可夫模型（HMM，PF00005）对日本落叶松预测蛋白序列进行 HMMER v3.3.2 搜索（*E*-value < 1 × 10^{-5}），获得候选 ABC 蛋白集合。同时，以拟南芥、毛果杨 ABCG 蛋白序列为查询序列进行 BLASTP 比对（*E*-value < 1 × 10^{-5}，identity ⩾ 50%）。利用 NCBI Conserved Domain Database 与 SMART 数据库对候选序列进行保守结构域验证，仅保留具有完整 ABC 结构域且含典型 ABC 转运蛋白特征结构、编码序列最长的代表性蛋白。最终获得 20 个非冗余 *LkABCG* 基因，参照与拟南芥 ABCG 家族成员的系统发育关系及同源对应关系，对日本落叶松 ABCG 成员进行命名。

1.2.3 理化性质与基因组定位分析

蛋白质长度、分子量、理论等电点（pI）及平均疏水性通过 ExPASy ProtParam 在线工具（https://web.expasy.org/protparam/）进行计算。利用 Euk-mPLoc 3.0（http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/euk-multi-2/）对 LkABCG 蛋白的亚细胞定位进行预测。由于该基因组为 scaffold 级组装，*LkABCG* 基因的物理定位以 scaffold 编号表示。采用 TBtools v1.108 软件进行可视化分析。

1.2.4 系统发育重建与亚家族划分

采用 Clustal W 对 20 个 LkABCG 蛋白与拟南芥、毛果杨 ABCG 蛋白进行多序列比对。采用 MEGA v11.0 构建系统发育树（邻接法 NJ），并进行 1 000 次 Bootstrap 重复以评估分支可靠性。利用 iTOL 在线工具（https://itol.embl.de/）对系统发育树进行可视化和注释。

1.2.5 共线性分析与进化选择压力

利用 TBtools 内置 MCScanX 模块对日本落叶松基因组内部以及日本落叶松与拟南芥、毛果杨之间进行共线性区块鉴定与可视化展示。对筛选得到的同源/旁系同源基因对使用 TBtools 的 Ka/Ks 计算模块获得非同义替换率（Ka）、同义替换率（Ks）及其比值（Ka/Ks），以评估其进化选择压力。

1.2.6 保守基序分析

保守氨基酸基序采用 MEME v5.5.4（https://meme-suite.org/meme/）进行鉴定，参数设置如下：最大基序数 10，基序宽度 6 ~ 50 个氨基酸，每条序列允许出现 0 或 1 次，在 TBtools 中进行展示。

1.2.7 分子对接分析

分子对接所用配体分子结构来源于 PubChem 数据库（https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/）。LkABCG 蛋白三维结构模型由 AlphaFold3（https://alphafoldserver.com/）平台预测获得，并结合模型置信度信息进行质量评估。受体与配体在对接前均采用 OpenBabel 软件进行预处理，并转换为 PDBQT 格式。由于缺乏 LkABCG 蛋白与候选配体结合的实验结构信息，本研究采用全蛋白搜索策略进行 blind docking。对接计算采用 AutoDock Vina 1.2.7 软件完成，参数设置为 exhaustiveness = 8，num_modes = 10，其余参数为默认值。对接网格中心设于受体蛋白几何中心，网格大小根据蛋白结构尺寸进行调整，以覆盖完整蛋白模型。最终以最低结合能构象对应的结合亲和力作为评价指标，并对结果进行比较分析和热图展示。

1.2.8 启动子顺式作用元件鉴定

以各 *LkABCG* 基因翻译起始密码子（ATG）上游 2 kb 序列作为启动子区域，从基因组序列中截取后，提交至 PlantCARE 数据库（https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/）进行顺式作用

元件扫描，在 TBtools 中展示结果，并统计各基因启动子中不同类型元件的数量。

1.2.9　相对电导率测定

分别取对照组和干旱处理组日本落叶松幼苗的新鲜针叶，洗净后用滤纸吸去表面水分。将松针剪成约 1 ~ 3 mm 长的小段，准确称取 0.1 g，置于装有 10 mL 去离子水的离心管中，每个处理设 3 个重复。样品于室温下浸泡 2 h 后，测定浸提液电导率，记为 R1；随后置于沸水浴中处理 30 min，冷却至室温后再次测定电导率，记为 R2。相对电导率为 R1/R2 × 100%。

1.2.10　*LkABCG* 基因家族在干旱胁迫下的表达模式响应

RNA 样品采用多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒（北京艾德莱生物科技有限公司）提取，使用反转录 PC7001 试剂盒合成 cDNA。实时荧光定量 PCR（RT-qPCR）引物序列见表 1，以 *LkEF1A1* 作为内参基因，扩增体系：无 RNA 酶水 8.2 μL、模板 1 μL、上下游引物分别为 0.4 μL、2 × SYBR qPCR Mix 10 μL。扩增程序为：94 ℃ 预变性 3 min；94 ℃ 10 s，60 ℃ 20 s，共 40 个循环。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法计算基因相对表达量。每个处理和组织均设置 3 个生物学重复。

1.2.11　转 *LkABCG36* 酵母模拟干旱胁迫耐受性研究

采用醋酸锂法将 pYES-*LkABCG36* 转化至酿酒酵母（*Saccharomyces cerevisiae*）INVSc1 中，以空载体 pYES 为阴性对照。阳性单菌落接种于 SD/Ura 液体培养基中，30 ℃、200 r/min 振荡培养过夜后，将菌液浓度调整至 OD_{600} = 1.0。菌液经无菌水 10 倍梯度稀释（10^{-4} ~ 10^{-1}）后，取 4 μL 点接于含 2% 半乳糖的 SD/Ura 固体培养基和含 2% 半乳糖 + 6% PEG4000 的 SD/Ura 固体培养基上，每个处理设 3 个生物学重复。30 ℃ 培养 2 ~ 3 d 后观察菌落生长情况，以评价 *LkABCG36* 对酵母模拟干旱胁迫耐受性的影响。

1.3　数据分析

采用 Excel 对原始数据进行整理和汇总，使用 GraphPad Prism 8.0 进行作图。表达量数据以均值 ± 标准差（SD）表示。对照组与干旱处理组之间的差异采用 *t* 检验进行分析。

2　结果与分析

2.1　*LkABCG* 基因家族的鉴定与基本特征

本研究在日本落叶松基因组中，共鉴定到 20 个 *ABCG* 基因家族成员（*LkABCG*）。基因组定位结果表明，*LkABCG* 基因分布于 13 条 scaffold 上，既存在簇状聚集分布，也存在单基因分散分布的情况（图 1）。

表 1　目的基因及内参引物

Tab. 1　Target genes and internal reference primers

基因	引物序列（5′—3′）
LkABCG4	F: TGGCAGAGCAGGGATTGAAG R: ACTTTCGGTGGGAGCATCTG
LkABCG5	F: GGATCTCCGGCTACGTAACG R: AGCCGAGCTCGTTCAAAAGA
LkABCG7	F: GGAGGTGGAGAGGCACTAGA R: GCCAACCACCAGAGAAGTCA
LkABCG8	F: AGATCTTGGCTGGTTTGGGG R: AGGGTGGGCTGAACAAACAA
LkABCG9	F: GACATCACCAACCTCGACGT R: ATCAGCAACGCTCCCTTCAA
LkABCG10	F: GGTTTCCCACAGCGTGAAAC R: AAGAAACCTGAGAGCCGTGG
LkABCG11	F: CGGTGGTAGGTGTAATAGG R: TGAGATGTCGTCGTTGTC
LkABCG12	F: ACTTGGGAGATGAGCAGCAC R: CACCTACCACCGTTCCCTTC
LkABCG13	F: GGCATACTCAGCTGGGATCC R: CCCACTGAGCCACAAATTGC
LkABCG14	F: AGCCACTGAACATCCAAGGG R: CTCTGCCCCACCAAAGCTAA
LkABCG15	F: AAGAGAACGCAACTGAGGCA R: ATTCTCTGCTTCTGCCCACC
LkABCG16	F: TCTGGAGGGCAGAAGCAAAG R: GTTGCGTCGTCCAACAACAA
LkABCG17	F: TCATGGTGGGAAGAACGAGC R: CGCCTTCGCCTTTGCTTATC
LkABCG18	F: ACGGTGGTTGTGGCTCATAG R: ATCGTGTGATGTGGCCCTTT
LkABCG19	F: GCTGTGTTCGTTGCTTCGTT R: TCCCTCGTCCTGCCTCAATA
LkABCG20	F: AAACCATCACCGCCTTTTGC R: TTCATCTCCTTGCGTGGTCC
LkABCG21	F: GTTCAGTTGTCTGGAGGCCA R: TGAGCAACCACCACAGTTGT
LkABCG36	F: GCTGTCGAGCTTGTTGCAAA R: CATCACAATCGCAGCTGCTC
LkABCG40	F: CCTGTCCACGGAACAACGTA R: CAGTCCTGATGTTGGCTCGT
LkABCG42	F: TCTCTCTCAGGAGCAGCCAT R: AGACAGAGCCACTCCATTGC
LkEF1A1	F: CGTGGTTATGTGGCATCTGATTCC R: CATCTTGACAAACCCAGCATCTCC

LkABCG 成员的理化性质见表 2，LkABCG 蛋白的氨基酸长度为 219 ~ 1 488 aa，分子量为 23.82~167.80 kDa，理论等电点（pI）为 4.92 ~ 9.49。预测亚细胞定位结果显示，9 个 LkABCG 蛋白可能定位于质膜，其余成员主要预测定位于细胞质或叶绿体。

2.2　*LkABCG* 基因家族进化与结构特征

为明确日本落叶松 LkABCG 家族成员的进化关系及结构特征，对落叶松、拟南芥和毛果杨的 ABCG 蛋白进行了系统发育分析。结果显示，3 物种 ABCG 成员可划分为 4 个主要类群（Group Ia、Ib、Ic 和 Ⅱ），LkABCG 成员分布于 Group Ia，Ib 和 Ⅱ类群，而在 Group Ic 中未检测到成员。其中，LkABCG7 和 LkABCG8 在 Group Ib 群；LkABCG4、LkABCG5、LkABCG36 和 LkABCG40 在 Group Ⅱ群，余下 14 个 LkABCG 成员属于 Group Ia 群，表明家族在进化上具有较高保守性（图 2）。

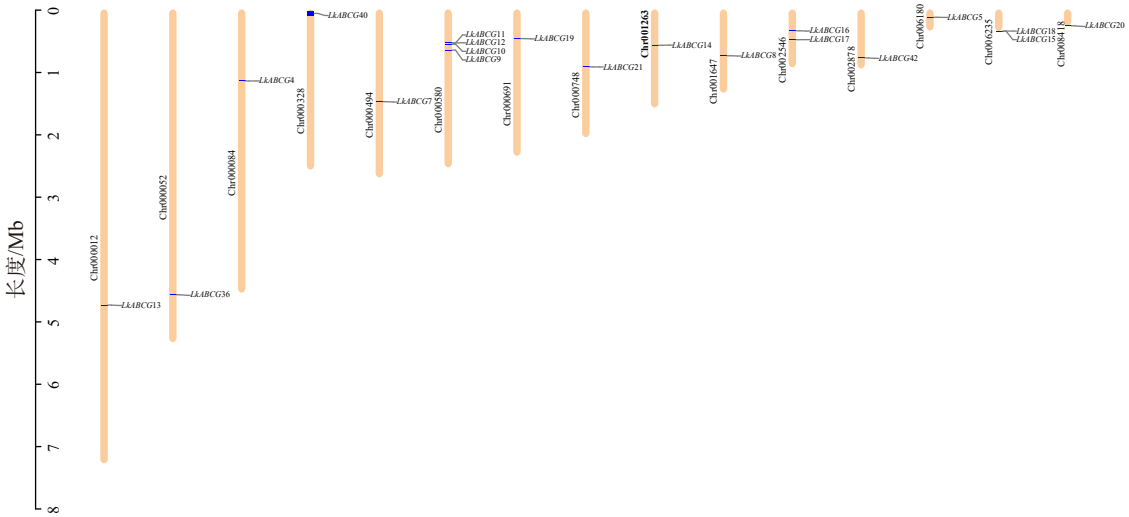


图 1 *LkABCG* 基因在日本落叶松基因组 scaffold 上的分布

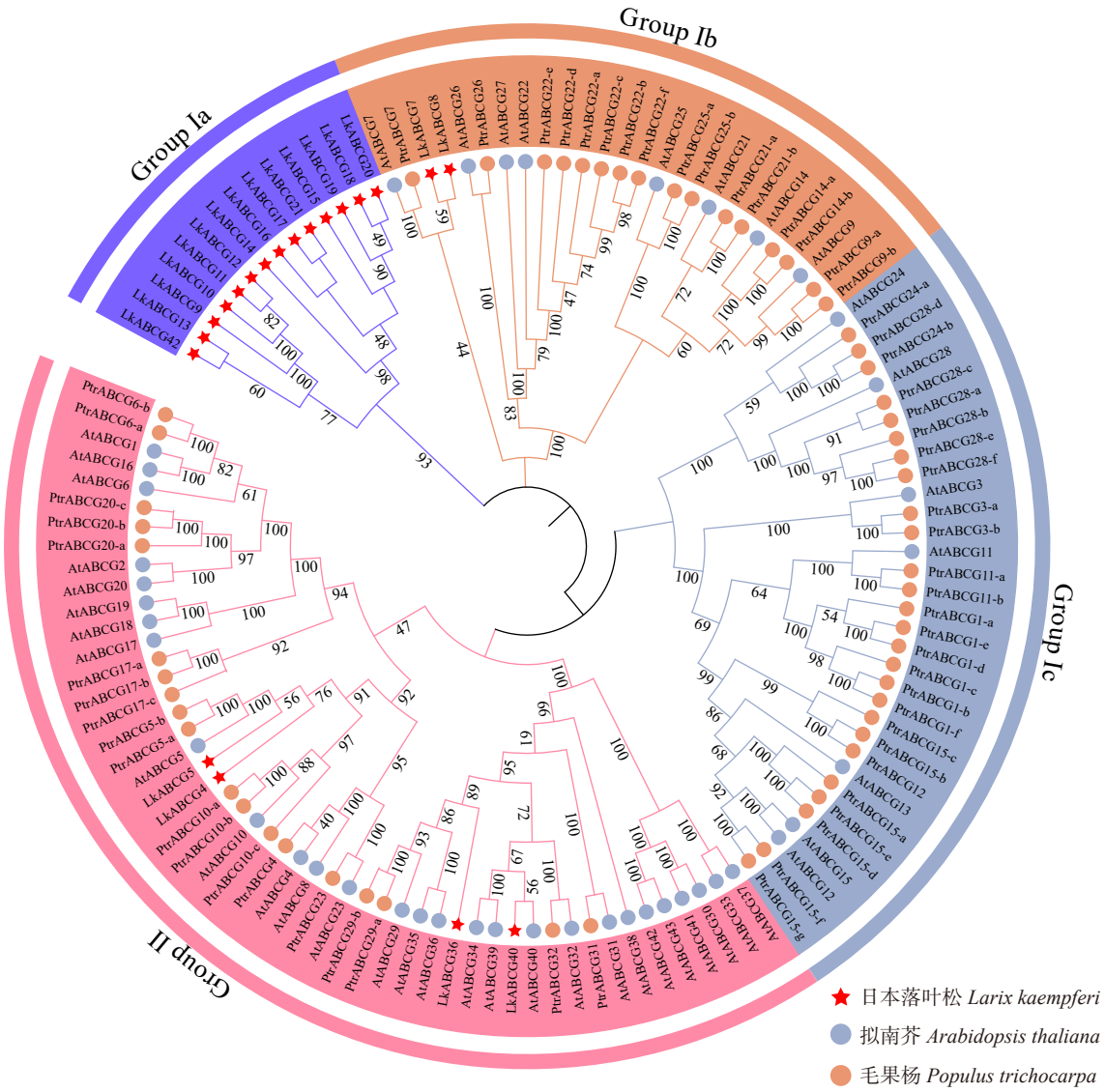
Fig. 1 Scaffold-level distribution of *LkABCG* genes in *Larix kaempferi* genome

表 2 *LkABCG* 基因家族成员的理化性质

Tab. 2 Physicochemical properties of *LkABCG* gene family members

基因	氨基酸数量	分子量/kDa	理论等电点	平均疏水性	亚细胞定位预测
LkABCG4	609	68.34	9.49	0.151	质膜
LkABCG5	646	71.95	8.85	0.192	质膜
LkABCG7	599	67.00	6.25	−0.288	细胞质
LkABCG8	716	79.77	6.11	−0.632	叶绿体
LkABCG9	273	29.74	4.98	−0.020	叶绿体、细胞质
LkABCG10	268	29.28	4.92	−0.118	细胞质
LkABCG11	267	29.27	4.99	−0.135	细胞质
LkABCG12	271	29.58	4.99	−0.115	细胞质
LkABCG13	1 228	136.36	8.66	0.205	质膜
LkABCG14	290	31.46	8.44	−0.047	叶绿体
LkABCG15	294	32.18	7.68	−0.206	叶绿体
LkABCG16	219	23.82	6.97	−0.227	叶绿体
LkABCG17	302	32.55	6.26	−0.175	细胞质
LkABCG18	345	37.10	6.26	−0.040	叶绿体、细胞质
LkABCG19	654	71.65	6.75	0.059	质膜
LkABCG20	918	100.22	8.08	0.051	质膜
LkABCG21	1 275	138.99	7.08	0.078	质膜
LkABCG36	1 488	167.80	6.57	0.007	质膜
LkABCG40	1 294	146.13	8.19	0.102	质膜
LkABCG42	592	65.84	6.37	0.211	质膜

保守基序分析表明(图 3A)，同一进化分支内的 LkABCG 蛋白在基序组成及排列方式上具有较高相似性。Group Ia 成员中，LkABCG14 ~ 21 均含有 Motif 4/2/3/6/1/9/5 的连续排列，LkABCG9 ~ 12 则以 Motif 7/2/3/1/5 为主要排列形式，LkABCG42 和 LkABCG13 的 Motif 组成相对特殊。Group Ib 仅包含 LkABCG7 和 LkABCG8，两者均呈现 Motif 2/1/2/10 的排列特征。Group II 成员的 Motif 组成与前 2 组差异较明显，其中 LkABCG4 和 LkABCG5 主要为 Motif 2/1/5/8 的排列模式，LkABCG36 和 LkABCG40 则以 Motif 2/10/5/8 为主。对 *LkABCG* 家族内部基因对进行 Ka、Ks 及 Ka/Ks 分析表明，所有基因对的 Ka/Ks 值均低于 0.5，未检测到 Ka/Ks 大于 1 的基因对(图 3B)。Ka/Ks 值的整体分布范围较集中，表明家族成员编码序列主要以同义替换为主，非同义替换相对较少，整体受到较强的纯化选择压力。这一结果进一步支持 LkABCG 家族在核心功能结构上的高度保守性，同时为亚组间潜在功能差异提供了



LkABCG 成员分布于 Group Ia、Group Ib 和 Group II。

图 2　日本落叶松、拟南芥与毛果杨 ABCG 家族成员的系统发育树

Fig. 2　Phylogenetic tree of ABCG family members among *Larix kaempferi*, *Arabidopsis thaliana* and *Populus trichocarpa*

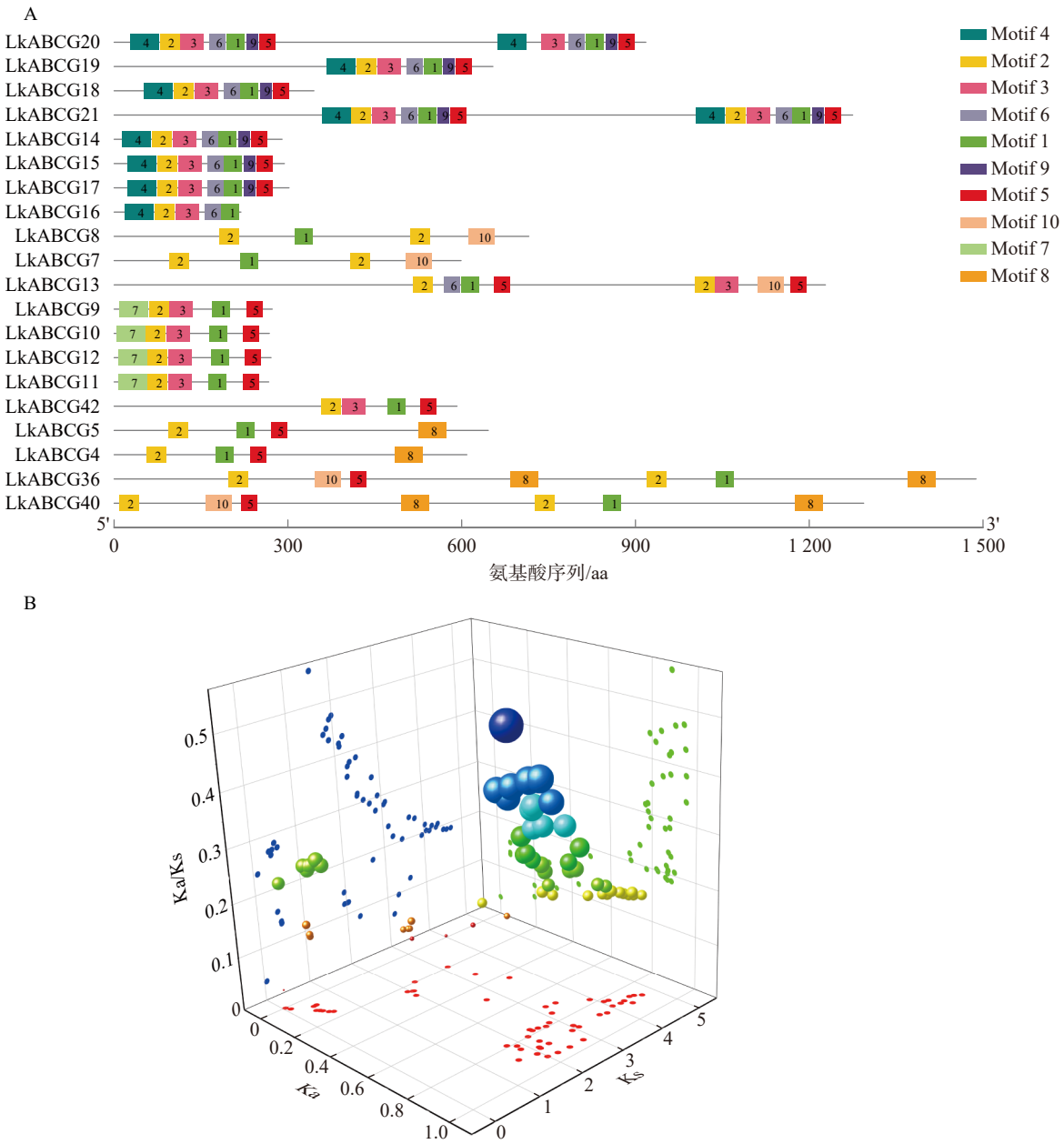
进化学证据。

2.3　LkABCG 蛋白与多种底物的结合特性

为探究 LkABCG 家族蛋白与不同类型潜在底物的结合特性，本研究选取植物激素类(如脱落酸、茉莉酸甲酯、水杨酸、油菜素甾醇等)、独脚金内酯类(SL)、苯丙烷途径相关代谢物(木质素前体及相关黄酮/香豆素类)、脂质/表皮屏障相关化合物，以及萜类/甾醇类化合物作为配体进行分子对接。AlphaFold3 预测结果显示，各 LkABCG 蛋白模型整体具有较好的结构置信度，pTM 值均较高，表明预测结构整体构象具有较好可信度，支持其用于分子对接的初步分析。对接结果显示 LkABCG 家族成员与上述不同类别配体均可形成可计算的结合构象，预测分子对接亲和力为−9.26 ~ −3.85 kcal/mol，不同 LkABCG 蛋白与配体之间的对接亲和力存在明显差异(图 4)。从底物类别分析，LkABCG 成员对独脚金内酯类配体整体亲和力较强，对脂质/表皮屏障相关化合物亲和力整体较弱；而对苯丙烷相关代谢物及萜类/甾醇类配体的亲和力差异较大，表现出较强的差异性。植物激素类配体在多个成员中均显示出一定结合潜力，但不同激素及不同蛋白之间的预测亲和力仍存在明显差异。

2.4　*LkABCG* 基因的转录调控特征

启动子顺式作用元件分析显示，各 *LkABCG* 基因启动子中分布有多种类型元件，主要包括激素响应相关元件(如赤霉素、生长素、水杨酸、茉莉酸甲酯、脱落酸等)、胁迫响应相关元件(如光响应、昼夜节律、创伤、低温、缺氧、厌氧等)以及发育与组织特异性相关元件(如 MYB 结合位点、分生组织、细胞周期、胚乳、根、种子等)(图 5A)。不同 *LkABCG* 基



A. LkABCG 蛋白的保守基序分布，灰色线表示蛋白序列长度，彩色方块表示预测的保守基序。B. 基因对 Ka、Ks、Ka/Ks 三维散点图（选择压力总体分布）。

图 3 LkABCG 蛋白的保守基序特征与选择压力

Fig. 3 Conserved motif features and selection pressure of LkABCG proteins

因在各类调控元件的组成和丰度上存在明显差异。其中，光响应元件在全部 20 个启动子中均有分布，为出现频率最高且数量最多的一类，在 *LkABCG*19 启动子中达到 25 个。厌氧响应元件和茉莉酸甲酯响应元件也较为丰富，分别出现在 85% 和 80% 的基因启动子中。相比之下，诱导子响应元件、缺氧、根和种子等元件仅分布于少数成员，其中根和种子相关元件均仅在 1 个基因启动子中检测到（图 5B），这些结果表明，不同 *LkABCG* 基因启动子区顺式作用元件的组成存在差异。

2.5 *LkABCG* 基因家族在干旱胁迫下的表达模式

为探究 *LkABCG* 基因家族在干旱胁迫下的表达响应特征，对日本落叶松幼苗在对照和干旱处理条件下的表型及生理变化进行了分析。结果表明，干旱处理后的幼苗出现明显萎蔫，针叶下垂，整体生长状态变差（图 6A）。相对电导率结果显示，干旱处理后，幼苗细胞膜透性升高，膜系统受到一定损伤，结合表型变化说明该处理已对植株造成较明显的水分胁迫，可用于研究干旱胁迫响应（图 6B）。

RT-qPCR 结果显示，在未处理条件下，不同基因在各组织中的相对表达水平存在差异。干旱处理后，各基因在不同部位响应不同。针叶中，部分成员表达上调，如 *LkABCG*19 相对表达由 1.0 升至 7.2；根中上调明显的基因包括 *LkABCG*12（由 2.6 升至 12.0）、

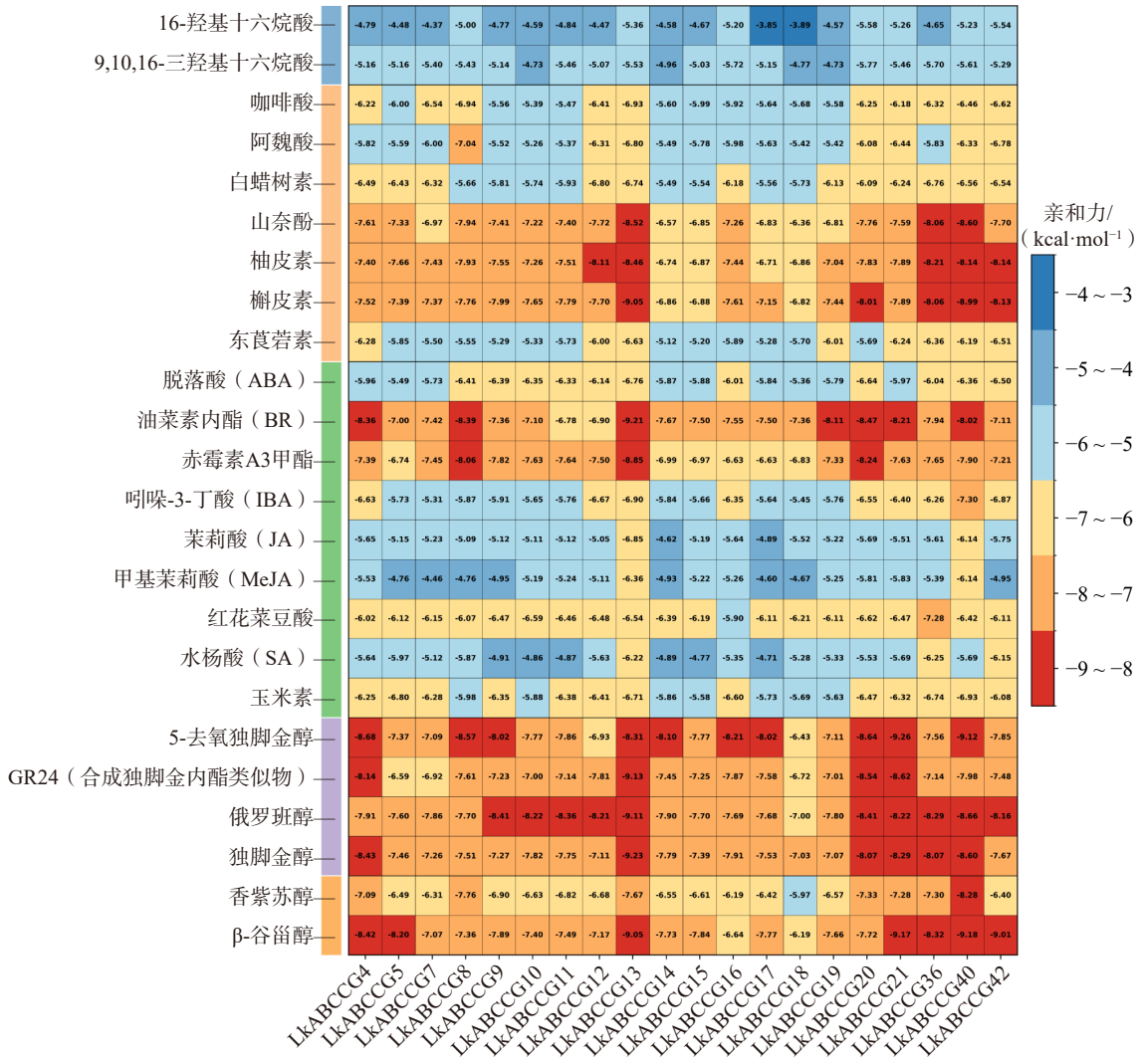


图 4　LkABCG 家族蛋白与不同类别潜在底物的分子对接亲和力热图

Fig. 4　Heatmap of molecular docking affinities between LkABCG family proteins and different categories of potential substrates

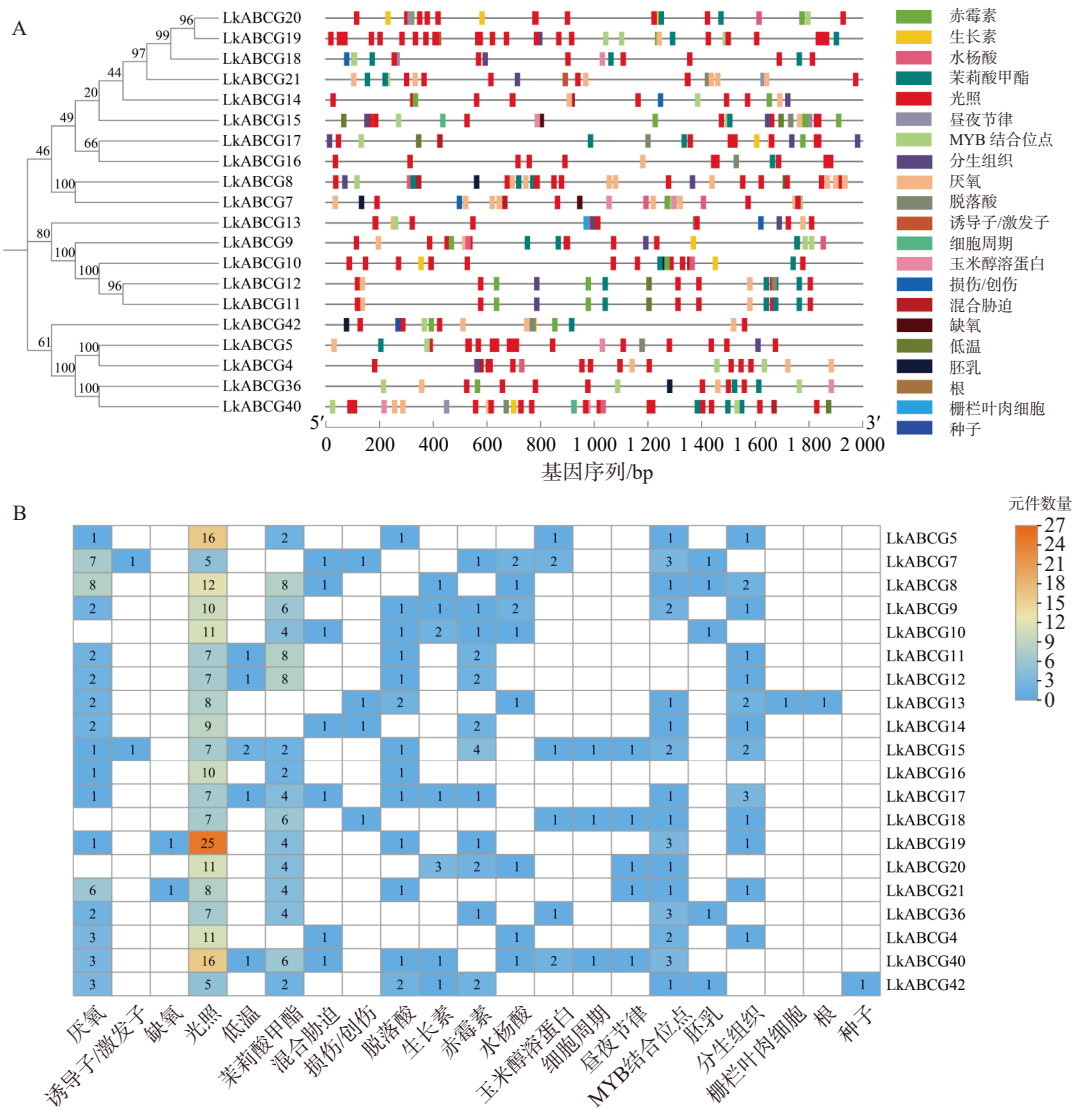
*LkABCG*36（由 3.8 升至 13.7）和 *LkABCG*40（由 0.76 升至 3.5，约 4.6 倍上调）；茎中多个成员上调幅度较大，如 *LkABCG*17 由 6.2 升至 35.1、*LkABCG*20 由 4.5 升至 23.8 和 *LkABCG*42 由 0.6 升至 19.1。同时，也观察到部分基因在干旱处理下表达下调。例如，*LkABCG*5 在根中由 10.7 降至 3.1，*LkABCG*21 在叶和根中也出现表达下降。少数成员在各组织表达变化幅度有限，这一结果为筛选干旱响应候选基因及后续功能验证提供重要依据。

2.6　*LkABCG*36 增强酵母耐旱性

为评估 *LkABCG*36 在干旱胁迫响应中的潜在功能，本研究选取该基因进行酵母异源表达分析。*LkABCG*36 在干旱胁迫下诱导表达显著，且编码典型的全分子 ABCG 转运蛋白。正常生长条件下，转化 pYES-*LkABCG*36 的酵母与对照 pYES 生长无明显差异。在 6% PEG4000 处理后，2 类菌株生长均受到抑制，但表达 LkABCG36 的酵母生长状态好于对照组（图 7），表明 *LkABCG*36 的异源表达增强酵母对模拟干旱胁迫的耐受性。

3　讨　　论

ABCG 亚家族是植物 ABC 转运蛋白中成员数量较多、功能较为多样的一类，在激素跨膜运输、表皮疏水屏障构建、次生代谢物外排及逆境适应中发挥重要作用[7−10]。本研究从日本落叶松中共鉴定到 20 个 *LkABCG* 基因，系统发育分析表明，其可分为 3 个主要类群，结合保守基序和 Ka/Ks 分析可见，该家族整体较为保守，不同类群间出现一定分化，这与大麦（*Hordeum vulgare*）和木豆（*Cajanus cajan*）等植物中的报道一致[18−19]。与拟南芥和水稻等被子植物相比[9]，日本落叶松 *LkABCG* 家族成员数量相对较少，提示该家族在针叶树中可能未发生明显扩张，而更可能以相对有限的成员维持核心转运功能。考虑到针叶树生活史长、逆境适应周期长[16−17]，这种成员数量较少而整体较保守的特征可能与其长期进化过程中，对核心功能成员的保留有关。

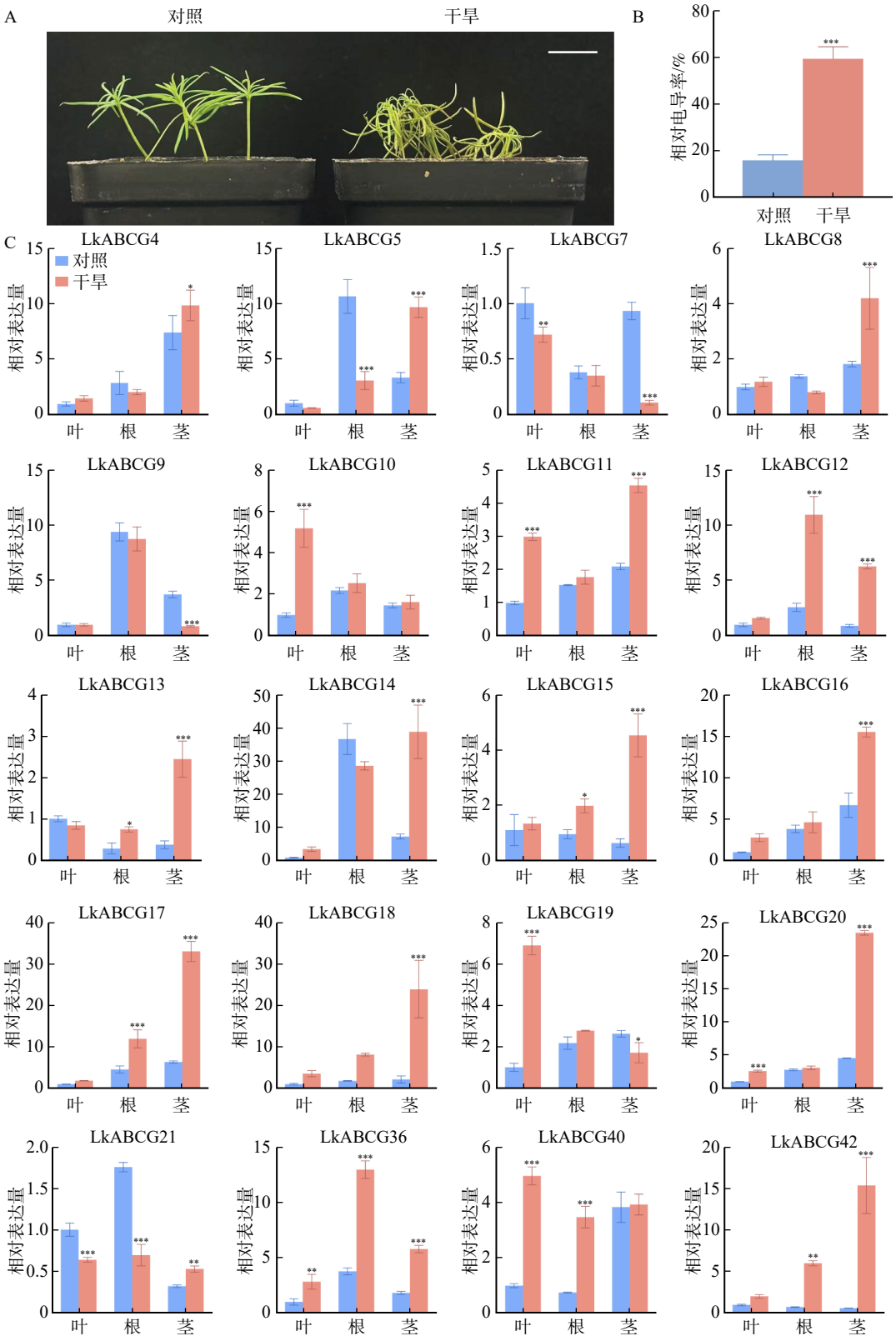


A. 启动子区顺式作用元件的类型及位置分布；B. 不同类别顺式作用元件在各 LkABCG 启动子中的数量统计热图。

图 5 *LkABCG* 启动子顺式元件分析

Fig. 5 Analysis of cis-acting elements in *LkABCG* promoter

从不同类群的特征来看，Group Ia 成员数量较多，且同时包含质膜定位和胞内定位 2 类蛋白。质膜定位成员通常疏水性更强，更可能参与脂质或激素等物质的跨膜运输[7−9]。已有研究显示，拟南芥 AtABCG11 和 AtABCG12 参与角质和蜡质相关脂质输出，其二聚化状态还会影响质膜定位及底物输出能力[20−22]；AtABCG25 介导 ABA 外排[11]；AtABCG32 则与角质层前体外运及叶片表皮屏障形成有关[23]。定位于细胞质或叶绿体的成员则可能具有不同于质膜型 ABCG 的功能，如拟南芥 AtABCG5 参与植物体内脂肪酸水平的调控[24]。Group Ib 属于半分子型 ABCG 分支，这类成员多与特定组织中的专一性运输过程相关，例如拟南芥 AtABCG14 参与细胞分裂素由根向地上部的长距离运输[25]；AtABCG26 参与花粉外壁前体输出及花粉外壁形成[26]；AtABCG2，AtABCG6 和 AtABCG20 与根和种皮中木栓质屏障形成有关[27]。Group II 成员多定位于质膜，更可能直接参与跨膜运输。拟南芥 AtABCG22 参与气孔调控，其突变体蒸腾增强并表现出干旱敏感[14]；*AtABCG*36 过表达可提高植株对干旱和盐胁迫的耐受性[28]，表明这一分支与 ABA 相关信号调控及逆境响应关系较为密切。AtABCG29 参与木质素单体对香豆醇的转运[29−30]，AtABCG37/PDR9 参与高氧化香豆素向根际的分泌[31]，说明该类成员还可能参与苯丙烷相关物质外运。在其他物种中，OsABCG9 参与角质蜡质沉积，并影响叶片失水和干旱敏感性[13]；MsABCG1 定位于质膜，其过表达可提高转基因烟草的耐旱性[32]。这些研究表明，不同类群 ABCG 成员在底物类型和生物学功能上具有明显分化，也为理解 *LkABCG* 家族成员的潜在功能提供了参考。结合本研究的表达结果可见，*LkABCG* 家族的进化分化与其干旱响应特征之间具有一定对应关系。该家族编码区较为保



A. 对照与干旱处理下日本落叶松幼苗的表型变化，比例尺 = 1 cm；B. 对照与干旱处理下幼苗针叶的相对电导率；C. *LkABCG* 基因在不同组织及干旱处理下的相对表达模式。以各基因在对照组针叶中的表达量为参照并设为1，计算其在根、茎和针叶中的相对表达水平。数据为平均值 ± SD（$n = 3$）。对照组与干旱处理组间差异采用 t 检验分析，*、**、***分别表示 $P < 0.05$、$P < 0.01$、$P < 0.001$。

图 6　日本落叶松幼苗在干旱处理下的表型与 *LkABCG* 基因表达特征

Fig. 6　Phenotype and *LkABCG* gene expression characteristics of *Larix kaempferi* seedlings under drought treatment

守，说明其核心转运结构在进化过程中受到较强约束；但不同类群在保守基序组成、预测定位及干旱诱导表达模式上并不一致，提示其在维持基本转运功能的同时，可能已形成不同的响应方向。表达分析

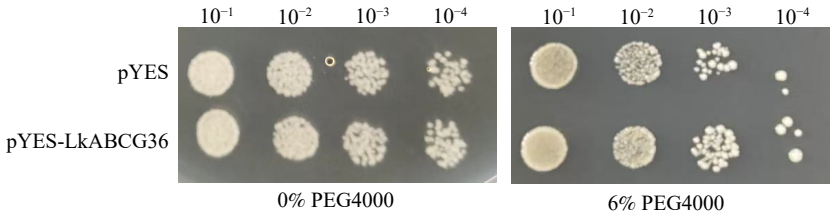


图 7 PEG4000 处理下 *LkABCG36* 异源表达酵母的生长

Fig. 7 Growth of yeast heterologously expressing *LkABCG*36 under PEG4000-simulated drought stress

显示，LkABCG 家族成员在干旱胁迫下的组织特异性表达，可能反映了不同成员在根、针叶和茎中承担的特定功能。根部相关成员启动子中同时存在 ABRE、MYB 结合位点及多类逆境/激素响应元件，推测根部 *LkABCG* 成员可能参与屏障加固和细胞壁重塑，从而降低径向失水并增强根系保水能力。相比之下，地上部相关成员启动子中，光响应元件与 ABRE、MYB 位点并存，其表达调控除受干旱信号影响外，还可能与光照条件和蒸腾需求有关。已有研究显示[21−22]，AtABCG11 和 AtABCG12 参与表皮脂质向角质层输出，AtABCG32 则参与叶片角质层形成[23]，针叶中，干旱胁迫响应明显的 *LkABCG* 成员可能参与表皮保水屏障维持，茎部成员则可能兼顾次生壁加固与机械支持，从而在降低非气孔失水的同时，维持地上部结构的稳定性。

从进化特征与干旱响应的关系来看，Group II 成员尤其值得关注。该类群成员的 Ka/Ks 结果整体较低，说明其在进化过程中相对保守；但从保守基序组成来看，LkABCG4 和 LkABCG5 具有相近的 Motif 排列模式，LkABCG36 和 LkABCG40 也具有相近特征，而两组之间仍存在明显差异，提示 Group II 成员在保持一定保守性的同时，其内部也发生了分化。结合表达结果可见，不同成员在干旱处理下并未表现出完全一致的变化趋势，而是呈现一定差异，其中 *LkABCG*36 在根中诱导较明显，*LkABCG*40 在根和叶中均表现出较强响应。这说明 *LkABCG* 家族成员可能在维持核心结构相对稳定的基础上，通过响应模式的差异来适应不同组织和胁迫条件，也提示 Group II 成员在日本落叶松干旱响应中具有较大的功能潜力。酵母异源表达结果进一步表明，*LkABCG*36 可提高重组菌株在 PEG4000 胁迫下的生长耐受性，说明该基因较可能参与干旱相关的逆境响应过程。结合 LkABCG36 蛋白位于 Group II 分支、*LkABCG*36 基因在干旱胁迫下显著诱导表达，以及拟南芥 *AtABCG*36 过表达可提高植株对干旱和盐胁迫耐受性的已有报道[28, 30]，推测 LkABCG36 蛋白可能参与干旱响应相关的跨膜运输过程。进一步结合 ABCG 转运蛋白在 ABA 转运[11−12]和脂质外运[13,22]中的已知功能，其潜在作用方向可能包括 ABA 相关运输以及脂质或表皮屏障组分外运。与此同时，分子对接结果也提示，不同 LkABCG 蛋白与植物激素类、苯丙烷相关代谢物及脂质/表皮屏障相关化合物之间具有不同程度的预测亲和力，说明该家族潜在底物谱可能较为多样。需要指出的是，目前这些判断仍主要基于系统发育关系、表达响应、分子对接及酵母表型等证据，尚缺乏植物体内直接功能验证，其具体底物类型及作用机制仍有待进一步研究。

4 结 论

本研究系统鉴定并分析了日本落叶松 *ABCG* 基因家族，解析了其成员组成、系统进化关系及结构保守特征，并初步探讨了其在干旱胁迫响应中的潜在功能。结果显示，日本落叶松中共鉴定出 20 个 *LkABCG* 家族成员，可分为 3 个主要类群，序列保守性较高，且在进化过程中主要受到纯化选择；部分成员在结构特征与表达模式上表现出一定分化。结合启动子顺式作用元件分析、表达模式分析及底物结合特性分析，推测部分 *LkABCG* 基因可能参与植物激素信号调控及干旱胁迫响应，其中，*LkABCG*36 在酵母异源表达体系中表现出对 PEG4000 模拟干旱胁迫的较强耐受性。本研究为后续深入解析 *LkABCG* 基因功能、筛选抗旱相关候选基因提供了理论依据。

参 考 文 献

[1] 孙拥康, 汤景明, 王怡, 等. 鄂西山区日本落叶松人工林全林整体模型研究与应用 [J]. 森林工程, 2023, 39(3): 57−63.
Sun Y K, Tang J M, Wang Y, et al. Research and application of the integrated stand growth model of *Larix kaempferi* plantation in the mountainous area of western Hubei [J]. Forest Engineering, 2023, 39(3): 57−63.

[2] Bhusal N, Lee M, Han A R, et al. Responses to drought stress in *Prunus sargentii* and *Larix kaempferi* seedlings using morphological and physiological parameters [J]. Forest Ecology and Management, 2020, 465: 118099.

[3] Zheng J, Li Y, Morris H, et al. Variation in tracheid dimensions of conifer xylem reveals evidence of adaptation to environmental conditions [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 774241.

[4] Sasani N, Pâques L E, Boulanger G, et al. Physiological and anatomical responses to drought stress differ between two larch species and their hybrid [J]. Trees, 2021, 35(5): 1467−1484.

[5] de María N, Guevara M Á, Perdiguero P, et al. Molecular study of drought response in the Mediterranean conifer *Pinus pinaster* Ait.: differential transcriptomic profiling reveals constitutive water deficit-independent drought tolerance mechanisms [J]. Ecology and Evolution, 2020, 10(18): 9788−9807.

[6] Verrier P J, Bird D, Burla B, et al. Plant ABC proteins: a unified nomenclature and updated inventory [J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(4): 151−159.

[7] Hwang J U, Song W Y, Hong D, et al. Plant ABC transporters enable many unique aspects of a terrestrial plant's lifestyle [J]. Molecular Plant, 2016, 9(3): 338−355.

[8] Wu S W, Fang C, Li Z, et al. ATP-binding cassette G transporters and their multiple roles especially for male fertility in arabidopsis, rice and maize [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(16): 9304.

[9] 孙洁婷, 敬雪皎, 赵丹妮, 等. 植物 ABCG 转运蛋白功能的研究进展 [J]. 科学通报, 2024, 69(14): 1866−1880.
Sun J T, Jing X J, Zhao D N, et al. Advances in understanding the functions of plant ABCG transporters[J]. Chinese Science Bulletin, 2024, 69(14): 1866−1880.

[10] 王梦龙, 翁灵灵, 吴淑英, 等. ABCG 转运蛋白参与植物雄性育性调控的研究进展 [J]. 植物科学学报, 2024, 42(3): 387−394.
Wang M L, Weng L L, Wu S Y, et al. Research progress on the involvement of ABCG transporters in the regulation of plant male fertility [J]. Plant Science Journal, 2024, 42(3): 387−394.

[11] Kuromori T, Miyaji T, Yabuuchi H, et al. ABC transporter AtABCG25 is involved in abscisic acid transport and responses [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(5): 2361−2366.

[12] Kang J, Hwang J U, Lee M, et al. PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(5): 2355−2360.

[13] Nguyen V N T, Lee S B, Suh M C, et al. OsABCG9 is an important ABC transporter of cuticular wax deposition in rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 960.

[14] Kuromori T, Sugimoto E, Shinozaki K. Arabidopsis mutants of *AtABCG*22, an ABC transporter gene, increase water transpiration and drought susceptibility [J]. The Plant Journal, 2011, 67(5): 885−894.

[15] Rizzuto G, Wang D, Chen J, et al. Contrasted *NCED* gene expression across conifers with rising and peaking abscisic acid responses to drought [J]. Plant Stress, 2024, 14: 100574.

[16] Wang X Q, Ran J H. Evolution and biogeography of gymnosperms [J]. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2014, 75: 24−40.

[17] Wan T, Gong Y, Liu Z, et al. Evolution of complex genome architecture in gymnosperms [J]. GigaScience, 2022, 11(1): 1−10.

[18] Zhang Z, Tong T, Fang Y, et al. Genome-wide identification of barley ABC genes and their expression in response to abiotic stress treatment [J]. Plants, 2020, 9(10): 1281.

[19] Niu L, Li H, Song Z, et al. The functional analysis of ABCG transporters in the adaptation of pigeon pea (*Cajanus cajan*) to abiotic stresses [J]. PeerJ, 2021, 9: e10688.

[20] McFarlane H E, Shin J J H, Bird D A, et al. Arabidopsis ABCG transporters, which are required for export of diverse cuticular lipids, dimerize in different combinations [J]. The Plant Cell, 2010, 22(9): 3066−3075.

[21] Pighin J A, Zheng H, Balakshin L J, et al. Plant cuticular lipid export requires an ABC transporter [J]. Science, 2004, 306: 702−704.

[22] Bird D, Beisson F, Brigham A, et al. Characterization of arabidopsis ABCG11/WBC11, an ATP binding cassette (ABC) transporter that is required for cuticular lipid secretion [J]. The Plant Journal, 2007, 52(3): 485−498.

[23] Fabre G, Garroum I, Mazurek S, et al. The ABCG transporter PEC1/ABCG32 is required for the formation of the developing leaf cuticle in arabidopsis [J]. New Phytologist, 2016, 209(1): 192−201.

[24] 王慧洪. 拟南芥 AtABCG5 转运蛋白调控植物体内脂肪酸水平的功能研究 [D]. 重庆: 西南大学, 2019.
Wang H H. Functional analysis of AtABCG5 transporter regulating fatty acids levels in *Arabidopsis thaliana*[D]. Chongqing: Southwest University, 2019.

[25] Ko D, Kang J, Kiba T, et al. *Arabidopsis* ABCG14 is essential for the root-to-shoot translocation of cytokinin [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(19): 7150−7155.

[26] Quilichini T D, Friedmann M C, Samuels A L, et al. ATP-binding cassette transporter G26 is required for male fertility and pollen exine formation in arabidopsis [J]. Plant Physiology, 2010, 154(2): 678−690.

[27] Yadav V, Molina I, Ranathunge K, et al. ABCG transporters are required for suberin and pollen wall extracellular barriers in arabidopsis [J]. The Plant Cell, 2014, 26(9): 3569−3588.

[28] Kim D Y, Jin J Y, Alejandro S, et al. Overexpression of AtABCG36 improves drought and salt stress resistance in arabidopsis [J]. Physiologia Plantarum, 2010, 139(2): 170−180.

[29] Alejandro S, Lee Y, Tohge T, et al. AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis [J]. Current Biology, 2012, 22(13): 1207−1212.

[30] 姬行舟, 崔艳红, 白倩, 等. MeJA 介导的 bHLH 转录因子家族对板栗果实发育和品质的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(8): 23−41.
Ji X Z, Cui Y H, Bai Q, et al. Effects of MeJA mediated bHLH transcription factor family on development and quality of *Castanea mollissima* fruits [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8): 23−41.

[31] Ziegler J, Schmidt S, Strehmel N, et al. Arabidopsis transporter ABCG37/PDR9 contributes primarily highly oxygenated coumarins to root exudation [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 3704.

[32] Yang R, Yang Y, Yuan Y, et al. *MsABCG1*, ATP-binding cassette G transporter from *Medicago sativa*, improves drought tolerance in transgenic *Nicotiana tabacum* [J]. Physiologia Plantarum, 2024, 176(4): e14446.

（责任编辑　赵田芸　李　契
责任编委　康向阳）