

范立里,王凯利,吴嵩民. 毛果杨糖基转移酶 GT43 基因家族分析[J]. 江苏农业科学,2025,53(7):29-38.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.07.004

毛果杨糖基转移酶 GT43 基因家族分析

范立里,王凯利,吴嵩民

(华南农业大学林学与风景园林学院,广东广州 510642)

摘要:糖基转移酶基因通过催化植物体内化合物发生糖基化反应,改变这些化合物的生物活性和功能,进而影响植物的生长发育。为探究毛果杨 GT43 家族基因在木聚糖主链合成中的作用,本研究以毛果杨为材料,对杨树 GT43 基因家族成员进行生物信息学分析和基因表达研究。结果表明,毛果杨基因组中共鉴定到 7 个 GT43 基因成员,依次命名为 *GT43A* ~ *GT43G*。其中,除 *GT43F* 外,其余 6 个家族成员均含有较完整的基因结构,1 个共同的保守基序 (motif2),1 个保守的三级结构域,且 N 端存在 1 个或 2 个跨膜结构。系统发育分析发现,7 个基因分别与拟南芥 *IRX9*、*IRX9-L*、*IRX14*、*IRX14-L* 是同源基因,并且亲缘关系较近。顺式作用元件分析表明,GT43 基因家族成员主要含光响应元件、逆境胁迫相关元件以及激素响应相关元件。此外,除 *GT43F*、*GT43G* 外,其余 5 个基因主要在茎木质部中表达水平较高,表明 GT43 基因在杨树木质部形成过程中起着重要作用。综上,本研究分析了毛果杨 GT43 基因家族特征,其结果可为后续 GT43 基因家族参与木聚糖主链的合成研究提供理论基础。

关键词:毛果杨;糖基转移酶;基因家族;基因结构;顺式作用元件

中图分类号:S188;S718.43 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)07-0029-09

植物细胞壁是植物细胞组织内的一种重要且复杂的结构,它不仅维持着细胞的形状和机械特性,还承载着保护和支撑的双重作用。这一结构主要由纤维素、半纤维素以及木质素构成,它们共同形成了木质纤维素复合物。木质纤维素作为一种宝贵的可再生资源,对于生产生物燃料和创造高附加值商品具有重大的意义。半纤维素占植物生物质的 25% ~ 30%,是细胞壁的支撑和框架物质之一,它在维持细胞壁结构和功能方面发挥了重要作用^[1-3]。半纤维素是一种存在多种结构和组分的聚糖,其主要种类有木葡聚糖 (xyloglucan)、木聚糖 (xylan)、甘露聚糖 (mannan) 和 β -(1,3;1,4)-葡聚糖 (β -glucan),在不同植物中以及同一植物不同生长时期,其结构和组分也会有所变化,而了解这种差异和结构组成将十分有利于人类对半纤维素这一巨大可持续资源进行利用^[4-5]。在双子叶植物和草本植物中,木聚糖是植物细胞壁中半纤维素的主要成分^[4-6]。适度降低合成木聚糖的糖基转移酶

的表达量会使植物中木聚糖和木质素含量减少,但植物的正常生长并不会受到影响,纤维素含量反而增加,生物量也保持不变。纤维素是造纸和生物质燃烧的目的产物,可见木聚糖的生物合成调控对造纸和生物质燃料具有重要影响^[7-9]。

糖基转移酶 (glycosyl transferase, GT) 是一类能够形成天然糖苷键的酶,这些酶通过催化植物体内各种化合物的糖基化反应,改变这些化合物的生物活性和功能^[10-11]。糖基转移酶在植物的许多生物学过程中都起着至关重要的作用,它们不仅参与了细胞壁成分的合成,还在植物的防御反应、次生代谢、解毒反应、信号转导以及植物激素平衡等方面发挥了关键作用。这些酶通过调节不同的生化途径,确保植物能够适应各种环境变化,并维持其正常生长和发育^[12-20]。研究表明,在真核生物中,糖基转移酶通过以核苷糖为供体分子,催化糖分子之间糖苷键的形成,从而参与木聚糖的生物合成。这类酶通过特定的催化机制,确保糖分子准确连接,从而形成复杂的木聚糖结构^[7-8,21]。这一过程对于植物细胞壁的形成和功能至关重要,进一步揭示了糖基转移酶在真核生物糖分代谢中的关键角色。其中糖基转移酶 GT43 家族被证实参与木聚糖主链生物合成^[22]。在双子叶植物拟南芥中,研究发现 4 个 GT43 基因成员,即 *IRX9*、*IRX9-L*、*IRX14* 和 *IRX14-L*

收稿日期:2024-04-25

基金项目:广东省自然科学基金面上项目(编号:2023A1515010379)。

作者简介:范立里(1998—),女,四川达州人,硕士研究生,研究方向为林木生物学。E-mail:2743571662@qq.com。

通信作者:吴嵩民,博士,教授,研究方向为林木生物学。E-mail:wuaimin@scau.edu.cn。

L, 均定位于高尔基体, 这些基因在花序和茎秆中特异表达, 共同参与了木聚糖骨架的延长^[23-25]。对其突变体分析后发现, *irx9* 突变体植物矮小、分枝多而且无明显主茎^[24-25]。*irx14* 突变体的发育与野生型相当, 总体形态的差异微小; 茎更薄更短, 长角果发育较差的种子数较少, 虽然木聚糖含量也有降低, 但相比 *irx9* 突变体并不明显^[26]。在水稻中发现 12 个 GT43 基因成员, 均定位于高尔基体中^[27]。其中 *OsGT43A* 和 *OsGT43E* 是参与木聚糖主链生物合成的 *IRX9* 的功能同源物, 能够将 *irx9* 突变体茎的机械强度恢复到野生型水平, 挽救 *irx9* 突变引起的血管塌陷表型, 且使木糖含量恢复到野生型的 80% 左右。*OsGT43J* 是 *IRX14* 的功能同源物, 能够回补 *irx14* 突变体的表型, 包括茎机械强度、血管形态、木聚糖含量、木聚糖链长度和木糖转移酶活性等^[28]。

杨树(*Populus L.*)作为具有经济和生态效益的多年生木本植物, 其生物量丰富, 再生能力强, 是重要的造林经济树种^[29], 杨树的木材具有好加工、浅材色、低密度、无味、用途广等优点, 其木材也是化石资源中聚合物、糖、碳和能源的替代来源, 还可用于制造天然和合成纤维的原材料、纳米纤维素以及制造不同产品的固体材料^[4,9]。随着杨树基因组序列的发表, 杨树已成为研究木本植物基因工程的模式树种, 探索杨树木聚糖合成相关基因对木材性能和遗传改良木材等方面具有重要意义^[30]。目前, 在水稻和拟南芥中有关木聚糖合成相关基因的研究较多, 但在木本植物中的研究较少。本研究通过对毛果杨 GT43 基因家族进行生物信息学分析, 并探究 GT43 基因在杨树不同组织部位的表达模式, 全面阐述该基因家族的基本特征, 以期后续揭示杨树木聚糖的生物合成与调控分子机制提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 杨树 GT43 家族基因序列的获得

试验于 2023 年 9 月在华南农业大学林学与风景园林学院实验室开展。通过植物基因组数据库获得毛果杨的基因组文件; 根据拟南芥 GT43 基因序列, 通过 BLAST 搜索比对毛果杨 GT43 家族的蛋白质序列; 利用 MEME 软件识别毛果杨 GT43 家族蛋白序列中的保守结构域, 以排除假阳性序列。将毛果杨 GT43 家族基因序列命名为 *GT43N* (*N* 为字母)。根据 GT43 基因的氨基酸序列, 利用在线网站 ProtParam tool (<https://web.expasy.org/protparam/>) 获得 GT43

基因的蛋白理化性质等相关信息。

1.2 系统进化树的构建

在植物基因组数据库中下载拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、小立碗藓(*Physcomitrium patens*)、水稻(*Oryza sativa*)、桉树(*Eucalyptus robusta*)、卷柏(*Selaginella tamariscina*)、小麦(*Triticum aestivum*)、二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)、棉花(*Gossypium hirsutum*)的基因组数据, 将其与毛果杨 GT43 基因家族蛋白序列通过 MEGA 11.0 软件比对, 使用最大似然法分析后确定最佳模型为 JTT + G, 并用其构建系统发育树。基于这一进化模型, 构建 8 个物种之间的系统发育树, 并进行 1 000 次重复。

1.3 毛果杨 GT43 家族基因结构分析

在毛果杨和拟南芥 GFF3 文件中提取 GT43 家族基因结构信息, 利用在线程序 Gene Structure Display Server (GSDS) (<https://gsds.cbi.pku.edu.cn>) 对其内含子-外显子进行可视化分析。

1.4 保守结构域分析和蛋白结构预测

通过在线工具 MEME (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 检测毛果杨 GT43 基因的保守 motif。保守结构区利用 DNAMAN 进行分析。蛋白结构通过 PROTPROT 网站 (<https://wlab.ethz.ch/protter/start>) 进行预测。

1.5 三级结构预测

利用在线软件 SWISS - MODEL (<https://swissmodel.expasy.org/>) 基因蛋白序列的三级结构, 对 GT43 共同保守结构区进行分析。

1.6 顺式作用元件预测和 K_a/K_s 计算

利用在线软件 PlantCARE (<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 选取基因上游 2 000 bp 序列片段, 分析 GT43 家族基因成员中启动子顺式作用元件。利用 TBtools 的 Simple K_a/K_s Calculator 功能计算 K_a/K_s 值。

1.7 毛果杨 GT43 基因表达分析

使用转录组表达数据分析 GT43 基因在不同部位(根、茎、新叶、老叶、木质部和韧皮部)的表达模式。显示表达的热图使用对数函数 lg 转换的 FPKM 值生成, 结果采用 TBtools 软件以热图形式呈现。

2 结果与分析

2.1 GT43 基因成员及理化性质

在拟南芥数据库中下载拟南芥 GT43 蛋白并与

毛果杨基因组蛋白信息进行 BLASTP 比对, 鉴定获得 7 个毛果杨 GT43 基因 (*GT43A* ~ *GT43G*)。理化性质分析结果 (表 1) 表明, GT43 蛋白的氨基酸长度在 221 ~ 510 个之间, 分子量在 24 691.17 ~ 57 331.82 u 之间; 7 个基因的等电点 (PI) 各不相

同, 其中 GT43D 为酸性蛋白 (PI < 7), 其余 6 个为碱性蛋白 (PI > 7)。不稳定系数介于 47.92 ~ 70.82 之间, 均为不稳定蛋白 (不稳定系数 > 40)。GT43 蛋白均为亲水性蛋白 (亲水性平均值 < 0)。

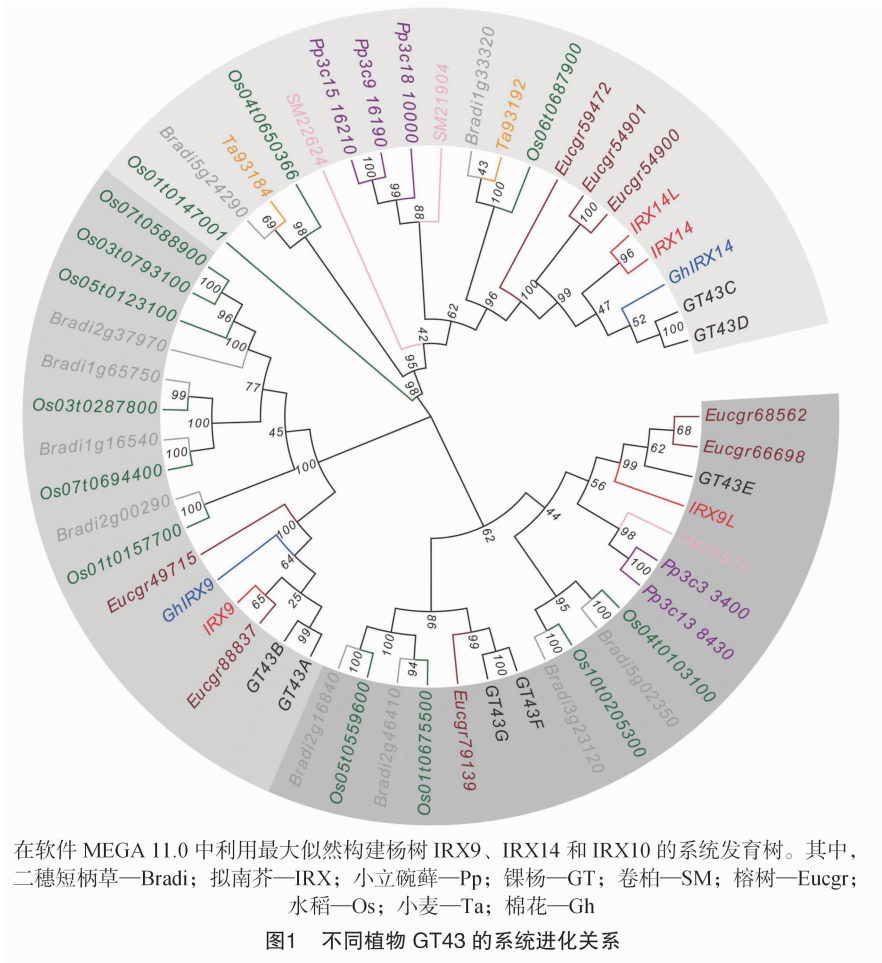
表 1 毛果杨 GT43 基因编码蛋白的理化性质

名称	基因 ID	氨基酸数 (aa)	分子量 (u)	等电点	脂肪指数	不稳定系数	亲水性平均值
<i>GT43A</i>	Potri.006G131000.v4.1	359	40 316.25	8.98	87.66	64.04	-0.334
<i>GT43B</i>	Potri.016G086400.v4.1	357	40 158.93	8.85	83.81	61.25	-0.355
<i>GT43C</i>	Potri.007G047500.v4.1	510	57 331.82	9.27	85.96	52.73	-0.293
<i>GT43D</i>	Potri.005G141500.v4.1	504	56 614.36	2.66	86.81	56.64	-0.281
<i>GT43E</i>	Potri.002G107300.v4.1	395	45 353.78	9.53	86.08	47.92	-0.319
<i>GT43F</i>	Potri.018G039900.v4.1	221	24 691.17	8.91	77.15	70.82	-0.175
<i>GT43G</i>	Potri.006G240200.v4.1	240	26 197.77	9.07	87.29	48.49	-0.099

2.2 GT43 基因系统进化树分析

为探索毛果杨 GT43 基因家族与其他陆地植物 GT43 基因的进化关系, 本研究选取苔藓植物小立碗藓、草类植物二穗短柄草、双子叶植物桉树、经济作物棉花、蕨类植物卷柏以及禾本科植物小麦、水稻

的 GT43 蛋白, 采用最大似然法 (ML) 构建系统发育树, 依据进化距离分为 3 个不同的分支 (图 1), 分别是以拟南芥 *IRX9* 为主的分支、拟南芥 *IRX9L* 为主的分支以及拟南芥 *IRX14/IRX14L* 为主的分支。毛果杨、桉树和拟南芥等双子叶植物的亲缘关系最近,



聚类在 1 个分支中;而单子叶植物聚类在另外 1 个分支,其中小麦和水稻都为禾本科植物,两者亲缘关系贴近;而苔藓和蕨类植物的亲缘关系最远,聚类在单独的分支上。在毛果杨中,与木糖转移酶功能相关的基因在进化过程中显示出与其他生物种类中同源基因的保守特征。

2.3 GT43 基因结构分析

利用 Gene Structure Display Server 软件,分析毛果杨和拟南芥中 11 个 GT43 基因序列中内含子、外

显子、5'UTR 和 3'UTR 的分布情况,结果(图 2)显示,拟南芥的 GT43 基因和毛果杨同源基因的基因结构中外显子与内含子分布相似,但相较拟南芥 GT43 基因结构,同一分支上的毛果杨 GT43 基因长度更长,内含子长度也 longer。

2.4 GT43 蛋白序列结构分析和保守结构鉴定

利用 TMHMM 软件 (<https://services.healthtech.dtu.dk/>) 预测毛果杨 7 个 GT43 基因成员的蛋白结构(图 3)发现, *GT43A* 和 *GT43B* 相似性

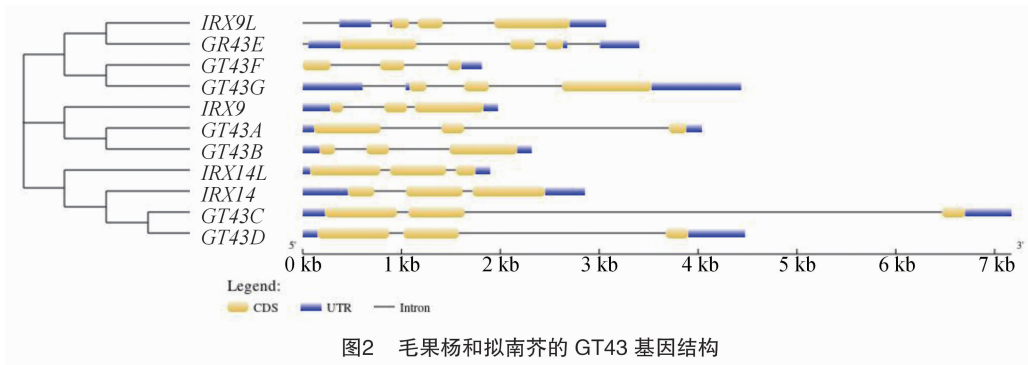


图2 毛果杨和拟南芥的 GT43 基因结构

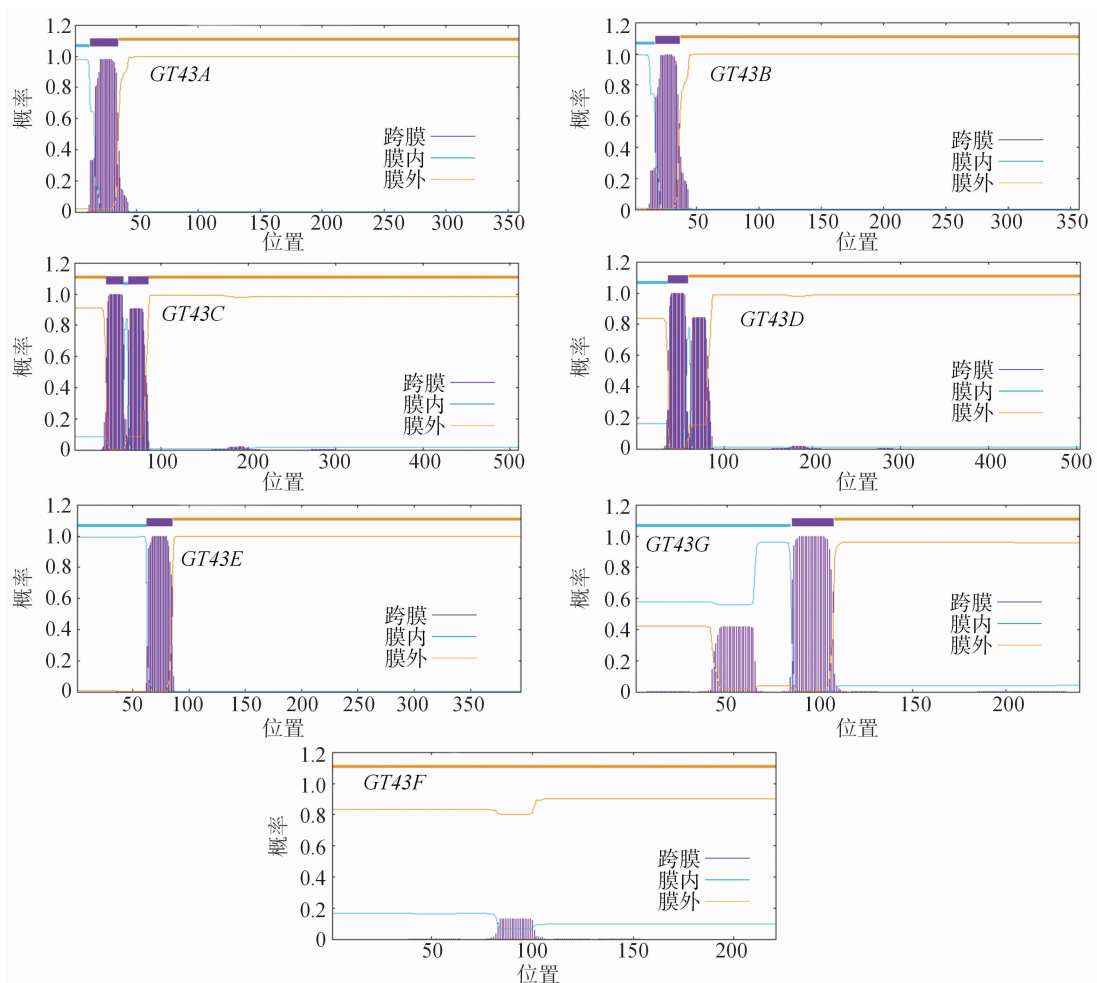


图3 GT43 基因蛋白结构预测

较高, *GT43C* 和 *GT43D* 相似性较高, 都存在跨膜区结构。 *GT43E* 和 *GT43G* 也存在跨膜区, 但是 *GT43F* 不存在跨膜区结构, 猜测可能是没有功能的假基因^[9]。

通过 MEME 软件分析 *GT43* 基因的 10 个基序, 结果(图 4)显示, 不同分支上的毛果杨 *GT43* 基因之间的 motif 存在差异, 而同一分支上的 motif 非常相近, 这与进化树和基因结构保持一致。其中 *GT43A* ~ *GT43E* 基因都包含 motif1 和 motif2, 且分布顺序一

致。其中 *GT43A* 和 *GT43B* 保守基序分布高度相似, 从 N 端到 C 端依次为 motif4、motif2、motif10、motif1、motif3、motif5、motif6; *GT43C* 和 *GT43D* 保守基序分布高度相似, 从 N 端到 C 端依次为 motif8、motif7、motif2、motif10、motif1、motif6、motif5、motif3、motif9; *GT43E* 与 *GT43A*、*GT43B* 相似, 只是缺少 motif4 和 motif6。而 *GT43F* 和 *GT43G* 则没有相同的保守结构域, 表明它们可能不发挥作用。



图4 *GT43* 基因保守基序分布(A)、motif 分析(B)、相同基序结构(C)

2.5 *GT43* 基因三级结构预测

基因的蛋白质三级结构就是一条多肽链折叠形成的空间结构。通过 SWISS - MODEL 软件对毛果杨 *GT43* 蛋白氨基酸序列的三级结构域进行在线预测(图 5)发现, 除 *GT43F* 之外, 6 个 *GT43* 基因都包含 1 个共同的结构, 并且位置和上述 motif2、motif1 保守基序的区域高度重合。

2.6 *GT43* 基因启动子元件分析

启动子是一个基因起始序列片段, 负责启动基因转录。它由多个顺式作用元件组成, 是调控基因表达的关键。对毛果杨 *GT43* 基因起始密码子上游 2 000 bp 的序列片段进行顺式作用元件分析(表 2)

发现, *GT43F* 不存在起始密码子上游片段(后续没有对 *GT43F* 的顺式作用原件进行分析)。其余基因除基础元件和部分功能不明的元件外, 共筛选出 165 个元件。光响应元件占比最大, 共 82 个(49.70%), 其次是激素类响应元件 49 个(29.70%)、非生物胁迫相关元件 23 个(13.94%)、蛋白结合位点元件 11 个(6.67%)(图 6)。其中激素响应相关的顺式作用元件主要包括脱落酸响应元件(ABRE)、茉莉酸响应元件(TGACG - motif、CGTCA - motif)、赤霉素响应元件(TATC - box、P - box)以及水杨酸响应元件(TCA - element), 说明 *GT43* 家族基因可能通过多种激素交叉影响在毛果杨生长发

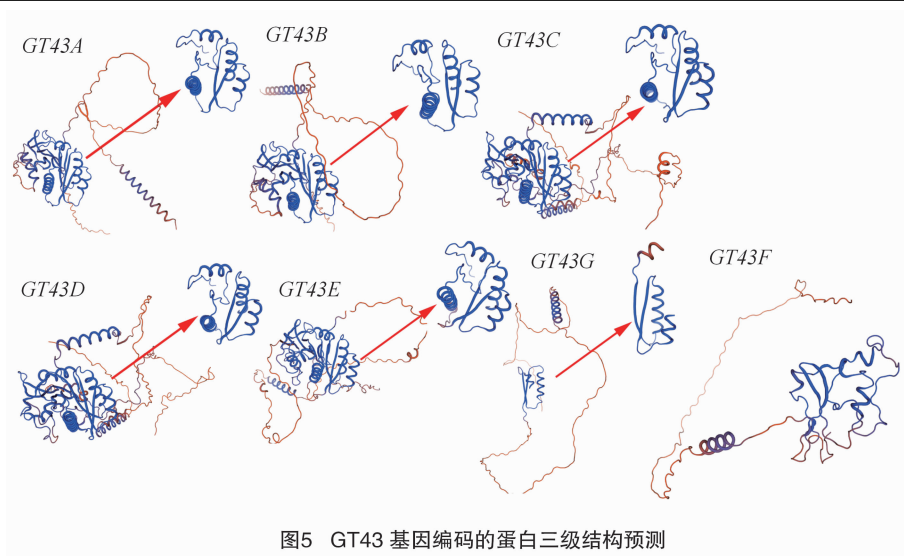


图5 GT43 基因编码的蛋白三级结构预测

育中发挥作用。生物胁迫相关的顺式作用元件主要有无氧诱导相关元件(ARE)、低温诱导相关元件(LTR)、干旱诱导相关元件(MBS)及防御和应激响应元件(TC-rich repeats),表明 GT43 家族基因可以通过多种途径响应非生物胁迫。

2.7 GT43 串联重复基因分析

在遗传学中, K_a/K_s 表示 2 个蛋白编码基因的非同义替换率(K_a)和同义替换率(K_s)之间的比例^[31]。较高的 K_a/K_s 可能表明基因在进化过程中经历了功能上的重要变化,而较低的 K_a/K_s 可能表明基因在进化过程中具有保守的功能。为了明确毛果杨 GT43 基因家族成员的进化选择模式,计算了 GT43 的 K_a/K_s (表 3),其比值均小于 1,表明杨树 GT43 基因家族成员都为纯化选择,在进化过程中保守。

2.8 GT43 在杨树不同组织部位的表达模式

为探讨 GT43 基因在毛果杨生长发育中的作用,本研究使用毛果杨不同组织部位的转录组数据,分析 GT43 基因在毛果杨不同组织部位的表达量。在上述对 GT43 基因的蛋白结构分析时发现,GT43F 可能是一个不发挥作用的假基因,且在转录组数据中并没有发现 GT43F 的数据,后续没有对 GT43F 进行表达量分析。其余基因的表达量结果(图 7)显示,GT43G 基因在茎部表达量最高,其次是在新叶中,在其他组织部位表达量较低或不表达;其余 5 个 GT43 基因主要在茎中表达,在木质部中表达量最高。其中,GT43E 基因在木质部表达量最高,其次是在韧皮部中;GT43D 基因除在木质部表达之外,在根中也存在少量表达;GT43A 和 GT43B

只在木质部特异表达,在其他组织部位表达量极低。

3 讨论与结论

木聚糖是决定硬木树种木材性能的主要化合物之一,是植物次生细胞壁的主要组成结构,其严重缺乏会导致植物茎部机械强度薄弱和木质部维管组织塌陷从而形成不规则木质部(irx)表型^[32-33]。目前,在拟南芥^[34]、水稻^[35]、竹子^[36]等多种模式植物中均有关于 GT43 基因的研究。然而,关于木本植物杨树中 GT43 基因家族的系统分析仍然较少。本研究根据 GT43 基因家族成员的理化性质、基因结构、蛋白质结构、启动子顺式作用元件以及不同组织中的表达量进行了深入分析。

在毛果杨基因组中,得到了 7 个 GT43 基因,理化性质分析发现,7 个 GT43 蛋白大部分是碱性蛋白且蛋白稳定性均较差,全都属于亲水性蛋白。系统进化分析发现,不同分支的成员进化关系差异较大,但属于同一进化分支的杨树 GT43 和拟南芥 GT43 基因家族成员的亲缘关系相比其他陆地植物最为相近,杨树共分为 3 个不同的分支,分别是 GT43A、GT43B(IRX9 同源)和 GT43E、GT43F、GT43G(IRX9L 同源)以及 GT43C、GT43D(IRX14/IRX14L 同源),与拟南芥的功能团分支一样,表明在杨树中 GT43 基因可能具有拟南芥 GT43 基因相似的功能。通过基因的结构、蛋白结构和 motif 分析发现,GT43F 基因在结构和保守结构域与其他 6 个基因不同,初步怀疑 GT43F 基因在木聚糖的合成过程中不起作用。但其余 6 个基因的基因结构和保守基序结构都是相似的,

表 2 GT43 家族基因启动子顺式作用元件

作用元件	序列	功能	数量
Box 4	ATTAAT	参与光响应性的保守 DNA 模块的一部分	28
ERE	ATTTTAAA	乙烯响应元件	16
ARE	AAACCA	无氧诱导所必需的	10
ABRE	ACGTG	参与脱落酸反应	10
G - box	CACGTC	顺式作用调节元件涉及光响应性	7
LTR	CCGAAA	参与低温反应	6
TCT - motif	TCTTAC	光响应元件的一部分	6
GT1 - motif	GGTTAA	光响应元件	5
TGACG - motif	TGACG	参与了 MeJA 反应	5
CGTCA - motif	CGTCA	参与了 MeJA 反应	5
MBS	CAACTG	参与干旱诱导	4
MRE	AACCTAA	参与光反应性的 MYB 结合位点	4
AT1 - motif	AATTATTTTATT	光响应模块的一部分	4
chs - CMA1a	TTACTTAA	光响应元件的一部分	4
TGA - element	AACGAC	生长素响应元件	4
AT - rich element	ATAGAAATCAA	富含 AT 的 DNA 结合蛋白 (ATBP - 1) 的结合位点	3
TC - rich repeats	GTTTTCTTAC	参与防御和压力反应	3
L - box	ATCCACCTAC	光响应元件的一部分	3
I - box	AGATAAGG	光响应元件的一部分	3
GATA - motif	GATAGGA	光响应元件的一部分	3
AE - box	AGAAACTT	光响应元件的一部分	3
TCA - element	CCATCTTTTT	参与水杨酸反应	3
P - box	CCTTTTG	赤霉素反应元件	3
O2 - site	GATGA (C/T) (A/G) TG (A/G)	玉米醇溶蛋白代谢调节的顺式作用调节元件	2
CCAAT - box	CAACGG	MYBHv1 结合位点	2
chs - CMA2a	TCACTTGA	光响应元件的一部分	2
TCCC - motif	TCTCCCT	光响应元件的一部分	2
ATCT - motif	AATCTAATCC	参与光响应性的保守 DNA 模块的一部分	2
ACE	CTAACGTATT	参与光响应的顺式作用元件	2
AuxRR - core	GGTCCAT	顺式作用调节元件参与生长素反应	2
HD - Zip 3	GTAAT (G/C) ATTAC	蛋白质结合位点	1
circadian	CAAAGATATC	参与昼夜节律控制的顺式作用调节元件	1
CAT - box	GCCACT	与分生组织表达相关的顺式作用调控元件	1
BoxⅢ	atCATTTTCACt	蛋白质结合位点	1
Sp1	GGGCGG	光响应元件	1
Gap - box	CAAATGAA (A/G) A	光响应元件的一部分	1
GA - motif	ATAGATAA	光响应元件的一部分	1
CAG - motif	GAAAGGCAGAC	光响应元件的一部分	1
TATC - box	TATCCCA	赤霉素反应元件	1

说明杨树 GT43 基因在进化上是保守的,串联重复基因分析表明 GT43 基因均为纯化选择也证明了这一点。顺式作用元件通常能够预测其在植物生长发育和适应环境胁迫过程中的重要作用。分析结果表明,

GT43 基因的启动子区域不仅有光响应相关顺式作用元件,还具有激素响应以及非生物胁迫响应相关的元件,表明 GT43 基因的表达可能主要受光照和激素的调控。同时,其在杨树应对逆境胁迫过程中也发挥重

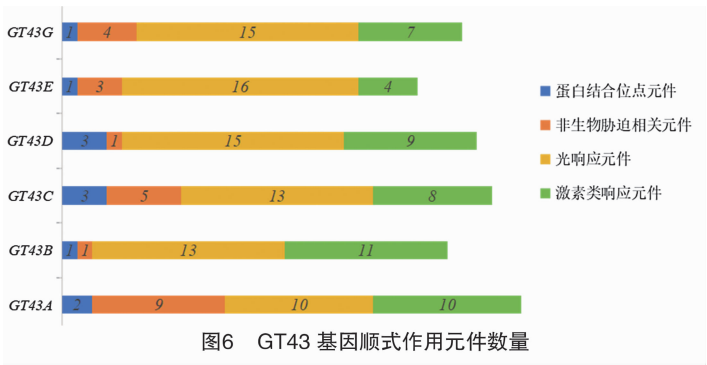


图6 GT43 基因顺式作用元件数量

表 3 毛果杨 GT43 基因的 K_a/K_s

ID	K_a	K_s	K_a/K_s
Potri. 002G107300 – Potri. 005G141500	0. 769 202	3. 658 276	0. 210 264
Potri. 016G086400 – Potri. 006G131000	0. 058 368	0. 301 164	0. 193 808
Potri. 007G047500 – Potri. 005G141500	0. 068 883	0. 347 689	0. 198 117
Porti. 006G131000 – Potri. 006G240200	0. 479 528	2. 599 668	0. 184 457

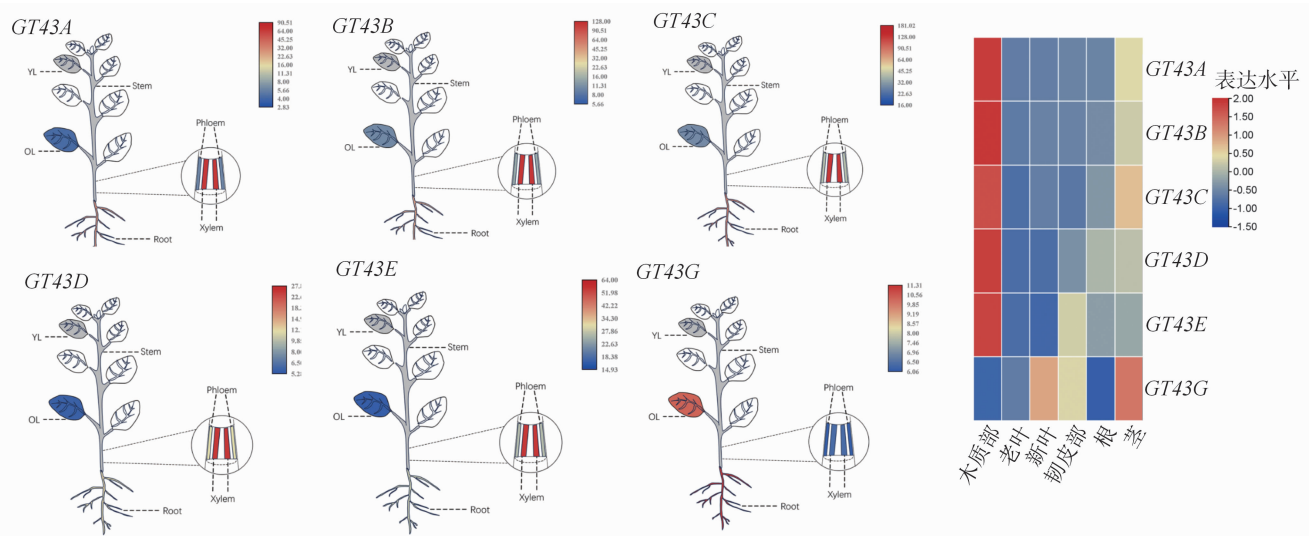


图7 GT43 基因在不同组织中的表达分析

要作用。这些顺式元件的存在暗示了 GT43 基因在调节植物对环境变化的反应和维持正常生长发育方面具有多重功能。

通过转录组数据中基因表达量的分析,进一步了解了 GT43 基因在杨树生长发育过程中的具体表达模式。发现 GT43 基因具有明显的组织特异性,均在茎中表达,其中 5 个基因在木质部中的表达量最高。已有研究表明,适量下调杨树 GT43B 和 GT43C 基因的表达量,会导致杨树木质部细胞壁变薄,木聚糖含量和链长减少,糖化效率增加^[9,32]。因此,推测杨树 GT43 基因是次生细胞壁中影响木聚糖合成的关键因素,从而影响着植物的生长发育和木材材性。然而,

杨树生长发育过程中 GT43 基因的具体功能及其分子调控机制仍需进一步深入研究。本研究结果将为探究杨树 GT43 基因的作用机制提供理论基础。

参考文献:

[1] Zhou J M, Du X J, Zhou S L, et al. Selectively isolated hemicellulose with high whiteness and molecular weight from poplar by sodium perborate - assisted alkali extraction [J]. Cellulose, 2023, 30 (8) : 4855 - 4871.

[2] Rao J, Lv Z W, Chen G G, et al. Hemicellulose: structure, chemical modification, and application [J]. Progress in Polymer Science, 2023, 140: 101675.

[3] Luo Y P, Li Z, Li X L, et al. The production of furfural directly from

- hemicellulose in lignocellulosic biomass: a review [J]. *Catalysis Today*, 2019, 319: 14–24.
- [4] Mellerowicz E J, Gorshkova T A. Tensional stress generation in gelatinous fibres: a review and possible mechanism based on cell – wall structure and composition [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(2): 551–565.
- [5] Curry T M, Peña M J, Urbanowicz B R. An update on xylan structure, biosynthesis, and potential commercial applications [J]. *The Cell Surface*, 2023, 9: 100101.
- [6] Derba – Maceluch M, Sivan P, Donev E N, et al. Impact of xylan on field productivity and wood saccharification properties in aspen [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1218302.
- [7] Mortimer J C, Miles G P, Brown D M, et al. Absence of branches from xylan in *Arabidopsis gux* mutants reveals potential for simplification of lignocellulosic biomass [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(40): 17409–17414.
- [8] Petersen P D, Lau J, Ebert B, et al. Engineering of plants with improved properties as biofuels feedstocks by vessel – specific complementation of xylan biosynthesis mutants [J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2012, 5(1): 84.
- [9] Ratke C, Terebienieć B K, Winstrand S, et al. Downregulating aspen xylan biosynthetic GT43 genes in developing wood stimulates growth via reprogramming of the transcriptome [J]. *New Phytologist*, 2018, 219(1): 230–245.
- [10] Lim E K, Bowles D J. A class of plant glycosyltransferases involved in cellular homeostasis [J]. *EMBO Journal*, 2004, 23(15): 2915–2922.
- [11] Lairson L L, Henrissat B, Davies G J, et al. Glycosyltransferases: structures, functions, and mechanisms [J]. *Annual Review of Biochemistry*, 2008, 77: 521–555.
- [12] 吴嵩民, 赵先海, 解巧丽, 等. 葡萄糖醛酸木聚糖生物合成研究进展 [J]. *华南农业大学学报*, 2015, 36(4): 1–10.
- [13] Busse – Wicher M, Grantham N J, Lyczakowski J J, et al. Xylan decoration patterns and the plant secondary cell wall molecular architecture [J]. *Bochemical Society Transaction*, 2016, 44: 74–78.
- [14] Chong J, Baltz R, Schmitt C, et al. Downregulation of a pathogen – responsive tobacco UDP – Glc: phenylpropanoid glucosyltransferase reduces scopoletin glucoside accumulation, enhances oxidative stress, and weakens virus resistance [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(5): 1093–1107.
- [15] Lelarge – Trouverie C, Cohen M, Tremulot L, et al. Metabolite modification in oxidative stress responses: a case study of two defense hormones [J]. *Free Radicel Blogogy and Medicine*, 2023, 196: 145–155.
- [16] Bais V S, Batra S, Prakash B. Identification of two highly promiscuous thermostable sugar nucleotidyltransferases for glycorandomization [J]. *Febs Journal*, 2018, 285(15): 2840–2855.
- [17] Tohge T, Nishiyama Y, Hirai M Y, et al. Functional genomics by integrated analysis of metabolome and transcriptome of *Arabidopsis* plants over – expressing an MYB transcription factor [J]. *Plant Journal*, 2005, 42(2): 218–235.
- [18] Poppenberger B, Berthiller F, Lucyshyn D, et al. Detoxification of the *Fusarium* mycotoxin deoxynivalenol by a UDP – glucosyltransferase from *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(48): 47905–47914.
- [19] Fujioka S, Sakurai A. Biosynthesis and metabolism of brassinosteroids [J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100(3): 710–715.
- [20] Woodward A W, Bartel B. A receptor for auxin [J]. *The Plant Cell*, 2005, 17(9): 2425–2429.
- [21] Smith P J, Wang H T, York W S, et al. Designer biomass for next – generation biorefineries: leveraging recent insights into xylan structure and biosynthesis [J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2017, 10: 286.
- [22] Oikawa A, Joshi H J, Rennie E A, et al. An integrative approach to the identification of *Arabidopsis* and rice genes involved in xylan and secondary wall development [J]. *PLoS One*, 2010, 5(11): e15481.
- [23] Lee C H, Zhong R Q, Ye Z H. *Arabidopsis* family GT43 members are xylan xylosyltransferases required for the elongation of the xylan backbone [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2012, 53(1): 135–143.
- [24] Lee C H, Teng Q, Huang W L, et al. The *Arabidopsis* family GT43 glycosyltransferases form two functionally nonredundant groups essential for the elongation of glucuronoxylan backbone [J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(2): 526–541.
- [25] Peña M J, Zhong R Q, Zhou G K, et al. *Arabidopsis* irregular xylem8 and irregular xylem9: implications for the complexity of glucuronoxylan biosynthesis [J]. 2007, 19(2): 549–563.
- [26] Wu A M, Hörnblad E, Voxeur A, et al. Analysis of the *Arabidopsis* *IRX9/IRX9 – L* and *IRX14/IRX14 – L* pairs of glycosyltransferase genes reveals critical contributions to biosynthesis of the hemicellulose glucuronoxylan [J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(2): 542–554.
- [27] 万 峰. 水稻糖基转移酶 GT43 基因家族生物信息学分析及遗传转化研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2017.
- [28] Lee C H, Teng Q, Zhong R Q, et al. Functional roles of rice glycosyltransferase family GT43 in xylan biosynthesis [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2014, 9(1): e27809.
- [29] Yang G, Cao W Q, Liu D X, et al. Growth and development simulation based on functional – structural model GreenLab for poplar (*Salicaceae*) [J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(13): 3071–3077.
- [30] Plomion C, Leprovost G, Stokes A. Wood formation in trees [J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(4): 1513–1523.
- [31] Hurst L D. The K_a/K_s ratio: diagnosing the form of sequence evolution [J]. *Trends in Genetics*, 2002, 18(9): 486.
- [32] Lee C H, Teng Q, Zhong R Q, et al. Molecular dissection of xylan biosynthesis during wood formation in poplar [J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(4): 730–747.
- [33] Brown D M, Goubet F, Wong V W, et al. Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis [J]. *The Plant Journal*, 2007, 52(6): 1154–1168.

侯哲,姜正之,沈萍,等.亮叶月季叶绿体基因组密码子偏好性分析[J].江苏农业科学,2025,53(7):38-44.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.07.005

亮叶月季叶绿体基因组密码子偏好性分析

侯哲¹,姜正之²,沈萍¹,黄长兵¹

(1.苏州农业职业技术学院园林工程学院,江苏苏州 215008; 2.苏州市华冠园园艺科技有限公司,江苏苏州 215500)

摘要:本研究选取亮叶月季叶绿体基因组的 58 条 CDS 蛋白编码基因序列作为研究对象,进行了密码子偏好性的分析。使用 CodonW 1.4.2 和 EMBOSS 软件对亮叶月季的密码子碱基组成进行分析,得到 GC、ENC、RSCU 等参数,基于这些参数,用 Origin、SPSS 等软件进行中性绘图分析、PR2 - plot 分析、ENC - plot 分析和相关性分析,并选出最优密码子。结果表明,亮叶月季叶绿体基因组密码子不同碱基位置的 GC 含量顺序分别为 $GC_1(46.38\%) > GC_2(39.63\%) > GC_3(25.08\%)$,说明亮叶月季密码子优先使用以 A 或 T 结尾的碱基;中性绘图分析结果显示, GC_{12} 与 GC_3 的相关性不显著,密码子第 3 位上的碱基构成可能与第 1、2 位上的不同,可以推断出密码子的偏好性主要受自然选择的影响;ENC - plot 分析结果显示,绝大多数基因在标准曲线的下方,表明 ENC 的实际值与 ENC 的预期值之间存在一定距离,可以看出密码子偏好性不仅受到突变压力的影响,还受到选择压力的影响;PR2 - plot 绘图分析中,大部分亮叶月季密码子基因坐落在右下方,说明密码子在第 3 位碱基的使用上具有偏好性,且使用次数表现为 $T > A, G > C$ 。综上,选择和突变等因素共同影响着亮叶月季叶绿体基因组密码子的偏好性。在亮叶月季叶绿体基因组中共筛选出 UUU、UUA、CUU、AUA、AAU、GUA、UCA、ACA、CAU、GAU、UGU、CGA、AGU、AGA、GGU、GGA 等 16 个最优密码子,并全部以 A 或 U 结尾。

关键词:亮叶月季;叶绿体基因组;密码子偏好性;突变;选择

中图分类号:S188;S685.120.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)07-0038-07

密码子是信使 RNA 分子上每相邻的 3 个核苷酸编成的一组,能够编码某种特定的氨基酸合成蛋白质的碱基序列,每个氨基酸由信使 RNA 上的 3 个碱基所决定。经过大自然的不断选择和物种进化,自然界中目前存在着 64 个密码子,除了 3 个终止密

码子外,其余 61 个密码子共同编码 20 种氨基酸。有 18 种氨基酸至少由 2 个或者 2 个以上的密码子共同编码(除甲硫氨酸、色氨酸只有 1 个密码子可以编码),这称为密码子的简并性,能共同编码同一种氨基酸的密码子称为同义密码子^[1]。在不同的物种和生物体中,这些同义密码子的使用频率不一。甚至对一种氨基酸来说,在编码不同蛋白时使用该氨基酸同义密码子的频率也会有很大的不同,大部分生物在编码氨基酸时偏好于使用这些密码子中的 1 个或几个特定的同义密码子,即密码子的偏好性。在编码某种氨基酸时使用率最高的密码子为最优密码子,而使用次数较少的密码子为稀有或利用率低的密码子^[2]。在自然界的不同物种中密码子的偏好性广泛存在,并受到许多客观因素的直接影

收稿日期:2023-03-22

基金项目:江苏省高等学校基础科学(自然科学)研究面上项目(编号:23KJB220008);苏州市科技计划(农业科技创新)面上项目(编号:SNG2022025);江苏省种业振兴“揭榜挂帅”项目(编号:JBGS[2021]109);苏州农业职业技术学院博士提升计划科研启动基金(编号:BS[2022]08)。

作者简介:侯哲(1991—),男,山西运城人,博士,讲师,从事园林植物抗性分子机制研究。E-mail:houshedota@163.com。

通信作者:黄长兵,硕士,副研究员,从事观赏植物新品种选育与抗性研究。E-mail:cbhuang@szai.edu.cn。

[34] Lee C H, Teng Q, Zhong R Q, et al. Three *Arabidopsis* DUF579 domain - containing GXM proteins are methyltransferases catalyzing 4 - O - methylation of glucuronic acid on xylan[J]. Plant & Cell Physiology, 2012, 53(11): 1934 - 1949.

[35] Chiniquy D, Varanasi P, Oh T, et al. Three novel rice genes closely related to the *Arabidopsis* *IRX9* *IRX9L* and *IRX14* genes and their

roles in xylan biosynthesis[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 83.

[36] Li Z, Wang X Y, Yang K B, et al. Identification and expression analysis of the glycosyltransferase GT43 family members in bamboo reveal their potential function in xylan biosynthesis during rapid growth[J]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 867.