

李欣远,刘鑫,朱倩,等. *PtGRAS* 基因家族鉴定及在干旱胁迫中的响应模式[J]. 江苏农业科学,2026,54(9):34-45.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.09.005

PtGRAS 基因家族鉴定及在干旱胁迫中的响应模式

李欣远^{1,2}, 刘鑫^{1,2}, 朱倩^{1,2}, 成锐^{1,2}, 吴海玲^{1,2}, 陈岳文^{1,2}

(1. 湖南农业大学园艺学院,湖南长沙 410128; 2. 岳麓山实验室,湖南长沙 410128)

摘要:为在全基因组水平上鉴定枳 [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.] GRAS 家族成员,并分析其在干旱胁迫下的表达特性,挖掘响应干旱的关键 GRAS 基因,应用生物信息学方法对全基因组范围内的 *PtGRAS* 家族成员进行鉴定,并对其进化发育、结构特征、顺式作用元件和共线性进行分析;同时分析枳不同组织转录组和干旱转录组中 GRAS 基因的表达模式。结果显示,从枳基因组中鉴定出 46 个 GRAS 成员,进化发育分析将其分为 7 个簇,同一簇成员具有相似且保守的结构特征。共线性分析结果显示,片段复制事件在枳 GRAS 家族扩张中起主导作用。启动子分析结果显示,茉莉酸甲酯响应元件(TGACG-motif、CGTCA-motif)、脱落酸响应元件(ABRE)、厌氧响应元件(ARE)及干旱诱导响应元件(MBS)在 GRAS 基因启动子中的分布最为广泛。组织表达谱分析结果表明,大多数 *PtGRAS* 基因在枳根和叶中特异性表达,结合干旱转录组分析发现,*PtGRAS9*、*PtGRAS13*、*PtGRAS22*、*PtGRAS37*、*PtGRAS39* 在枳根系中特异性高表达,且受干旱诱导后表达量显著上调;通过 qPCR 验证进一步确认,*PtGRAS9*、*PtGRAS37*、*PtGRAS39* 的表达量在干旱处理枳的根组织中分别上调 3.0、2.8、2.1 倍。非生物胁迫响应元件(ABRE、MBS、MeJA)在启动子中显著富集,提示其通过激素信号调控 GRAS 基因表达。结合表达谱与 qPCR 验证结果发现,*PtGRAS9*、*PtGRAS37*、*PtGRAS39* 在根系中受干旱显著诱导,提示其可能通过响应干旱信号调控下游靶基因,在抗干旱胁迫中发挥重要作用。本研究首次在枳基因组中鉴定出 46 个 GRAS 转录因子,并揭示其进化保守性与结构多样性,可为深入解析枳根系耐旱机制提供重要的理论依据和候选基因资源。

关键词:枳;GRAS;家族分析;干旱;胁迫;表达模式

中图分类号:S188;S666.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)09-0034-11

干旱胁迫是农业生产的主要限制因素,影响植物的生长发育和代谢平衡。干旱引发的水分缺失会直接导致细胞膜流动性下降、细胞质浓缩及活性氧(ROS)过量积累,进而破坏细胞稳态,诱发脂质过氧化、蛋白质变性 DNA 损伤等连锁反应^[1-2]。为应对这一逆境,植物进化出多层次的分子调控机制,其中转录因子(transcription factor,TF)作为信号传导的核心枢纽,通过动态调控下游靶基因的表达,协调植物的生理与生化适应策略^[3]。例如,NAC、WRKY 和 bZIP 等转录因子家族已被证实通过激活抗

氧化酶系统或渗透调节物质(如脯氨酸、甜菜碱)的合成基因,增强植物的耐旱性^[2,4]。GRAS 家族作为植物特有的转录因子,广泛参与植物激素(如 GA、ABA)信号转导、根系发育及非生物胁迫响应^[5-6]。

GRAS 蛋白为植物特异性转录调控因子,其功能多样性源于独特的结构域特征。GRAS 家族因模式成员 GAI(GA insensitive)、RGA(RGA suppressor)和 SCR(SCARECROW)而得名^[7-9]。典型的 GRAS 蛋白序列长度为 400~700 个氨基酸残基(aa),具有显著的核定位特性^[10],其 C 端 GRAS 结构域通过 LHR I、VHHD、LHR II、PFYRE 和 SAW 等保守基序维持功能稳定性^[11-12],而 N 端可变区则介导特异性分子互作。这种“结构保守性-功能可塑性”的分子特征,奠定了 GRAS 家族调控植物多维生命活动的结构基础。系统发育分析揭示,GRAS 家族呈现功能亚族分化特征:(1)发育调控模块。AtSCR/AtSHR 通过协调细胞不对称分裂调控根系径向发育^[13];OsSCR 参与气孔形态建成;赤霉素(GA)信号途径中的 GRAS 亚家族 DELLA 蛋白作为负调控因子参与调控植物的生长发育^[14]。(2)激素信号枢纽。

收稿日期:2025-04-21

基金项目:湖南省湘西州技术攻关“揭榜挂帅”项目(编号:2024JBGS0001);国家现代农业技术体系建设专项(编号:CARS-26);湖南省自然科学基金青年项目(编号:2024JJ6240);湖南省教育厅科学研究优秀青年项目(编号:23B0191)。

作者简介:李欣远(2000—),男,山东青岛人,硕士研究生,主要从事柑橘非生物胁迫响应方面的研究。E-mail:2239087658@qq.com。

通信作者:陈岳文,讲师,主要从事柑橘生理栽培及非生物胁迫响应方面的研究。E-mail:chenyuewen@hunau.edu.cn。

DELLA 亚家族 (AtGAI、AtRGA 等) 是赤霉素信号通路的核心抑制因子^[8,11,15-16]; AtRGL3 整合茉莉酸信号通路^[17]; OsGRAS19 则正向调控油菜素内酯信号转导^[18-19]。(3) 逆境应答模块。BnLAS 通过优化气孔动力学与表皮蜡质合成增强拟南芥耐旱性^[20]; DELLA 蛋白通过与 ABA 信号通路中的 ABF2 转录因子相互作用, 提升植物的抗旱能力^[21]; 佛手 SCL5 能受到干旱和渗透胁迫诱导^[22]。上述功能网络表明, GRAS 家族是植物-环境互作的关键调控枢纽。

目前 GRAS 家族已在苹果^[23]、草莓^[24]、甜橙^[25]、拟南芥^[26]、番茄^[27]、大豆^[28]和甘薯^[29]等物种中完成系统鉴定。枳 (*Poncirus trifoliata*) 作为柑橘生产中的主要砧木, 因其突出的抗逆性 (尤其是抗旱性) 被广泛使用。然而, 枳 GRAS 家族的成员鉴定、进化模式及干旱响应机制仍不明确。本研究基于枳全基因组数据, 系统开展枳 GRAS 家族的全基因组鉴定, 并对其进化关系、基因结构、启动子顺式作用元件、共线性关系及组织表达模式进行全面解析; 同时, 通过干旱胁迫处理试验, 深入探究 *PtGRAS* 基因在非生物胁迫响应中的功能特征, 旨在完善柑橘属 GRAS 家族的基础数据, 并为解析柑橘砧木抗逆分子机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验时间与地点

试验于 2024 年 12 月在湖南农业大学国家柑橘改良中心长沙分中心完成。

1.2 试验材料

本试验的研究对象为 3 月龄枳 [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.] 实生苗, 植株通过嫩籽播种培育而成, 定植于湖南农业大学国家柑橘改良中心长沙分中心温室大棚内。选取株高、茎粗等形态指标一致的健壮幼苗进行干旱梯度处理, 通过精准称重法控制土壤含水量。试验初期, 首先将育苗基质充分干燥并测定单盆基质干重 ($W_{\text{干重}}$)。随后进行饱和和灌水, 静置 48 h, 待重力水充分排出后, 测定基质饱和和重 ($W_{\text{饱和}}$)。通过差值法计算单盆基质最大持水量 ($W_{\text{持水量}} = W_{\text{饱和}} - W_{\text{干重}}$)。试验设置 4 个处理组: 对照组 (CK) 维持基质最大持水量的 60% ~ 70%; 干旱处理组设 3 个梯度, 分别为轻度干旱 (DT1, 50% 持水量)、中度干旱 (DT2, 40% 持水量) 和重度干旱 (DT3, 30% 持水量)。对照组实施常规灌溉, 各干旱处理组通过自然干旱法达到目标含水

量后维持处理。各处理组设 3 个生物学重复, 每个重复包含 6 株幼苗。完整取出植株, 轻柔去除根系附着基质后, 迅速截取根尖组织, 经液氮速冻后转移至 -80 °C 超低温冰箱保存, 用于后续分子生物学分析。

1.3 分析方法

1.3.1 枳 GRAS 家族成员鉴定和相关生物信息学分析 柑橘属数据源: 访问华中农业大学甜橙基因组数据库 (<http://citrus.hzau.edu.cn/>), 下载甜橙 [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck] 和枳全蛋白组 fasta 文件; 模式植物数据源: 从 ensemble plant 网站 (<https://plants.ensembl.org/index.html>) 中下载拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 和番茄 (*Solanum lycopersicum*) 蛋白组; 另外, 从拟南芥数据库 TAIR - Home Page (<https://www.arabidopsis.org/>) 中下载 46 个 AtGRAS 的蛋白序列。

首先, 用 AtGRAS 家族成员的蛋白序列为模板, 与枳的蛋白组进行双向比对, 以 E 值 $\leq 1 \times 10^{-5}$ 作为枳 GRAS 候选蛋白判断标准。其次, 从 Pfam 数据库 (<http://pfam.xfam.org/>) 中下载 GRAS 特征结构域的 HMM 模型 PF03330 和 PF00447 文件, 在 Linux 虚拟机系统中利用 hmmsearch 搜索工具对甜橙、枳 GRAS 成员进行筛选 (设定阈值为 $E \leq 1 \times 10^{-5}$), 经人工去冗余后构建核心数据集。运用 ExPASy 生物计算平台 (<https://www.expasy.org/>) 进行蛋白质组学表征分析, 涵盖等电聚焦特性 (pI)、分子量分布 (MW)、氨基酸组分等参数。最后, 通过 Cell - PLoc 2.0 系统 (<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/>) 进行亚细胞定位概率预测。

基于甜橙基因组注释文件 (GFF3 格式), 采用 MEME Suite 5.5.0 在线平台 (<https://meme-suite.org/meme/>) 对枳 *PtGRAS* 蛋白进行基序特征解析, 设置最大基序识别数为 20, 系统检测其保守序列的空间分布规律及长度变异特征。通过 TBtools 的 Gene Structure View 模块构建基因外显子-内含子拓扑架构, 并与鉴定基序进行共定位可视化呈现。利用 MEGA 5.0 的 ClustalW 算法对枳与拟南芥的 GRAS 蛋白进行全序列多维度比对, 采用邻接法 (Neighbor - Joining) 构建系统进化树, 参数设置: Bootstrap 重复抽样 1 000 次, 泊松模型校正, 成对删除缺失数据, 其余参数保持默认配置。

PtGRAS 基因组启动子区域顺式作用元件的预测与分析通过以下步骤完成: 首先, 运用 TBtools 生物信息学软件对枳基因组进行上游 2 000 bp 启动子

序列的提取。然后,基于 PlantCARE 在线预测平台 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 对获得的 *PtGRAS* 基因启动子区域进行顺式作用元件系统性扫描,并利用 Microsoft Excel 软件对所得预测数据进行统计分类与数据整理,采用 TBtools 内置的 HeatMap 可视化模块进行元件丰度热图构建。最后,应用同源软件 TBtools 的 Simple BioSequence Viewer 程序对顺式作用元件在启动子区域的分布特征进行可视化展示。

首先使用 TBtools 软件中的 Fasta Stats 功能模块进行染色体基础信息统计。针对 *PtGRAS* 基因家族的系统进化分析,采用 TBtools 软件中的 One Step MCSanX - Super Fast 程序进行物种内共线性检测(筛选阈值设置为 30),并通过 Advanced Circos 可视化模块构建基因组共线性环形图谱。在跨物种比较分析中,整合甜橙、番茄及拟南芥的全基因组序列与 GFF3 注释文件,运用 TBtools 软件的 One Step MCSanX - Super Fast 程序进行多物种染色体共线性关系解析,最终采用 Dual Synteny Plot for MCSanX 功能模块实现物种间共线性位点的双向可视化展示。

1.3.2 *PtGRAS* 基因家族的表达谱分析 枳 *PtGRAS* 基因家族在不同组织中的表达谱数据提取自华中农业大学甜橙注释项目数据库 (<http://citrus.hzau.edu.cn/orange/>) 以及笔者所在课题组前期测序获得送检的枳干旱根系转录组。每个组织使用 3 个独立的样本和文库测序,得到枳不同组织的转录组数据和枳干旱根的转录组数据,采用 $\log_2(\text{FPKM} + 1)$ 算法对原始表达值进行数据转换后,通过 TBtools 生物信息学软件中的 HeatMap 功能模块完成基因表达模式热图的可视化构建。

1.3.3 RNA 提取、qPCR 分析 以不同干旱胁迫程度的枳根系组织为材料,采用 RNAprep Pure Plant Kit(天根生物技术有限公司,北京,中国)提取总 RNA。通过酶标仪进行核酸 $D_{260\text{ nm}}/D_{280\text{ nm}}$ 比值分析及浓度定量。随后,基于 Evo M - MLV 反转录试剂盒(艾科瑞生物科技有限公司,湖南,中国)将纯化 RNA 反转录为 cDNA 第一链。实时荧光定量 PCR(RT - qPCR)检测体系采用 Talent qPCR 预混液(SYBR Green I,天根生物技术有限公司,中国)构建,于 CFX96 Touch™ 实时荧光定量 PCR 仪(Bio - Rad 公司,Hercules,美国)上完成扩增检测。试验以柑橘 *Actin* 基因为内参对照,扩增程序参数:95 ℃ 预变性 3 min;95 ℃ 变性 5 s,58 ℃ 退火 10 s,72 ℃ 延伸

15 s,共 40 个循环。

1.4 数据统计分析

将获得的数据用 Excel 进行统计与处理,使用 Graph Pad 8.0 进行差异显著性分析和作图。

2 结果与分析

2.1 *PtGRAS* 成员的鉴定与理化性质分析

通过同源性搜索和结构域分析,共鉴定出 46 个枳 *PtGRAS* 蛋白成员,根据其在染色体上的位置,将其命名为 *PtGRAS1* ~ *PtGRAS46*。对 *PtGRAS* 家族成员的理化性质进行分析,结果(表 1)表明,蛋白序列长度为 316 ~ 800 aa,分子量范围为 34.61 ~ 89.92 ku,等电点介于 4.75 ~ 7.64 之间。亚细胞概率定位预测结果显示,所有的 *PtGRAS* 家族成员均定位于细胞核中,符合其作为转录因子的特征。

2.2 *PtGRAS* 的系统发育分析

枳与模式植物拟南芥的 *GRAS* 家族系统发育分析清晰揭示了 2 个物种间 *GRAS* 基因家族的进化关系及亚家族分类特征。结果(图 1)表明,*PtGRAS* 成员与 *AtGRAS* 成员形成明确的一致簇,均可分为 7 个亚家族,分别为 PAT1、SHR、LISCL、SCR、DELLA、MOC 和 HAM。枳的 *GRAS* 成员在不同亚家族中的分布存在差异,其中 LISCL 和 DELLA 亚家族成员数量较多,分别为 11 个和 10 个;HAM 亚家族有 9 个成员,而 SCR 和 MOC 亚家族的成员数量较少,分别为 3 个和 2 个。上述结果表明,*PtGRAS* 家族在进化过程中表现出较强的保守性。

2.3 *PtGRAS* 的基因结构及保守基序分析

基于比较基因组学方法,对 *PtGRAS* 的基因结构、保守结构域组成及外显子 - 内含子排列模式进行系统性分析。通过 MEME motif 分析构建 20 个 motif,依次命名为 motif1 ~ motif20,长度范围为 11 ~ 50 个氨基酸,其中 motif1、motif4、motif6、motif7、motif9 这 5 个基序在所有 *PtGRAS* 成员中表现出高度的保守性(图 2)。值得注意的是,motif13 和 motif18 为 LISCL 亚家族特有的基序,motif19 为 PAT1 亚家族特有的基序,而 motif20 则为 HAM 亚家族特有的基序。不同亚家族之间的蛋白基序类型差异较大,但相同亚家族的蛋白基序则表现出较高的保守性。

为进一步研究 *PtGRAS* 家族成员的进化关系,对所有鉴定出的 *PtGRAS* 基因进行外显子/内含子结构分析,结果如图 2 - C 所示,所有 *PtGRAS* 基因的外显子数量在 0 ~ 19 个之间。除 *PtGRAS15*(19 个

表 1 *PtGRAS* 成员理化性质分析

基因名称	基因 ID	蛋白长度 (aa)	等电点	分子量 (ku)	亚细胞 定位预测
<i>PtGRAS1</i>	Pt1g002780.1	472	5.36	52.08	细胞核
<i>PtGRAS2</i>	Pt1g013090.1	447	7.64	50.08	细胞核
<i>PtGRAS3</i>	Pt1g015640.1	540	5.44	60.18	细胞核
<i>PtGRAS4</i>	Pt1g016350.1	468	6.54	53.25	细胞核
<i>PtGRAS5</i>	Pt2g002190.1	425	5.40	47.50	细胞核
<i>PtGRAS6</i>	Pt2g009710.1	684	5.62	75.05	细胞核
<i>PtGRAS7</i>	Pt2g015050.1	536	5.79	59.95	细胞核
<i>PtGRAS8</i>	Pt2g018850.1	595	5.07	65.10	细胞核
<i>PtGRAS9</i>	Pt2g027860.1	498	5.57	55.90	细胞核
<i>PtGRAS10</i>	Pt3g006760.1	514	5.72	74.10	细胞核
<i>PtGRAS11</i>	Pt3g008190.1	731	6.82	80.86	细胞核
<i>PtGRAS12</i>	Pt3g010100.1	667	6.84	57.25	细胞核
<i>PtGRAS13</i>	Pt3g024780.1	460	5.23	51.75	细胞核
<i>PtGRAS14</i>	Pt3g030510.1	519	6.10	58.44	细胞核
<i>PtGRAS15</i>	Pt3g035890.1	606	5.82	68.42	细胞核
<i>PtGRAS16</i>	Pt3g040090.1	700	5.54	76.98	细胞核
<i>PtGRAS17</i>	Pt3g040100.1	665	5.45	73.53	细胞核
<i>PtGRAS18</i>	Pt4g001130.1	478	5.71	53.57	细胞核
<i>PtGRAS19</i>	Pt4g005680.1	504	6.55	56.40	细胞核
<i>PtGRAS20</i>	Pt4g023020.1	749	5.49	84.44	细胞核
<i>PtGRAS21</i>	Pt5g005370.1	479	6.31	55.21	细胞核
<i>PtGRAS22</i>	Pt5g007240.1	512	5.04	57.35	细胞核
<i>PtGRAS23</i>	Pt5g008520.1	316	5.00	34.61	细胞核
<i>PtGRAS24</i>	Pt6g004680.1	545	4.93	60.38	细胞核
<i>PtGRAS25</i>	Pt6g010430.1	441	5.16	48.32	细胞核
<i>PtGRAS26</i>	Pt6g010910.1	416	6.02	45.79	细胞核
<i>PtGRAS27</i>	Pt6g012430.1	502	4.75	57.07	细胞核
<i>PtGRAS28</i>	Pt6g012440.1	480	5.24	55.34	细胞核
<i>PtGRAS29</i>	Pt6g015060.1	747	5.90	84.95	细胞核
<i>PtGRAS30</i>	Pt7g001420.1	607	5.70	66.93	细胞核
<i>PtGRAS31</i>	Pt7g002100.1	606	5.84	66.99	细胞核
<i>PtGRAS32</i>	Pt7g012560.1	561	5.58	62.19	细胞核
<i>PtGRAS33</i>	Pt7g016010.1	490	5.26	55.34	细胞核
<i>PtGRAS34</i>	Pt7g016410.1	459	5.80	51.47	细胞核
<i>PtGRAS35</i>	Pt7g018450.1	531	6.09	59.50	细胞核
<i>PtGRAS36</i>	Pt7g018690.1	622	5.27	68.69	细胞核
<i>PtGRAS37</i>	Pt8g010410.1	800	5.11	89.92	细胞核
<i>PtGRAS38</i>	Pt8g010420.1	632	5.98	71.83	细胞核
<i>PtGRAS39</i>	Pt8g010430.1	687	6.53	77.59	细胞核
<i>PtGRAS40</i>	Pt8g010440.1	706	6.25	79.88	细胞核
<i>PtGRAS41</i>	Pt9g001390.1	600	5.03	68.48	细胞核
<i>PtGRAS42</i>	Pt9g001400.1	358	6.84	40.73	细胞核
<i>PtGRAS43</i>	Pt9g001420.1	430	6.07	48.71	细胞核
<i>PtGRAS44</i>	Pt9g019430.1	609	6.16	67.90	细胞核
<i>PtGRAS45</i>	Pt9g021350.1	529	5.39	59.41	细胞核
<i>PtGRAS46</i>	PtUn014480.1	448	5.69	49.75	细胞核

外显子)、*PtGRAS5* (14 个外显子) 和 *PtGRAS4* (7 个外显子) 外, 大多数基因仅包含 0 ~ 2 个外显子。大多数 *PtGRAS* 基因的结构相对简单, 仅有少量基因在外显子数量上呈现复杂性。

为探索 *PtGRAS* 基因的调控机制, 对 *PtGRAS* 基因上游 2 000 bp 的启动子区域进行顺式作用元件预测。结果(图 3) 显示, 该启动子区域显著富集脱落酸(ABA) 响应元件(ABRE)、赤霉素(GA) 响应元件、茉莉酸甲酯(MeJA) 响应元件、水杨酸响应元件(TCA - element) 以及生长素响应元件(TGA - element AuxRR - core) 等 5 类激素响应元件, 同时还发现了 5 种非生物胁迫响应元件, 其中以茉莉酸甲酯和脱落酸的响应元件富集最为显著。例如, *PtGRAS35* 和 *PtGRAS36* 各含有 10 个茉莉酸甲酯响应元件, 而 *PtGRAS9* 则含有 8 个茉莉酸甲酯响应元件; *PtGRAS44* 拥有 12 个脱落酸响应元件。此外, *PtGRAS* 基因启动子中的胁迫响应元件包括 TC - rich repeats、WUN - motif、MBS、LTR、ARE 和 DRE, 其中 ABRE 和 ARE 元件的分布最为广泛, 特别是 *PtGRAS44* 包含 8 个 ABRE 元件。这种丰富的元件分布可能与基因在胁迫条件下的精细调控密切相关, 可为进一步研究其功能机制提供重要线索。

2.5 *PtGRAS* 基因共线性分析

从图 4 - A 可以看出, 46 个 *PtGRAS* 基因不均匀地分布在 9 条染色体上(Chr1 ~ Chr9), 大多数 *PtGRAS* 成员集中在 3、6、7 号染色体上, 其中 3 号染色体含有的 *PtGRAS* 基因最多(8 个), 而 4、5 号染色体的 *PtGRAS* 基因数量最少, 仅有 3 个。

通过共线性分析(图 4 - B) 发现, 枳基因组中的 GRAS 基因没有串联重复事件, 但存在 7 对片段重复事件, 分别为 *PtGRAS3*/*PtGRAS9*、*PtGRAS7*/*PtGRAS9*、*PtGRAS8*/*PtGRAS24*、*PtGRAS10*/*PtGRAS19*、*PtGRAS11*/*PtGRAS16*、*PtGRAS15*/*PtGRAS41* 和 *PtGRAS20*/*PtGRAS37*, 其中 *PtGRAS9* 同时与 *PtGRAS3* 和 *PtGRAS7* 存在片段重复, 这表明该基因在进化过程中尤为重要, 有助于基因家族的形成。这些结果表明, *PtGRAS* 基因在进化过程中, 片段复制事件对遗传变异起着重要的推动作用。

为阐明 *PtGRAS* 基因家族的进化机制, 构建枳与拟南芥、甜橙和番茄相关的 3 个比较基因组同步图谱, 结果显示, 拟南芥和枳的 GRAS 基因之间有 33 对同源关系, 番茄和枳的 GRAS 基因有 49 对同源关系, 而甜橙和枳的 GRAS 基因有 54 对同源关系。

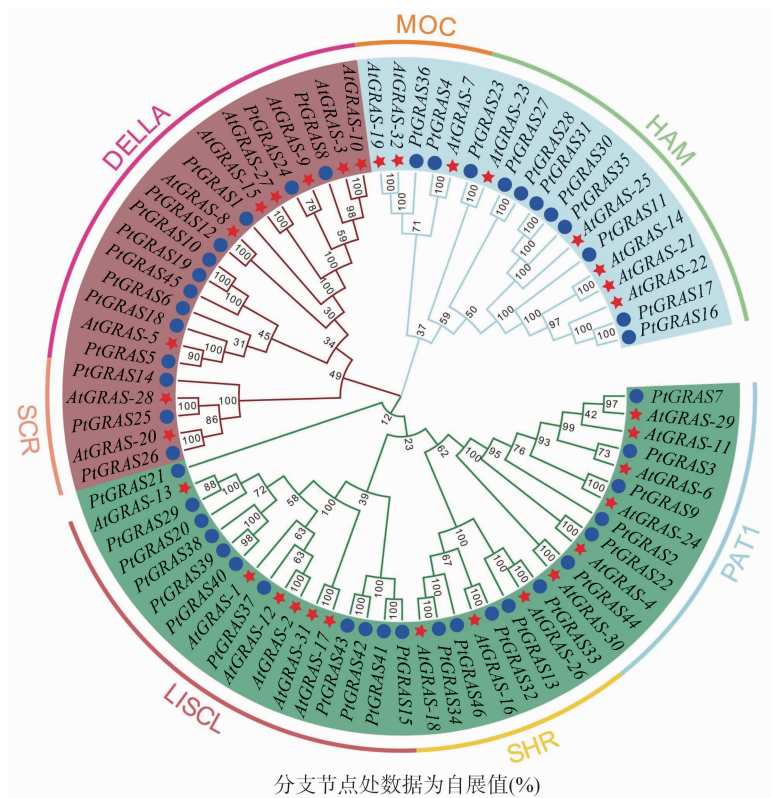
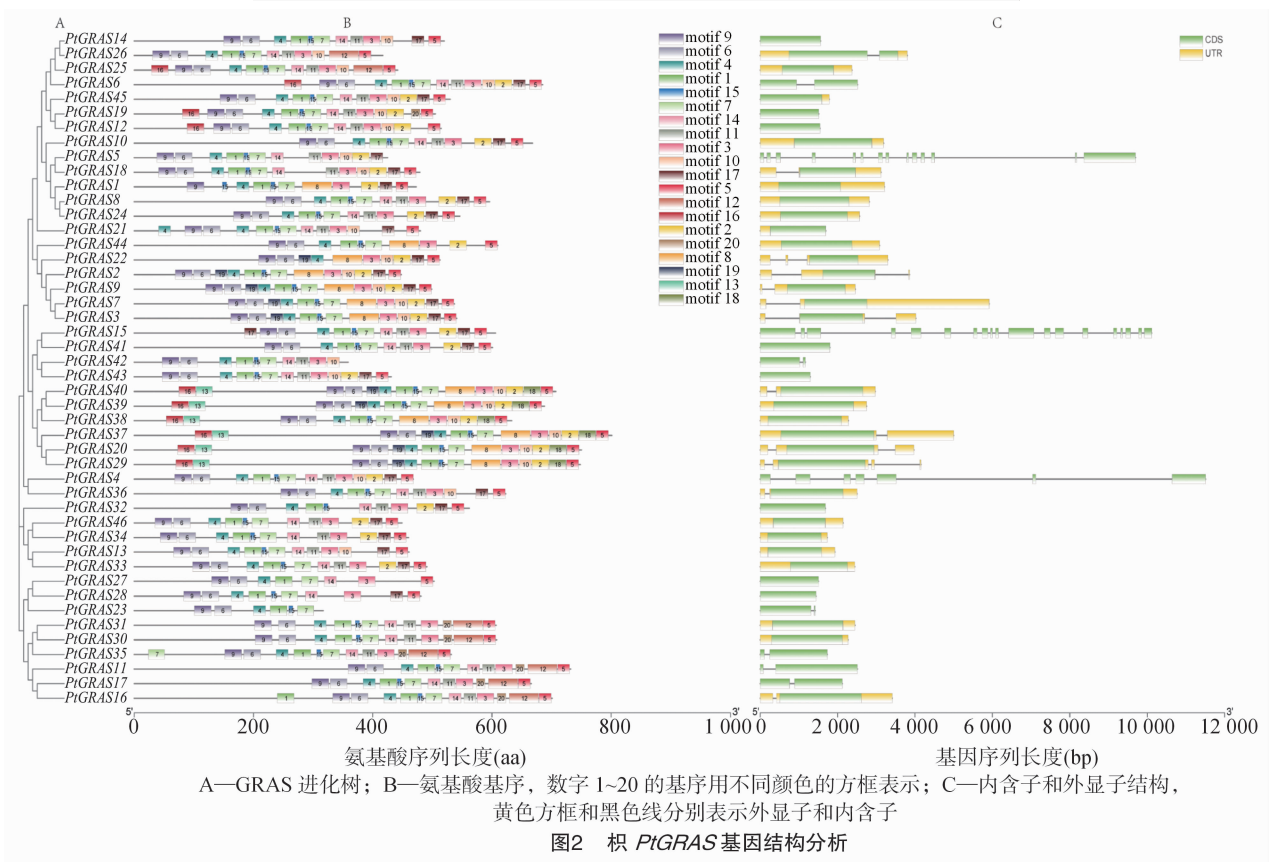


图1 *AGRAS* 和 *PiGRAS* 成员进化发育分析



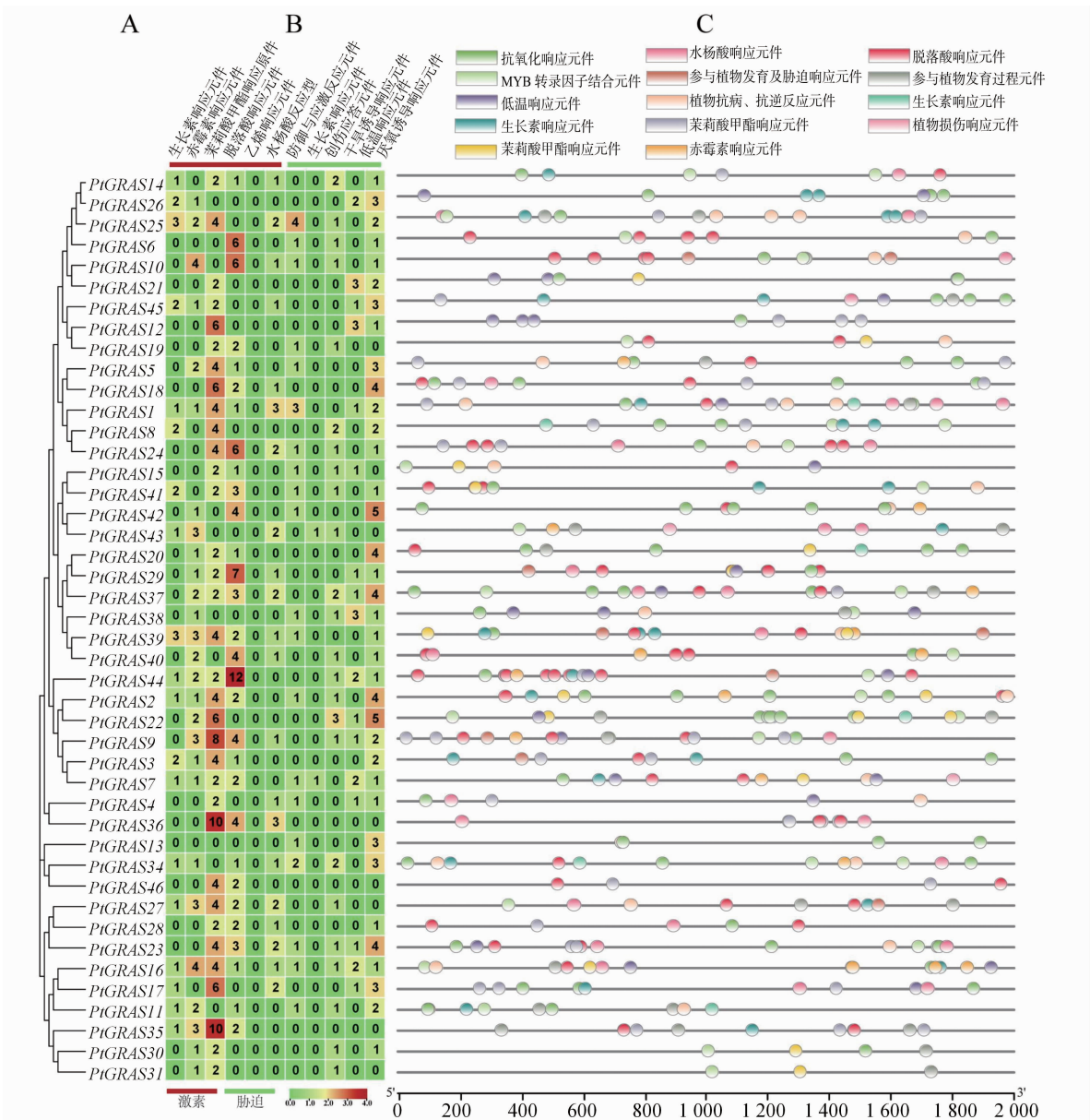
A—GRAS 进化树；B—氨基酸基序，数字 1~20 的基序用不同颜色的方框表示；C—内含子和外显子结构，黄色方框和黑色线分别表示外显子和内含子

图2 枳 *PiGRAS* 基因结构分析

2.6 *PiGRAS* 转录组及组织表达分析

通过整合枳不同组织转录组及根部干旱胁迫

时序表达数据,系统分析 *PiGRAS* 家族基因的表达特征及其干旱响应模式。组织特异性表达分析结果



A—GRAS 进化树；B—GRAS 启动子顺式作用元件的数量，顺式作用元件的丰富程度和数量分别用网格的颜色和编号表示；C—顺式作用元件在 GRAS 启动子上的位置，不同类型的元件分别用不同彩色圆圈表示，横轴为启动子序列长度(bp)，对应转录起始位点上游 0~2 000 bp 的区域

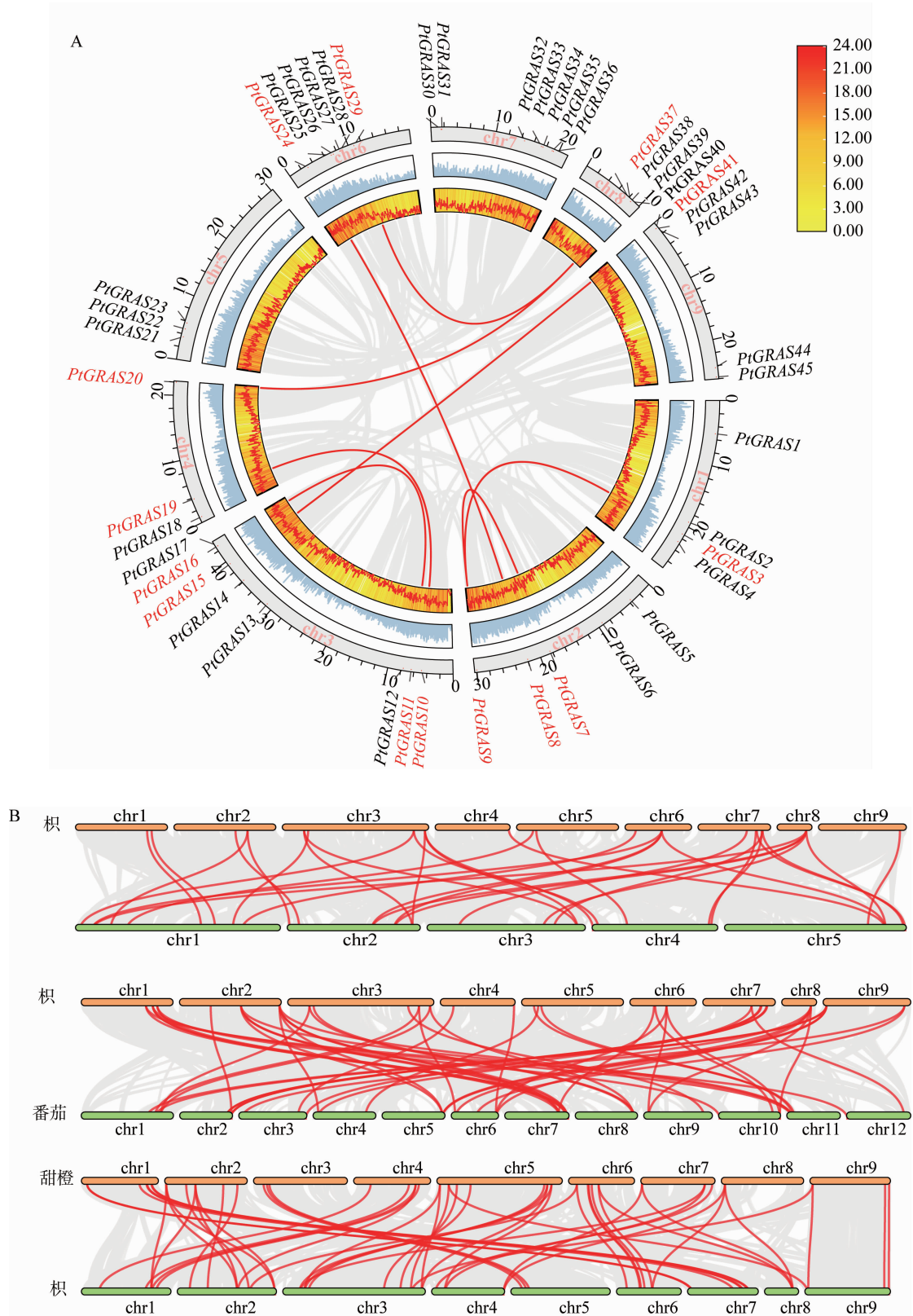
图3 *PtGRAS* 基因启动子区主要顺式作用元件分析

(图 5 - A) 显示,多数 GRAS 基因在根、叶、果实、种子中均有表达,其中 *PtGRAS32*、*PtGRAS34*、*PtGRAS38* 在根系中特异表达,*PtGRAS30*、*PtGRAS31*、*PtGRAS35* 在叶片和果实中特异表达。干旱胁迫下表达分析结果(图 5 - B)表明,*PtGRAS* 基因表达可划分为 4 类,第 1 类基因响应干旱胁迫持续上调表达,如 *PtGRAS9*、*PtGRAS29*、*PtGRAS37*、*PtGRAS39* 的表达水平随干旱胁迫强度的增加明显升高;第 2 类是渐进下调表达型, *PtGRAS10*、*PtGRAS14*、*PtGRAS16*、*PtGRAS45* 表达水平随干旱胁迫强度增加而下降;第 3 类是瞬时响应型,如 *PtGRAS46*,其表达水平在刚

受到干旱胁迫时出现变化,后续趋于稳定;第 4 类是非响应型,如 *PtGRAS6*、*PtGRAS19*、*PtGRAS28*、*PtGRAS42*,其表达水平不会随着干旱胁迫程度的变化而变化。

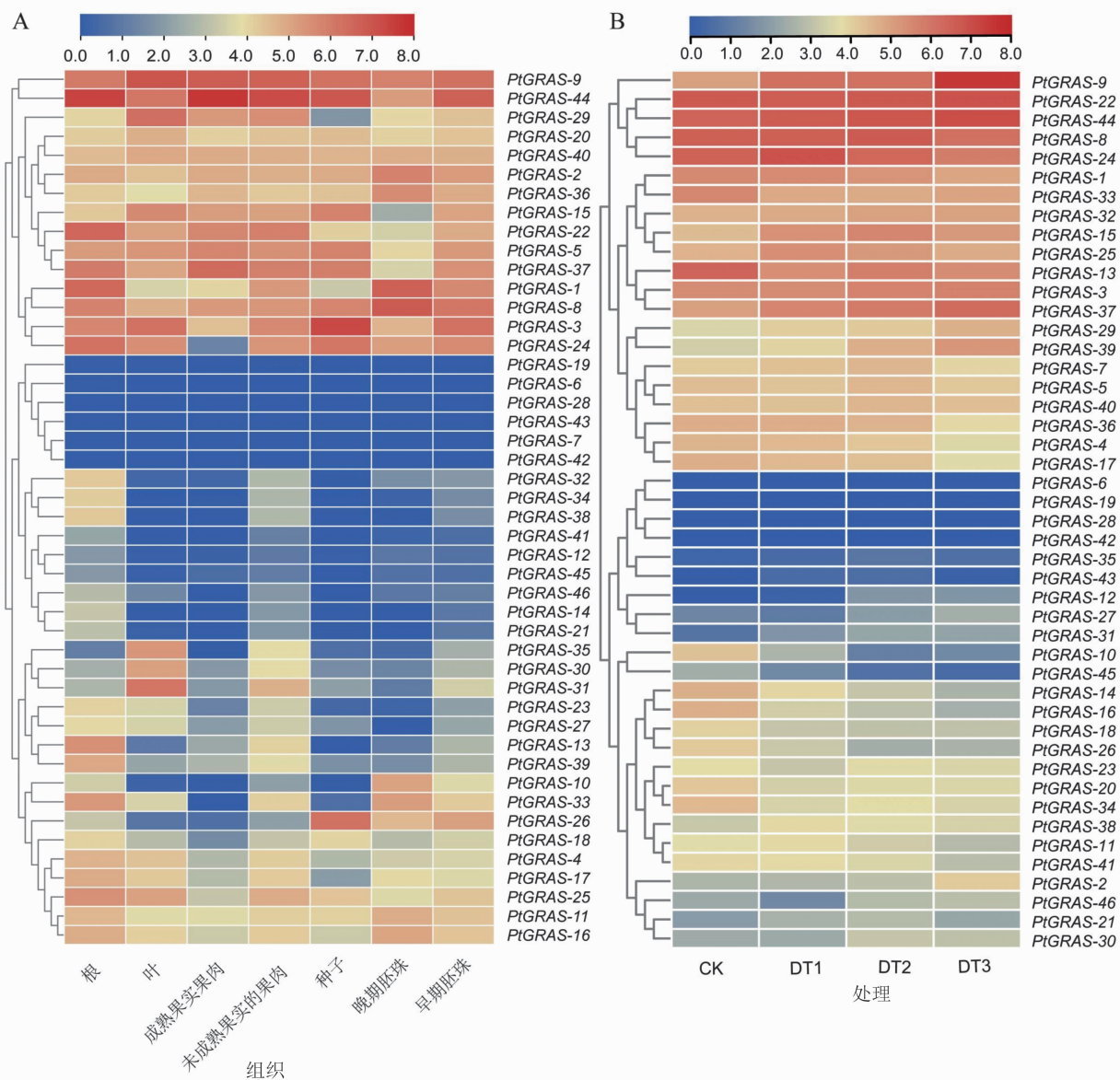
2.7 *PtGRAS* 在干旱枳根中的表达模式

为进一步验证部分 *PtGRAS* 基因在枳根系响应干旱胁迫中的作用,通过 qPCR 检测不同干旱胁迫程度下枳根系中 *PtGRAS* 基因的动态表达模式。结果(图 6)显示,干旱胁迫显著诱导 *PtGRAS9*、*PtGRAS37* 和 *PtGRAS39* 的上调表达。随着土壤含水量从轻度干旱逐渐下降至重度干旱,这些基因的表



A—GRAS 物种内共线性, 环外基因分布表示基因在染色体上的定位, 红色代表具有共线性的基因, 环内红色线条代表物种内的片段重复基因对, 右上角色标表示基因密度(genes/Mb), 颜色由黄到红代表基因密度由高到低; B—番茄、拟南芥、甜橙 GRAS 物种间共线性, 绿色长条代表染色体及染色体长度, 红色线条代表物种间的重复基因对, 红色线条与绿色长条交叉点代表 GRAS 基因在染色体上的位置

图4 *PiGRAS* 基因共线性分析



A—*PiGRAS* 在根不同组织的表达；B—*PiGRAS* 在干旱处理根和叶中的表达。颜色的深浅对应 *PiGRAS* 的表达值 $[\log_2 (FPKM+1)]$

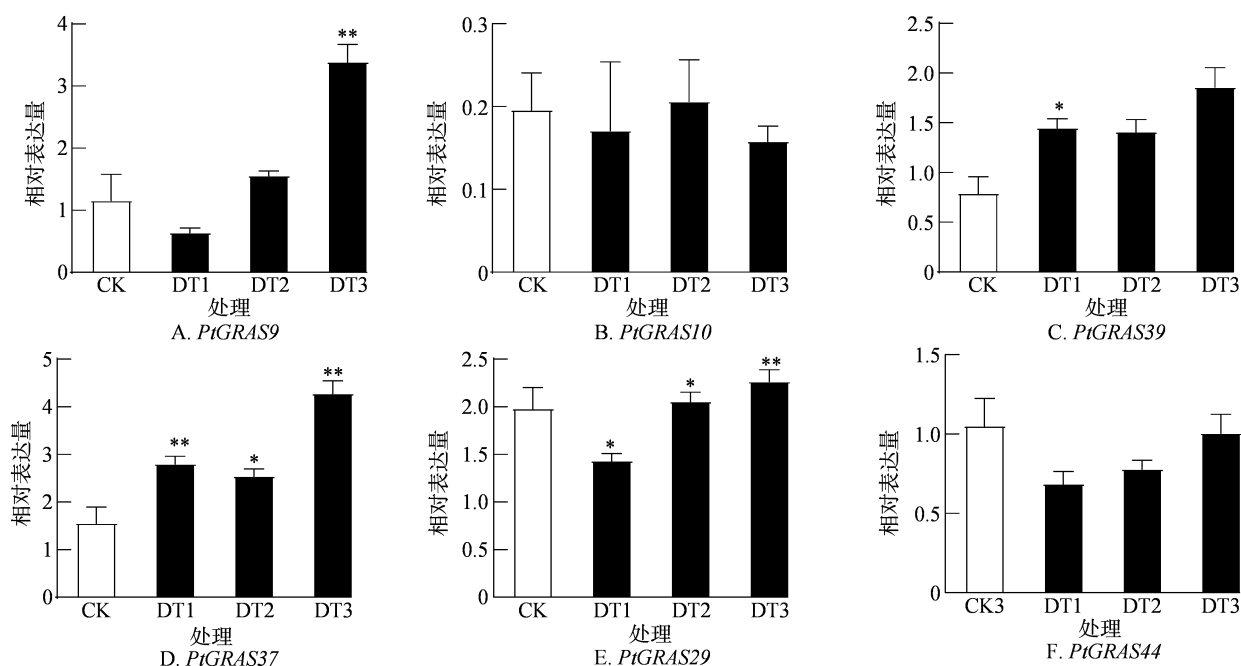
图5 *PiGRAS*在不同转录组中的表达模式

达水平分别上调 2~3 倍不等。*PiGRAS29* 在轻度干旱条件下表达量下调至对照组的 80%；然而，随着干旱程度的加剧，其表达量逐渐上升，最终达到对照组水平的 1.1 倍左右(图 6-C)。以上结果表明，*PiGRAS* 基因家族成员在根根系应对干旱胁迫的过程中具有多样化的表达调控机制，可能在植物适应干旱环境的不同阶段发挥重要作用。

3 讨论

干旱在多数作物中普遍发生，对作物的生长和发育产生严重影响。GRAS 基因家族在植物界广泛分布，涉及植物发育和应激反应的诸多方面，已在

甜橙、草莓、拟南芥、番茄、大豆和甘薯等多个植物中进行了深入研究^[24-30]。相较于这些作物，从分子层面针对根的干旱适应性和耐旱机制的研究显得相对匮乏。鉴于 GRAS 基因作为应对包括干旱在内的多种非生物压力的主要调控因子，在根应对干旱过程中可能扮演重要角色，本研究系统解析 *PiGRAS* 转录因子家族的基因结构特征，发现其内含子数量呈现显著的进化特异性。值得注意的是，约 94% *PiGRAS* 成员的内含子数量不超过 2 个(0~2)，其中超过半数(>50%)完全缺失内含子，该比例显著高于水稻、拟南芥及番茄等物种的 GRAS 家族^[2,30]。结合其他植物基因家族的类似现象^[1,31]，推测这种



*、** 分别表示在 0.05、0.01 水平差异显著

图6 *PiGRAS* 在干旱根中的表达模式

结构简约性可能源于原核基因水平转移后的进化选择^[32-33]。从功能适应角度分析,无内含子的基因可绕过剪接加工环节,通过快速转录直接生成成熟 mRNA,这为 *PiGRAS* 家族在胁迫响应中的“早期应答”特性提供了结构基础^[31,34-35]。值得注意的是,UTR 区域的异质性可能进一步影响基因的调控效能。本研究发现,部分 *PiGRAS* 基因在 5' 或 3' 端存在 UTR 区域,而其他成员则完全缺失这些非编码区。已有研究表明,UTR 区域可通过 microRNA 结合位点或 RNA 结合蛋白的作用调控 mRNA 稳定性及翻译效率^[26]。这种 UTR 存在与否的结构差异可能赋予不同成员差异化的转录后调控机制,从而在相同胁迫条件下形成时序性或组织特异性表达梯度。特别值得关注的是,具有 UTR 的成员可能通过 RNA 层面的精细调控实现表达量的精准控制,而缺乏 UTR 的基因则可能更倾向于快速大量表达。本研究揭示,根 GRAS 基因家族的扩张主要由种内片段重复事件驱动,这与籼稻 (*Oryza sativa* subsp. *indica*) 及玉米 (*Zea mays*) 基因组的扩张模式存在趋同进化特征^[36],而非其他物种中普遍存在的跨物种水平转移或全基因组复制事件。这种物种特异性的扩增机制可能与其特有的环境适应性进化密切相关^[37]。

近年来,GRAS 家族基因在植物逆境应答调控网络中的研究取得显著进展,其启动子区域的顺式作用元件组成与胁迫响应特异性间存在密切关

联^[38]。本研究通过对 *PiGRAS* 基因启动子的系统分析发现,其显著富集 MBS、ABRE、DRE 及 TC-rich repeats 等典型胁迫响应元件,其中 ABRE(脱落酸响应元件)是 ABA 信号转导的核心调控元件,广泛存在于拟南芥、大豆、水稻及高粱基因家族中^[14,21,39]。例如,拟南芥 *AtGRAS* 基因通过 ABRE 与 AREB/ABF 类转录因子结合,调控种子发育和脱水耐受性。此外,DRE(干旱响应元件)作为干旱胁迫的主要作用位点,在大豆 *GmERF13* 等基因中已被证实,可通过结合 DREB/CBF 类转录因子调控耐逆性^[1]。例如,大豆 *GmERF13* 基因通过 DRE/CRT 元件与 bZIP 类转录因子互作,显著提高植株的耐盐和抗旱能力^[1,40]。本研究中,*PiGRAS9*、*PiGRAS44* 等基因启动子同时携带 ABRE 和 DRE 元件,暗示其可能通过类似的协同机制整合 ABA 信号与干旱响应通路。具体而言,ABRE 可能介导 ABA 依赖性胁迫响应(如渗透调节),而 DRE 则可能参与非 ABA 依赖的脱水信号转导(如离子稳态调控)。这种双元件共存的现象在其他植物中也有报道,例如拟南芥的 *AtRD29A* 基因通过 ABRE 和 DRE 的协同作用实现多重胁迫响应^[41]。因此,*PiGRAS9* 可能通过协同不同的转录因子(如 bZIP 和 DREB)形成动态调控网络,从而协调盐、旱等复合胁迫的适应性响应。

GRAS 家族基因的时空表达模式与其生物学功能存在密切关联,其组织特异性和胁迫响应特征为

解析植物逆境适应机制提供了关键切入点。本研究结合转录组和 qPCR 分析发现, *PtGRAS9*、*PtGRAS39* 及 *PtGRAS44* 在根系组织中呈现特异性高表达, 在干旱胁迫下超过 1/2 的 *PtGRAS* 基因呈现明显表达波动, 其中根系特异表达的成员表现出更强烈的差异调控, 这暗示根系可能为 GRAS 蛋白调控网络响应水分胁迫的关键效应器官。这种广泛而强烈的转录响应特征与番茄 *SIGRAS* 在干旱胁迫下的调控模式相似^[42], 提示植物可能通过保守的 GRAS 介导的分子机制来应对水分亏缺。值得关注的是, *PtGRAS10*、*PtGRAS14* 和 *PtGRAS16* 的表达量在干旱处理中呈现明显下调趋势, 这可能与它们在干旱胁迫下的负向调控作用有关, 它们可能通过抑制植物代谢过程, 帮助植物维持水分平衡和基础生理功能, 避免过度消耗能量, 从而提高植物在干旱条件下的存活率。类似的现象也在其他植物中得到验证, *OsGRAS2* 突变增加了水稻耐盐性^[43]; *AtSCL4* 可负向调控抗逆基因表达和生理变化, 应答渗透胁迫^[44]。这种下调机制可能通过抑制不必要的防御反应, 帮助植物在逆境中优化资源分配, 保持稳定的生理状态。与之形成对比的是, *PtGRAS9*、*PtGRAS29* 等基因在胁迫早期即表现出上调表达趋势, 表明它们可能在干旱反应中发挥积极作用。例如, 过表达 *OsGRAS23* 赋予转基因水稻对干旱胁迫和氧化胁迫更强的抵抗力^[45]; 胡杨 GRAS 成员 *PeSCL7* 在拟南芥中的过表达, 改善其耐旱、耐盐性^[46]。另外, *PtGRAS44* 的表达量在干旱后出现先下调后上升的趋势, 可能反映植物在干旱胁迫下的动态调控策略, 类似于拟南芥中的 *DREB2A* 转录因子在渐进式干旱中的响应特征^[47]。在胁迫初期 (0 ~ 6 h), *DREB2A* 会经历短暂的表达抑制, 这可能是植物通过暂时关闭部分胁迫响应通路来平衡能量分配; 随着胁迫的持续 (12 ~ 48 h), 其表达量显著回升并通过激活下游靶基因 (如 *RD29B*、*COR15A*) 建立系统性抗逆机制^[47]。这种先抑后扬的调控模式暗示, *PtGRAS44* 可能同样参与胁迫感知与长效适应的双阶段调控网络, 早期下调或涉及胁迫信号的整合, 后期上调则可能实现生理适应。*PtGRAS* 基因可能通过抑制因子维持代谢稳定, 激活因子增强抗旱反应, 二者平衡决定植物抗旱能力。

4 结论

在本研究中, 笔者首先鉴定枳的 GRAS 家族成

员, 共鉴定到 46 个 *PtGRAS* 成员, 并将其划分为 7 个簇, 分别为 PAT1、SHR、LISCL、SCR、DELLA、MOC 和 HAM。*PtGRAS* 基因启动子区域的顺式调控元件解析与表达模式研究结果表明, 茉莉酸甲酯响应元件 (TGACG – motif、CGTCA – motif)、脱落酸响应元件 (ABRE) 以及干旱诱导响应元件 (MBS) 显著富集。基于组织特异性表达谱的转录组分析揭示, 大多数 *PtGRAS* 基因在枳的根部呈现显著的空间表达偏好性, 且在干旱根与正常根之间差异表达。干旱处理的 qPCR 分析结果显示, *PtGRAS9* 和 *PtGRAS37* 在枳组织及干旱根中显著高表达, 推测它们可能在枳应对干旱胁迫中发挥重要作用。综上所述, 本研究可为深入理解枳在干旱条件下的适应机制提供重要的基础数据和有价值的见解。

参考文献:

- [1] 朱 康. 大豆 ERF 基因家族分析及 *GmERF13* 耐盐抗旱功能鉴定 [D]. 荆州: 长江大学, 2023.
- [2] 王姬玲, 李维峰. 干旱胁迫对植物生长及其生理的影响概述 [J]. 南方农业, 2015, 9(6): 37, 39.
- [3] Bai Y B, Liu H, Zhu K K, et al. Evolution and functional analysis of the GRAS family genes in six Rosaceae species [J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 569.
- [4] Liu J H, Peng T, Dai W S. Critical cis – acting elements and interacting transcription factors: key players associated with abiotic stress responses in plants [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2014, 32(2): 303 – 317.
- [5] 刘云辉, 李 珅, 王 洋, 等. 药用植物中 GRAS 转录因子的功能研究进展 [J]. 浙江农林大学学报, 2019, 36(6): 1233 – 1240.
- [6] 韩雯毓, 李国瑞, 风 兰, 等. 蓖麻 GRAS 转录因子家族的全基因组分析及逆境胁迫响应 [J]. 植物遗传资源学报, 2020, 21(1): 252 – 259.
- [7] Pysh L D, Wysocka – Diller J W, Camilleri C, et al. The GRAS gene family in *Arabidopsis*: sequence characterization and basic expression analysis of the SCARECROW – LIKE genes [J]. The Plant Journal, 1999, 18(1): 111 – 119.
- [8] Silverstone A L, Ciampaglio C N, Sun T. The *Arabidopsis* RGA gene encodes a transcriptional regulator repressing the gibberellin signal transduction pathway [J]. The Plant Cell, 1998, 10(2): 155 – 169.
- [9] Di Laurenzio L, Wysocka – Diller J, Malamy J E, et al. The SCARECROW gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the *Arabidopsis* root [J]. Cell, 1996, 86(3): 423 – 433.
- [10] Zhu L, Yin T, Zhang M J, et al. Genome – wide identification and expression pattern analysis of the kiwifruit GRAS transcription factor family in response to salt stress [J]. BMC Genomics, 2024, 25(1): 12.
- [11] Li S P, Zhao Y H, Zhao Z, et al. Crystal structure of the GRAS

- domain of SCARECROW – LIKE7 in *Oryza sativa* [J]. The Plant Cell, 2016, 28(5): 1025 – 1034.
- [12] Itoh H, Ueguchi – Tanaka M, Sato Y, et al. The gibberellin signaling pathway is regulated by the appearance and disappearance of SLENDER RICE1 in nuclei [J]. The Plant Cell, 2002, 14(1): 57 – 70.
- [13] Kamiya N, Itoh J I, Morikami A, et al. The SCARECROW gene's role in asymmetric cell divisions in rice plants [J]. The Plant Journal, 2003, 36(1): 45 – 54.
- [14] 刘子玮. 水稻 GRAS 转录因子家族的系统分析与功能研究 [D]. 南京: 南京大学, 2018.
- [15] Morohashi K, Minami M, Takase H, et al. Isolation and characterization of a novel GRAS gene that regulates meiosis – associated gene expression [J]. Journal of Biological Chemistry, 2003, 278(23): 20865 – 20873.
- [16] Wen C K, Chang C R. *Arabidopsis* RGL1 encodes a negative regulator of gibberellin responses [J]. The Plant Cell, 2002, 14(1): 87 – 100.
- [17] Zhang Z L, Ogawa M, Fleet C M, et al. Scarecrow – like 3 promotes gibberellin signaling by antagonizing master growth repressor DELLA in *Arabidopsis* [J]. PNAS, 2011, 108(5): 2160 – 2165.
- [18] Wild M, Davière J M, Cheminant S, et al. The *Arabidopsis* DELLA RGA – LIKE3 is a direct target of MYC2 and modulates jasmonate signaling responses [J]. The Plant Cell, 2012, 24(8): 3307 – 3319.
- [19] Tong H N, Jin Y, Liu W B, et al. Dwarf and low – tillering, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice [J]. The Plant Journal, 2009, 58(5): 803 – 816.
- [20] Yang M G, Yang Q Y, Fu T D, et al. Overexpression of the *Brassica napus* BnLAS gene in *Arabidopsis* affects plant development and increases drought tolerance [J]. Plant Cell Reports, 2011, 30(3): 373 – 388.
- [21] Wang Z J, Liu L, Cheng C H, et al. GAI functions in the plant response to dehydration stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(3): 819.
- [22] 石 瑞, 曹诣斌, 陈文荣, 等. 佛手 GRAS 基因的克隆及表达分析 [J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2011, 34(4): 446 – 451.
- [23] Fan S, Zhang D, Gao C, et al. Identification, classification, and expression analysis of GRAS gene family in *Malus domestica* [J]. Frontiers in Physiology, 2017, 8: 253.
- [24] Chen H, Li H H, Lu X Q, et al. Identification and expression analysis of GRAS transcription factors to elucidate candidate genes related to stolons, fruit ripening and abiotic stresses in woodland strawberry (*Fragaria vesca*) [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(18): 4593.
- [25] Zhang H, Mi L M, Xu L, et al. Genome – wide identification, characterization, interaction network and expression profile of GRAS gene family in sweet orange (*Citrus sinensis*) [J]. Scientific Reports, 2019, 9: 2156.
- [26] 郭华军, 焦远年, 邸 超, 等. 拟南芥转录因子 GRAS 家族基因群响应渗透和干旱胁迫的初步探索 [J]. 植物学报, 2009, 44(3): 290 – 299.
- [27] Liu Y D, Shi Y, Zhu N, et al. SGRAS4 mediates a novel regulatory pathway promoting chilling tolerance in tomato [J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(7): 1620 – 1633.
- [28] Wang T T, Yu T F, Fu J D, et al. Genome – wide analysis of the GRAS gene family and functional identification of *GmGRAS37* in drought and salt tolerance [J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 604690.
- [29] Zhang C B, Liu S Y, Liu D L, et al. Genome – wide survey and expression analysis of GRAS transcription factor family in sweetpotato provides insights into their potential roles in stress response [J]. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 232.
- [30] Niu Y L, Zhao T T, Xu X Y, et al. Genome – wide identification and characterization of GRAS transcription factors in tomato (*Solanum lycopersicum*) [J]. PeerJ, 2017, 5: e3955.
- [31] Jain M, Khurana P, Tyagi A K, et al. Genome – wide analysis of intronless genes in rice and *Arabidopsis* [J]. Functional & Integrative Genomics, 2008, 8(1): 69 – 78.
- [32] Liu X Y, Widmer A. Genome – wide comparative analysis of the GRAS gene family in *Populus*, *Arabidopsis* and rice [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2014, 32(6): 1129 – 1145.
- [33] Guo Y Y, Wu H Y, Li X, et al. Identification and expression of GRAS family genes in maize (*Zea mays* L.) [J]. PLoS One, 2017, 12(9): e0185418.
- [34] Sang Y M, Liu Q F, Lee J, et al. Expansion of amphibian intronless interferons revises the paradigm for interferon evolution and functional diversity [J]. Scientific Reports, 2016, 6: 29072.
- [35] Fan Y, Yan J, Lai D L, et al. Genome – wide identification, expression analysis, and functional study of the GRAS transcription factor family and its response to abiotic stress in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] [J]. BMC Genomics, 2021, 22(1): 509.
- [36] Sahu S K, Liu H. Long – read sequencing (method of the year 2022): the way forward for plant omics research [J]. Molecular Plant, 2023, 16(5): 791 – 793.
- [37] Kondrashov F A. Gene duplication as a mechanism of genomic adaptation to a changing environment [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences B, 2012, 279(1749): 5048 – 5057.
- [38] Khan Y, Xiong Z, Zhang H, et al. Expression and roles of GRAS gene family in plant growth, signal transduction, biotic and abiotic stress resistance and symbiosis formation: a review [J]. Plant Biology, 2022, 24(3): 404 – 416.
- [39] Tian C G, Wan P, Sun S H, et al. Genome – wide analysis of the GRAS gene family in rice and *Arabidopsis* [J]. Plant Molecular Biology, 2004, 54(4): 519 – 532.
- [40] 韩乐乐, 宋文迪, 边嘉坤, 等. 转录组与代谢组联合分析揭示大豆 *GmERD15c* 参与盐胁迫下类黄酮的生物合成 [J]. 生物技术通报, 2024, 40(10): 243 – 252.
- [41] Narusaka Y, Nakashima K, Shinwari Z K, et al. Interaction between two cis – acting elements, ABRE and DRE, in ABA – dependent expression of *Arabidopsis* rd29A gene in response to dehydration and high – salinity stresses [J]. The Plant Journal, 2003, 34(2): 137 – 148.
- [42] Huang W, Xian Z Q, Kang X, et al. Genome – wide identification,

吴文博,张 博,王志洪,等. 马铃薯 *GDSL95* 基因的克隆及表达模式分析[J]. 江苏农业科学,2026,54(9):45–56.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.09.006

马铃薯 *GDSL95* 基因的克隆及表达模式分析

吴文博¹, 张 博¹, 王志洪¹, 刘 涛¹, 马 凯¹, 杨中敏^{1,2}

(1. 新疆农业大学园艺学院,新疆乌鲁木齐 830052; 2. 新疆农业大学园艺学博士后流动站,新疆乌鲁木齐 830052)

摘要: GDSL 脂肪酶是一类多功能水解酶,具有广泛的底物特异性和重要的生物学功能。植物 GDSL 脂肪酶家族包含较多的成员,但在马铃薯中报道较少。基于马铃薯 DM v6.1 基因组鉴定 GDSL 基因家族成员并对其进行生物信息学分析,挑选出 *GDSL95* 基因进行克隆并进行不同组织部位及不同激素处理情况下的表达量分析。结果表明,在马铃薯中共鉴定到 96 个 GDSL 家族基因,亚细胞定位预测 StGDSL 蛋白大部分存在于细胞外基质、叶绿体和细胞质基质中;共线性分析发现,StGDSL 家族在马铃薯中存在 15 对共线性基因,与番茄和拟南芥分别存在 56 对和 44 对共线性基因。*StGDSL95* ORF 全长为 1 110 bp,编码 369 个氨基酸;启动子顺式作用元件分析发现,*StGDSL95* 基因启动子有大量光响应、激素应答等元件;互作蛋白预测发现,*StGDSL95* 与细胞色素 P450 (如 CYP703A2) 和磷脂酶 PLIP3 相关;RT-qPCR 分析显示,*StGDSL95* 基因在根、匍匐茎、花药中表达量较高,在低表达的茎、叶中也积极响应赤霉素的诱导。

关键词: 马铃薯;GDSL 基因家族;生物信息学;激素;表达模式分析

中图分类号: S188;S532.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2026)09-0045-12

GDSL 脂肪酶 (GDSL-type esterases/lipases, 简称 GELP) 具有广泛的底物特异性,能水解磷脂、硫酸酯、芳基酯和氨基酸等多种底物^[1]。GDSL 脂肪酶具有独特的结构特征,其蛋白质 N 端含有保守的 GDSL 氨基酸 (即 Gly-Asp-Ser-Leu) 序列^[2-3], 1995 年 Upton 等首次报道 GDSL 脂肪酶并对其命名 (pfam 为 PF00657),标志着这一酶学家族研究的开端^[4]。此外,GDSL 脂肪酶还包括 4 个保守残基 (Ser、Gly、Asn 和 His),分为 4 个保守区 (I、II、III

和 V),统称为 SGNH 水解酶结构域^[5]。植物 GDSL 脂肪酶家族包含较多的成员,在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中有 108 个成员^[6],在水稻 (*Oryza sativa*) 中有 114 个成员^[7],在番茄中有 80 个成员^[8]。已测序的其他物种的基因组中也发现 GDSL 脂肪酶含有 50~130 个 GDSL 基因家族成员^[9],这些 GDSL 家族成员在植物各条染色体上均有分布,说明该基因家族成员功能高度分化,可能通过基因复制适应复杂发育的需求。

研究表明,GDSL 脂肪酶参与植物生长发育、器官分化及形态建成、逆境胁迫、油脂代谢等生命活动^[10-14]。拟南芥 *GLIP2* 在幼苗以及成熟植物的根和茎组织中表达,水杨酸、茉莉酸和乙烯处理后,*GLIP2* 的表达量升高,*GLIP2* 具有抑菌活性,突变体对欧文氏菌的敏感性增加^[2]。水稻 *OsGLIP1* 主要在叶片和叶鞘中表达,而 *OsGLIP2* 在伸长节间表达

收稿日期:2025-04-28

基金项目:新疆维吾尔自治区自然科学基金 (编号:2022D01B96);国家自然科学基金 (编号:32260765)。

作者简介:吴文博 (1999—),男,宁夏吴忠人,硕士研究生,研究方向为马铃薯分子遗传育种。E-mail:173522984@qq.com。

通信作者:杨中敏,博士,副教授,主要从事马铃薯分子遗传育种研究。E-mail:yangzhongmin161220@126.com。

phylogeny and expression analysis of GRAS gene family in tomato [J]. BMC Plant Biology,2015,15(1):209.

[43] Ma A, Wang T J, Wang H R, et al. The GRAS transcription factor *OsGRAS2* negatively impacts salt tolerance in rice [J]. Plant Cell Reports,2024,44(1):17.

[44] 徐红云,张明意. GRAS 转录因子 *AtSCL4* 负调控拟南芥应答渗透胁迫 [J]. 生物技术通报,2022,38(6):129-135.

[45] Xu K, Chen S J, Li T F, et al. *OsGRAS23*, a rice GRAS transcription factor gene, is involved in drought stress response through regulating

expression of stress-responsive genes [J]. BMC Plant Biology, 2015,15(1):141.

[46] Ma H S, Liang D, Shuai P, et al. The salt- and drought-inducible poplar GRAS protein SCL7 confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Experimental Botany,2010,61(14):4011-4019.

[47] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi S, Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants [J]. Current Opinion in Plant Biology,2014,21:133-139.