

文章编号:1001-7380(2023)06-0001-09

## 毛竹 JAZ 基因家族的鉴定与表达分析

王锐<sup>1</sup>, 李小林<sup>2</sup>, 张艾琳<sup>3</sup>, 毕凌凤<sup>3</sup>, 吴彩云<sup>3</sup>, 黄从德<sup>3</sup>, 陈刚<sup>3\*</sup>

(1. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081; 2. 四川省林业工作总站, 四川 成都 610084;  
3. 四川农业大学林学院, 四川 成都 611130)

**摘要:**茉莉酸(jasmonic acid, JA)作为重要植物生长调节剂之一,调控植物抵抗各类胁迫,其中,JAZ(jasmonate ZIM-domain)作为茉莉酸通路的抑制因子,调控JA与其他激素信号的交互反应。为了探究毛竹(*Phyllostachys edulis*)中JAZ基因与其他植物调节剂的交互作用以及在不同组织中的表达,该研究通过隐马尔科夫模型(HMM)对毛竹全基因组搜索,共鉴定出37条JAZ基因并进行定位,分析了该家族基因编码蛋白质的理化性质、系统进化、共线性关系及其在不同组织和激素处理下的表达模式。研究表明:该37条JAZ基因归属于4个不同亚族,亚族之间基序和结构域变异较大。共线性分析揭示毛竹JAZ家族在演化过程中存在全基因组多倍化事件,与另一单子叶植物水稻(*Oryza sativa*)在进化上较近。萘乙酸(NAA)促进了大部分JAZ基因的表达,但赤霉素(GA)处理存在较大异质性,另外,JAZ基因主要在毛竹叶片中表达,在竹鞭中基本不表达。以上结果为毛竹JAZ基因功能鉴定提供了重要参考,对于毛竹生长和防御的分子机制研究打下了基础。

**关键词:**毛竹;JAZ基因家族;基因表达;植物防御

**中图分类号:**Q943.2;S795.7 **文献标志码:**A **doi:**10.3969/j.issn.1001-7380.2023.06.001

### Genome-wide identification and expression of the JAZ gene family in *Phyllostachys edulis*

Wang Rui<sup>1</sup>, Li Xiaolin<sup>2</sup>, Zhang Ailin<sup>3</sup>, Bi Lingfeng<sup>3</sup>, Wu Caiyun<sup>3</sup>, Huang Congde<sup>3</sup>, Chen Gang<sup>3\*</sup>

(1. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China; 2. Forestry Station of Sichuan Province, Chengdu 610084, China;  
3. College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

**Abstract:** Jasmonic acid is one of the important plant endogenous hormones, regulating plant defense against various biological and abiotic stresses. JAZ (jasmonate ZIM-domain) is an inhibitor of jasmonic acid pathway, and plays an important role in the interaction between JA signal and other hormone signals. In this study, the Hidden Markov Model (HMM) was used to search the genome of *Phyllostachys edulis*. A total of 37 JAZ genes were identified and localized, and the physicochemical properties, phylogeny, collinearity and expression of the proteins encoded by the genes in this family were analyzed. The results showed that the 37 JAZ genes belonged to 4 different subfamilies (Group A-D), and there were great variations in the motif and domain among the subfamilies. Collinearity analysis revealed that the JAZ family of bamboo has a genome-wide polyploidy event during its evolution, which is relatively close to another monocotyledonous plant, rice (*Oryza sativa*). NAA promoted the expression of most JAZ genes, but the effect of GA treatment was quite different. In addition, JAZ genes were mainly expressed in the leaves of bamboo, but not in the rhizome. These results provide an important reference for the identification of JAZ gene function of bamboo, and lay a foundation for the study of molecular mechanism of growth and defense of bamboo.

**Key words:** *Phyllostachys edulis*; JAZ gene family; Gene expression; Plant defense

收稿日期:2023-09-16;修回日期:2023-10-26

基金项目:四川省“十四五”农作物及畜禽育种攻关项目“笋用竹种资源创制与配套技术研究”(2021YFYZ0006)

作者简介:王锐(1989-),男,四川南充人,工程师。研究方向为经济林栽培学。

\*通信作者:陈刚(1989-),男,四川巴中人,副教授,硕士生导师。研究方向为林木栽培生理与森林生态。

茉莉酸(jasmonic acid, JA)作为植物重要的生长调节剂之一,调控植物防御昆虫和食草动物取食,及坏死性病原体侵染等生物胁迫以及其他各类非生物胁迫<sup>[1]</sup>,可显著提高抗逆相关基因表达,增强酶活性,最终促进萜类、黄酮、生物碱的合成<sup>[2-3]</sup>。JAZ(jasmonate ZIM-domain)蛋白是植物中特有的锌指蛋白,参与植物抵御生物和非生物胁迫信号的传导与响应<sup>[4]</sup>,同时也参与其他生长调节剂的互作,共同调控植物生长发育<sup>[5]</sup>。

JAZs 是一类参与多个信号通路的阻遏蛋白,主要参与 JA 途径的激活,释放其结合的 MYC2(Myelocytomatosis protein 2)转录因子,从而启动 JA 通路下游基因的转录<sup>[6]</sup>。JAZ 包含 2 个保守结构域—ZIM 结构域和 Jas 结构域,ZIM(也称 TIFY)结构域位于 N 末端,含有保守的 TIF[F/Y]XG 序列<sup>[7-8]</sup>;Jas 结构域(也称为 CCT-2)位于 C 端<sup>[9]</sup>。两个结构域都是 JAZ 抑制 JA 信号所必需的功能单元,分别与上游转录因子 COI1(coronatine insensitive 1)和下游转录因子 MYC2 结合而激活 JA 通路相关基因的表达<sup>[10]</sup>。

随着不断更新的成熟测序技术带来的大量植物全基因组报道,众多模式物种和作物的 JAZ 家族基因的分析已见报道。比如,拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中有 13 个 JAZ 家族成员<sup>[11]</sup>,水稻(*Oryza sativa*)15 个<sup>[7]</sup>、大豆(*Glycine max*)24 个<sup>[5]</sup>、毛果杨(*Populus trichocarpa*)12 个<sup>[12]</sup>、玉米(*Zea Mayz*)23 个<sup>[13]</sup>、番茄(*Lycopersicon esculentum*)13 个<sup>[14]</sup>。对 JAZ 家族基因的进一步研究表明,缺失 Jas 结构域基因 *AtJAZ1* 的拟南芥对甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)具有更强的抗性<sup>[15]</sup>;水稻中 *OsJAZ9* 可以调节水稻的盐胁迫或缺钾耐性<sup>[16]</sup>;在拟南芥中过度表达大豆中的 *GsJAZ2* 基因则可以增强其对盐和碱胁迫的耐受性<sup>[17]</sup>。

毛竹 [*Phyllostachys edulis* (Carrière) J. Houz.] 隶属禾本科刚竹属单轴散生竹,在竹类植物中具有用途广泛、生长迅速且经济价值高的特点,已成为我国南方林竹产业中为林农增收的主要经济林种之一<sup>[18]</sup>。我国现有毛竹林面积超过 380 万  $\text{hm}^2$ ,占全国竹林面积的 70%,占全世界毛竹面积的 80%<sup>[18-19]</sup>。随着近年来,作为代替木材的新型低碳环保的竹材,以毛竹为代表的竹类栽培得到广泛的发展<sup>[20]</sup>。目前,关于毛竹 JAZ 家族成员的理化性质、系统进化关系及其在毛竹生长发育过程中的表达尚未见报道。因此,本研究基于已经发布的毛竹

基因组信息,利用生物信息学数据库和生物软件对毛竹 JAZ 基因的组成进行预测和研究。

## 1 材料与方法

### 1.1 毛竹 JAZ 基因家族的全基因组鉴定

为了鉴定毛竹全基因组水平 JAZ 基因家族成员,利用拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)JAZ 蛋白的氨基酸序列(来源于 <https://www.arabidopsis.org/>),运用 BlastP 程序搜索毛竹全基因组蛋白序列中的同源序列;同时,利用 Pfam 数据库(<http://pfam.xfam.org/>)中的 ZIM(PF06200)和 Jas(PF09425)结构域的隐马尔科夫模型,并结合 HMMER 程序(E-value < 1e-5)在毛竹全基因组蛋白序列中搜索,最终确定毛竹 JAZ 基因家族成员。毛竹全基因组的氨基酸序列、CDS(coding sequences)序列以及 DNA 序列通过网站(<http://www.bamboogdb.org/#/>)获得。

### 1.2 毛竹 JAZ 基因的理化性质与生物信息学分析

为了研究毛竹的 JAZ 基因家族成员的理化性质,利用 ExPASy 工具(<https://web.expasy.org/>)的 ProtParam 软件分析 JAZ 蛋白的等电点、氨基酸数目、相对分子质量、脂肪族氨基酸指数以及平均疏水指数等指标;通过在线软件 PSORT(<http://psort1.hgc.jp/form.html>)对毛竹的 JAZ 基因的蛋白质序列进行亚细胞定位。

### 1.3 毛竹、拟南芥、水稻和杨树 JAZ 蛋白系统进化树的构建

为了探讨毛竹中 JAZ 基因与其他物种 JAZ 基因间的进化关系,采用毛竹、拟南芥和水稻(*Oryza sativa*)的 JAZ 氨基酸序列,利用 MEGA7 中的邻位连接(Neighbor-Joining)算法分析系统发育树,bootstrap 设置为 1 000,其他参数选择默认值。分析结果采用 iTOL(<https://itol.embl.de/>)在线工具进行作图。

### 1.4 毛竹 JAZ 基因家族种内、种间共线性分析及染色体分布

利用 TBtools 软件<sup>[21]</sup>(v1.074)中的 BLAST 模块将毛竹基因组所有蛋白序列自身比对及毛竹与拟南芥和毛竹与水稻基因组蛋白序列两两比对,结合 3 个物种全基因组染色体位置信息,利用 MCScanX 获取 JAZ 家族染色体分布和种间共线性关系,并用 TBtools 软件的 Circos 和 Multiple synteny plot 模块分别对种内和种间的共线性结果进行可视化。

1.5 毛竹 *JAZ* 基因结构及保守基序分析

为了研究 *JAZ* 家族基因结构,通过 NCBI 中的保守结构域数据库 (Conserved Domain Database, CDD) 分析其保守结构域;通过在线软件 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>) 分析毛竹 *JAZ* 蛋白的 motif 组成,最大保守序列鉴定数目设置为 10;利用 TBtools 的 Visualize Gene Structure 模块<sup>[21]</sup> 分析各 *JAZ* 家族基因的编码区 CDS 和非编码区 UTR (untranslated regions) 序列。

1.6 毛竹 *JAZ* 基因在不同器官中表达分析

1.6.1 试验材料 本研究采样的毛竹林位于成都市都江堰灵岩山四川农业大学科研教学基地 (E103°36'56", N31°01'16"), 该毛竹林约 30 a。

1.6.2 样品的采集和 RNA 提取 2023 年 7 月上旬,于毛竹林中,随机挑选长势一致的成熟毛竹 3 株,取其根、地下竹鞭及竹秆中部叶片,共计 9 个样品。样品用锡箔纸包裹,做好标记,迅速放入液氮中,返回实验室后置于 -80 °C 超低温冰箱长期保存用于 RNA 的提取。采用苯酚法提取总 RNA,先将保存的毛竹材料置于预冷的研钵中,加液氮快速研磨成粉末状,并用 DNase 酶去除 DNA。RNA 反转录 cDNA 采用 PrimeScript MRT Master Mix (TaKaRa) 反转录试剂盒。

1.6.3 实时荧光定量 PCR 从鉴定的毛竹 *JAZ* 基因家族中随机选取 5 个基因,使用在线工具 primer 3 (<http://bioinfo.ut.ee/primer3-0.4.0/>) 设计荧光 PCR 引物 (见表 1), 扩增片段控制在 120—250 bp 之间,退火温度介于 55—60 °C 间。使用 SYBR Color qPCR Master Mix (Vazyme) 试剂和 CFX 96 Real-Time 系统 (Applied Biosystems) 仪器进行 qRT-PCR 试验。

表 1 毛竹 *JAZ* 家族基因序列扩增 qRT-PCR 引物

基因	引物序列 (5'-3')
<i>Pe-actin</i>	F: TAGCCTTCCTCAGCCTATTCTTC R: TTCTCGCTCGGCAGTTGTTG
<i>PH02Gene03055.t2</i>	F: CCTCCTCGGCCAGTACCT R: GTGGTCGGCTGACGGAAA
<i>PH02Gene07278.t1</i>	F: GCCTGGAGAGCTGCACAA R: CTTCGTCGTCGCCCTTGT
<i>PH02Gene00458.t1</i>	F: CGGTCACCCTCACTGCAG R: CGCTGAAGGGAGTGCCTC
<i>PH02Gene04841.t1</i>	F: GCTCATGGCTGCAAAGGC R: CCCAGACTGCCATCTGCC
<i>PH02Gene17763.t1</i>	F: GACGGCAGCATCCACGAT R: TCGTGAACACCAGCACC
<i>PH02Gene10588.t1</i>	F: AAGGGCCTGATGCAGCTG R: TGAGCATCAACCTGGGGC

续表 1

基因	引物序列 (5'-3')
<i>PH02Gene17761.t1</i>	F: CCGAGAAGCTAGCGCTGG R: CTTCTCGCGATCGGCAT
<i>PH02Gene13799.t1</i>	F: ACAAGCTCGGAAGGCGTC R: TGTCGCTGCTCTCCAACG
<i>PH02Gene27184.t1</i>	F: TCCTCCTCCACGCCCTTCA R: GAACTCGATCCAGCCCGG
<i>PH02Gene15384.t1</i>	F: CCCGTCGTGTCAAAAGCT R: GCTCCTGCAGTCGTGGTT
<i>PH02Gene05875.t1</i>	F: TCTGTCCGACGGCAAAG R: CCATGGCCCTTGGAGAA
<i>PH02Gene27186.t1</i>	F: GGAAACTACGGGCACGGG R: ATGCATCCTGTGCTCGGC
<i>PH02Gene09509.t1</i>	F: GGCCAAGGAGCTGATGCA R: CTTCTCGCGATCGGCAT
<i>PH02Gene16084.t1</i>	F: GCGTGTGCGACCTGAGCT R: CCATCGAGCCTGGCTAGC
<i>PH02Gene05808.t2</i>	F: GAAGACCACGGCGACACA R: CTTCTCGTCGCCCTTGT
<i>PH02Gene42410.t1</i>	F: GCCGAGCTGATCCGGTAC R: CTTCTCGCGATCGGCAT
<i>PH02Gene40896.t1</i>	F: CTGCCATCGCGAGGAAG R: AACGACGGCTTCTCCTGC
<i>PH02Gene33652.t1</i>	F: ACCCAGGAGTCCCAGCAA R: GAGGGCTCGACATTGGCA
<i>PH02Gene46282.t1</i>	F: GACTTCCAGCTGGCAGG R: CGATGCCCTTCTCGCCAT
<i>PH02Gene46280.t1</i>	F: GGTGCTCGACGACTTCCC R: CAGGTCATCCGCCAGCTC
<i>PH02Gene17405.t1</i>	F: GAGCTCGACTTCTCGGG R: ATGGAGGAGGAGCAGGGG
<i>PH02Gene21882.t1</i>	F: TGCACCCACAGCTGCTAC R: CAACCTGGACAGCAGGCA
<i>PH02Gene05499.t1</i>	F: ACGACGCTGAGCCTGATG R: CGAACACCACCACCCTCC
<i>PH02Gene34246.t1</i>	F: GTGACAACCTGCTCGCCT R: CGGTTGCTTGAGAGGGCA
<i>PH02Gene27187.t1</i>	F: AAGAGCACGAGCAGCAGG R: AACTCGTCGAGCACCAGC
<i>PH02Gene15231.t1</i>	F: CAAGAAGCAGGCCTCCCC R: AGATGATGAGCCGCCACG
<i>PH02Gene09644.t1</i>	F: CCAGGCAAGGGCGATCAT R: TCCGCTTCTGCAGGAACC
<i>PH02Gene09512.t1</i>	F: GGAAGAGGAGCAGGACGC R: GGCTCTTGGCCTTCTCCA
<i>PH02Gene30354.t1</i>	F: GAGGAGGGGTTTTCCGGC R: TTGCTGCGCTTTGGCTCCT
<i>PH02Gene27185.t1</i>	F: GGTGCTCGACGACATCCC R: CAGGTCATCCGCCAGCTC
<i>PH02Gene09510.t1</i>	F: GCCGGAAAGACGTGTCA R: GCCTGCTCCCGCTTTTCT
<i>PH02Gene09514.t1</i>	F: CAGCCAGTACGTAGGGC R: CGTACTCCTCCCTCCCGT
<i>PH02Gene40897.t1</i>	F: GCTCTTCCCTCAGCAGGC R: TCGTCCCGCGTAGAAGA
<i>PH02Gene01393.t1</i>	F: AGGCTGACAGGGGATCCC R: TGCCATTTGGTCCAGCCC
<i>PH02Gene16544.t1</i>	F: GCCCTCCTCCATCGCATC R: GGTTCGGTGGGAAGCGA
<i>PH02Gene04428.t1</i>	F: CTGCCTTGTGCCATCCT R: CGAACAGGCTTCTGGGCA
<i>PH02Gene36659.t1</i>	F: TGACTCCTCGCCGACAGA R: ACCTCCTCGCGATTGGC

### 1.7 不同激素处理下和生长发育阶段下 JAZ 基因的表达

为了探究毛竹 JAZ 基因在不同激素处理及竹笋在不同生长发育条件下的表达,本研究从 NCBI 的 SRA (Sequence Read Archive) 数据库 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/>) 获得并分析了毛竹幼苗在赤霉素 (GA) (SRR6131113-SRR6131118) 和萘乙酸 (NAA) (SRR5710697-SRR5710702) 处理下,及其竹笋不同生长阶段 (0.2, 0.5, 1.0 m) (SRR6171235-SRR6171243) 下 JAZ 基因的 *FPKM* 值,并通过 TBtools 软件绘制其相对表达热图<sup>[21]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 JAZ 基因家族的鉴定

通过植物 ZIM (PF06200) 和 Jas (PF09425) 的

Pfam 模型搜索出 43 个家族成员,再结合比对拟南芥和水稻中鉴定的 JAZ 基因,以及比对到 SwissProt 数据库/参考物种的全蛋白序列库,并结合比对到 NCBI 的 CDD 数据库存中保守结构域的特征,进一步筛选去除重复基因,最终得到 37 个 JAZ 基因家族成员 (见表 2)。家族成员中等电点介于 5.14—10.49,其中 29 个家族蛋白为碱性蛋白 (理论等电点 >7),有 8 个为酸性蛋白 (理论等电点 <7)。家族成员中蛋白分子量最大的为 50 326.77 kD,最小为 7 562.6 kD。氨基酸序列长度最长为 479 aa,最短为 71 aa。所有家族成员蛋白的平均疏水指数都大于 0,均为疏水蛋白。跨膜结构域预测结果显示该家族成员主要位于叶绿体、细胞核、胞质、质膜 4 个位置。

表 2 毛竹 JAZ 基因家族编码蛋白序列生化信息

基因 ID 号	基因位置	等电点	相对分子量/kD	氨基酸数量/aa	脂肪族氨基酸指数	平均疏水指数	编码长度/bp	预测亚细胞位置
PH02Gene03055.t2	moso_draft_hic_scaffold_3:20044737;20046873;+	7.71	21 662.47	206	71.51	0.484	621	chlo/nucl
PH02Gene07278.t1	moso_draft_hic_scaffold_14:81927294;81929188;+	6.51	15 622.45	146	65.38	0.617	441	nucl
PH02Gene00458.t1	moso_draft_hic_scaffold_24:67301311;67306060;+	6.63	21 998.98	209	75.67	0.420	630	nucl
PH02Gene04841.t1	moso_draft_hic_scaffold_3:90888804;90892242;+	9.3	25 928.65	234	65.41	0.527	705	chlo
PH02Gene17763.t1	moso_draft_hic_scaffold_5:30508322;30509992;+	9.02	18 033.64	177	76.25	0.099	534	chlo
PH02Gene10588.t1	moso_draft_hic_scaffold_10:5988456;5990917;-	9.44	25 824.32	243	67.11	0.522	732	chlo
PH02Gene17761.t1	moso_draft_hic_scaffold_5:30483878;30485380;+	8.93	19 962.88	184	69.40	0.454	555	chlo
PH02Gene13799.t1	moso_draft_hic_scaffold_18:47092395;47095804;+	10.2	39 212.32	375	63.35	0.369	1128	nucl
PH02Gene27184.t1	moso_draft_hic_scaffold_5:30756375;30758439;+	10.49	16 197.43	154	74.25	0.325	465	chlo
PH02Gene15384.t1	moso_draft_hic_scaffold_13:66887486;66890688;+	9.07	44 956.52	428	65.88	0.385	1287	nucl
PH02Gene05875.t1	moso_draft_hic_scaffold_17:2236670;2238020;-	8.93	33 852.3	314	79.84	0.309	945	cyto
PH02Gene27186.t1	moso_draft_hic_scaffold_5:30784416;30785928;+	9.5	17 424.91	167	79.70	0.159	504	chlo
PH02Gene09509.t1	moso_draft_hic_scaffold_13:112678680;112680093;-	9.38	25 239.87	232	69.83	0.520	699	chlo
PH02Gene16084.t1	moso_draft_hic_scaffold_24:28982214;28987143;+	8.77	28 626.58	263	73.44	0.249	792	cyto
PH02Gene05808.t2	moso_draft_hic_scaffold_16:6669010;6672536;-	5.66	18 867.81	173	55.64	0.808	522	nucl
PH02Gene42410.t1	moso_draft_hic_scaffold_21:103734540;103735064;+	9.77	14 631.97	140	87.41	0.054	423	chlo
PH02Gene40896.t1	moso_draft_hic_scaffold_21:103711197;103711748;-	9.77	15 609.91	148	78.71	0.198	447	chlo

续表 2

基因 ID 号	基因位置	等电点	相对分子 量/kD	氨基酸数 量/aa	脂肪族氨 基酸指数	平均疏 水指数	编码 长度/bp	预测亚 细胞位置
PH02Gene33652. t1	moso_draft_hic_scaffold_23: 5961612;5966373;-	6.63	21 757.69	206	76.78	0.417	621	chlo/nucl/ nucl_plas
PH02Gene46282. t1	moso_draft_hic_scaffold_5: 30631741;30632226;+	9.34	12 684.88	118	91.97	0.183	357	chlo
PH02Gene46280. t1	moso_draft_hic_scaffold_5: 30658796;30660992;+	9.09	10 046.55	95	93.72	0.132	288	chlo
PH02Gene17405. t1	moso_draft_hic_scaffold_23: 45046322;45049251;-	9.93	18 913.58	176	68.74	0.391	531	chlo
PH02Gene21882. t1	moso_draft_hic_scaffold_4: 8347324;8350092;-	9.05	25 729.12	243	65.91	0.501	732	chlo
PH02Gene05499. t1	moso_draft_hic_scaffold_15: 69193240;69194017;-	9.55	20 062.09	192	80.99	0.119	579	chlo
PH02Gene34246. t1	moso_draft_hic_scaffold_3: 26359851;26363592;+	9.66	42 955.4	408	63.17	0.401	1227	nucl
PH02Gene27187. t1	moso_draft_hic_scaffold_5: 30806411;30807679;+	9.5	17 216.69	165	80.67	0.139	498	chlo
PH02Gene15231. t1	moso_draft_hic_scaffold_22: 23767035;23770249;+	9.68	40 286.54	382	69.45	0.287	1149	nucl
PH02Gene09644. t1	moso_draft_hic_scaffold_10: 27498115;27502493;-	9.51	9 674.13	91	83.78	0.150	276	mito
PH02Gene09512. t1	moso_draft_hic_scaffold_13: 112636809;112637129;-	8.21	7 562.6	71	61.43	0.424	216	chlo/cyto
PH02Gene30354. t1	moso_draft_hic_scaffold_18: 41187739;41189779;+	5.14	23 571.64	219	75.23	0.463	660	chlo
PH02Gene27185. t1	moso_draft_hic_scaffold_5: 30761373;30761858;+	10.2	11 849.85	113	96.16	0.119	342	chlo
PH02Gene09510. t1	moso_draft_hic_scaffold_13: 112664333;112666025;-	9.17	18 232.92	178	72.54	0.147	537	chlo
PH02Gene09514. t1	moso_draft_hic_scaffold_13: 112575803;112576370;-	9.07	16 722.16	158	76.11	0.245	477	chlo
PH02Gene40897. t1	moso_draft_hic_scaffold_21: 103717301;103719009;-	5.63	21 722.82	206	70.10	0.300	621	chlo
PH02Gene01393. t1	moso_draft_hic_scaffold_7: 46714344;46720114;+	5.57	50 326.77	479	52.10	0.767	1440	nucl
PH02Gene16544. t1	moso_draft_hic_scaffold_4: 9574688;9577131;+	9.27	32 662.85	302	62.52	0.648	909	nucl
PH02Gene04428. t1	moso_draft_hic_scaffold_15: 32797714;32800657;+	9.64	25 911.36	246	70.33	0.458	741	chlo
PH02Gene36659. t1	moso_draft_hic_scaffold_14: 18438807;18440162;-	5.26	10 191.71	96	91.47	0.029	291	chlo

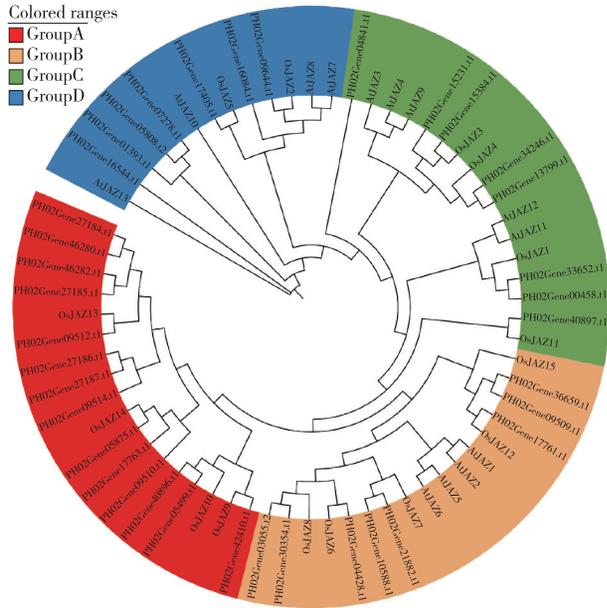
注: chlo; 叶绿体; nucl; 细胞核; plas; 胞质; cyto; 质膜

## 2.2 *JAZ* 基因家族分类与进化树构建

毛竹、拟南芥和水稻的 *JAZ* 基因的系统聚类分析结果表明,毛竹的 37 个家族基因成员可以划分到 4 个亚族 (Group A-Group D),除 Group A 中仅包含 4 个水稻中的 *JAZ* 基因家族成员,其余 3 个亚族均包含有拟南芥和水稻中的家族成员。Group A 有 14 个毛竹 *JAZ* 基因成员,Group B 和 Group C 均有 8 个成员,Group D 有 7 个成员。同时,进化树结果 (见图 1) 表明各毛竹亚族的基因成员与水稻的距离较近而与拟南芥较远。

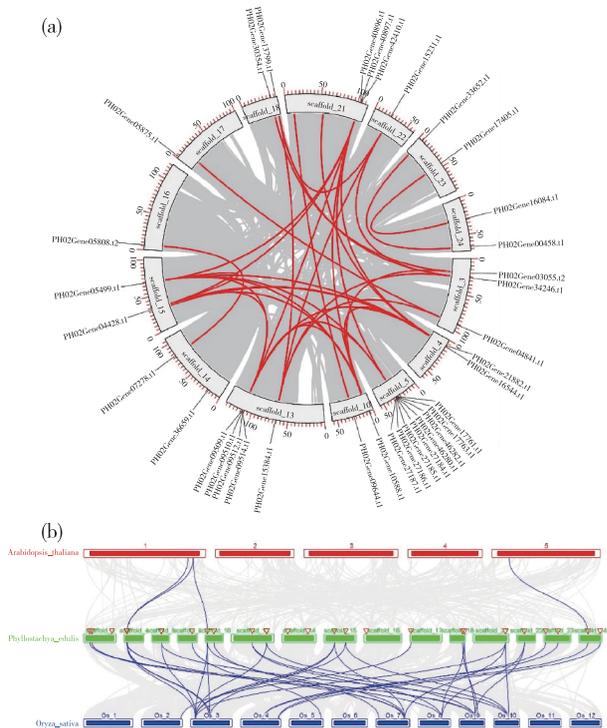
## 2.3 毛竹 *JAZ* 基因家族染色体定位及共线性分析

毛竹 *JAZ* 基因家族的染色体分布状况如图 2a 所示,37 个家族成员分布在 14 个 scaffold 上面,其中 scaffold\_15 上分布的家族成员最多,出现了 9 个 *JAZ* 基因,所有 *JAZ* 基因间存在 38 对共线性关系。毛竹与拟南芥、水稻之间的共线性关系如图 2b 所示,有 4 个 *JAZ* 同源蛋白基因出现在拟南芥染色体中,有 33 个毛竹 *JAZ* 基因可以在 8 条水稻染色体上找到对应的旁系同源基因。由此可见,毛竹与水稻之间的亲缘关系较近。此外,有 4 个水稻 *JAZ* 家族



图中各基因中 Os 为水稻 *Oryza sativa* 的缩写;  
At 为拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 的缩写  
图1 毛竹、拟南芥和水稻 JAZ 家族系统进化树

成员在毛竹中有对应的3个同源拷贝,另有6个水稻中的 JAZ 家族成员在毛竹中有2个同源拷贝,且有4个 JAZ 基因在毛竹中没有发现相对应的拷贝。由此推断, JAZ 家族在演化过程中可能存在全基因组多倍化事件。



注: *Phyllostachys edulis*, 毛竹; *Arabidopsis thaliana*, 拟南芥; *Oryza sativa*, 水稻  
图2 毛竹 JAZ 家族染色体分布及种间共线性分析

### 2.4 毛竹 JAZ 家族保守结构域及基序分析

依据 NCBI Conserved Domain 进一步分析毛竹 JAZ 基因家族的保守结构域如图 3a, 该家族成员含有 CCT-2, ZIM (即图 3 中 *tify*) 和 Jas 结构域, 且 Jas 结构域只出现在 2 个 JAZ 基因中, 而 *PHO2Gene04841.t1* 和 *PHO2Gene46280.t1* 仅含有 CCT-2 结构域。值得注意的是, 有 29 条 JAZ 基因中含有 ZIM 和 CCT-2 结构域。

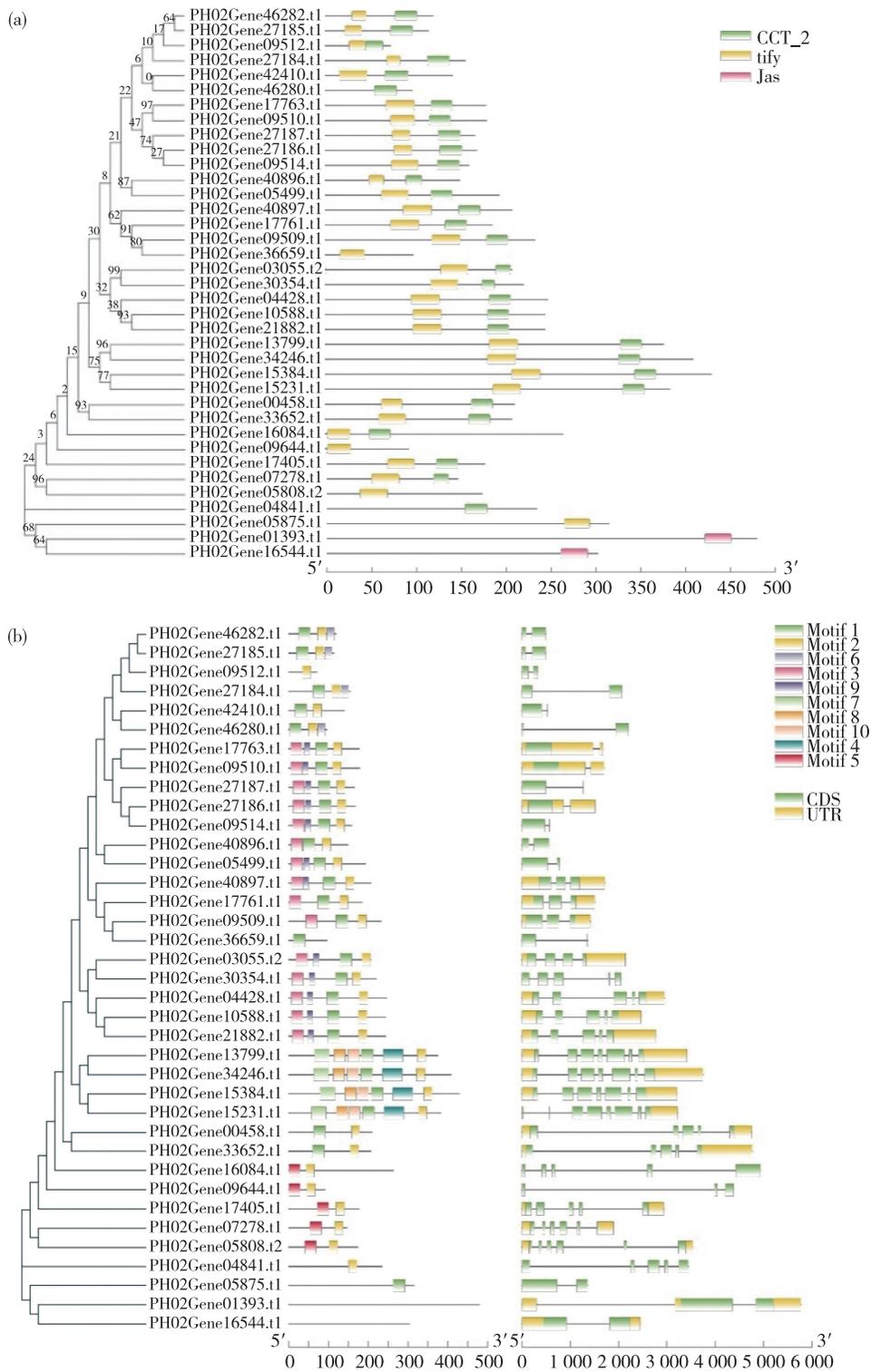
利用在线工具 MEME 分析 37 个毛竹 JAZ 基因家族成员 (如图 3b), 发现该家族成员含有 0—6 个基序, 其中 *PHO2Gene04841.t1* 和 *PHO2Gene01393.t1* 仅含有 1 个基序, 而 *PHO2Gene01393.t1* 和 *PHO2Gene16544.t1* 未发现基序。所有家族成员基因都有 1—7 个编码序列 CDS。

### 2.5 毛竹 JAZ 家族基因表达模式分析

转录组数据以及测定的毛竹根、竹鞭和叶中 JAZ 基因表达量分析结果表明, 萘乙酸 (NAA) 处理毛竹幼苗后 (如图 4a), 除其中 13 个 JAZ 基因表达无明显变化, 绝大部分基因 (18 个) 表达升高。赤霉素 (GA) 总体上抑制了 Group A 和 D 的表达, 但对 Group B 有促进作用, 而对 Group C 的影响表现不一致, 有的升高, 有的降低 (如图 4b)。毛竹从 0.2 m 到 1.0 m 生长过程中, 各 JAZ 基因总体表现出先下降后有所恢复的趋势, 特别是 Group A, B, C (如图 4c)。毛竹的叶、竹鞭和根中, 所有测定的 JAZ 基因整体表现出基本不在竹鞭中表达, 在根中 Group C 和 D 少量表达, 而主要在叶中表达 (如图 4d)。

## 3 讨论

植物中 JAZ 基因家族成员广泛存在, JAZ 基因作为茉莉酸下游基因表达的转录阻遏物, 调控茉莉酸通路相关反应。不同植物中的 JAZ 基因数量存在较大差异, 本研究通过生物信息学的数据分析, 从毛竹全基因组数据库中鉴定出 37 个候选 JAZ 基因, 约是拟南芥和水稻 3 倍, 加之这些基因不均匀分布在 14 条 scaffold 上, 因此, 可以推测毛竹在进化过程中可能发生了 3 次全基因组复制事件<sup>[22-23]</sup>。类似地, 普通小麦 (*Triticum aestivum*) 有 53 个<sup>[24]</sup>, 这可能与普小麦是六倍体, 其全基因组复制更多有关。毛竹、拟南芥和水稻的系统进化树被分为 4 个亚组, 这与拟南芥 JAZ 家族可分为 A, B, C 和 D 4 个亚组一致<sup>[25]</sup>。不过, 本研究的 4 个亚族中, 拟南芥 JAZ 基因只出现在 3 个亚族 Group B, C 和 D, 而毛

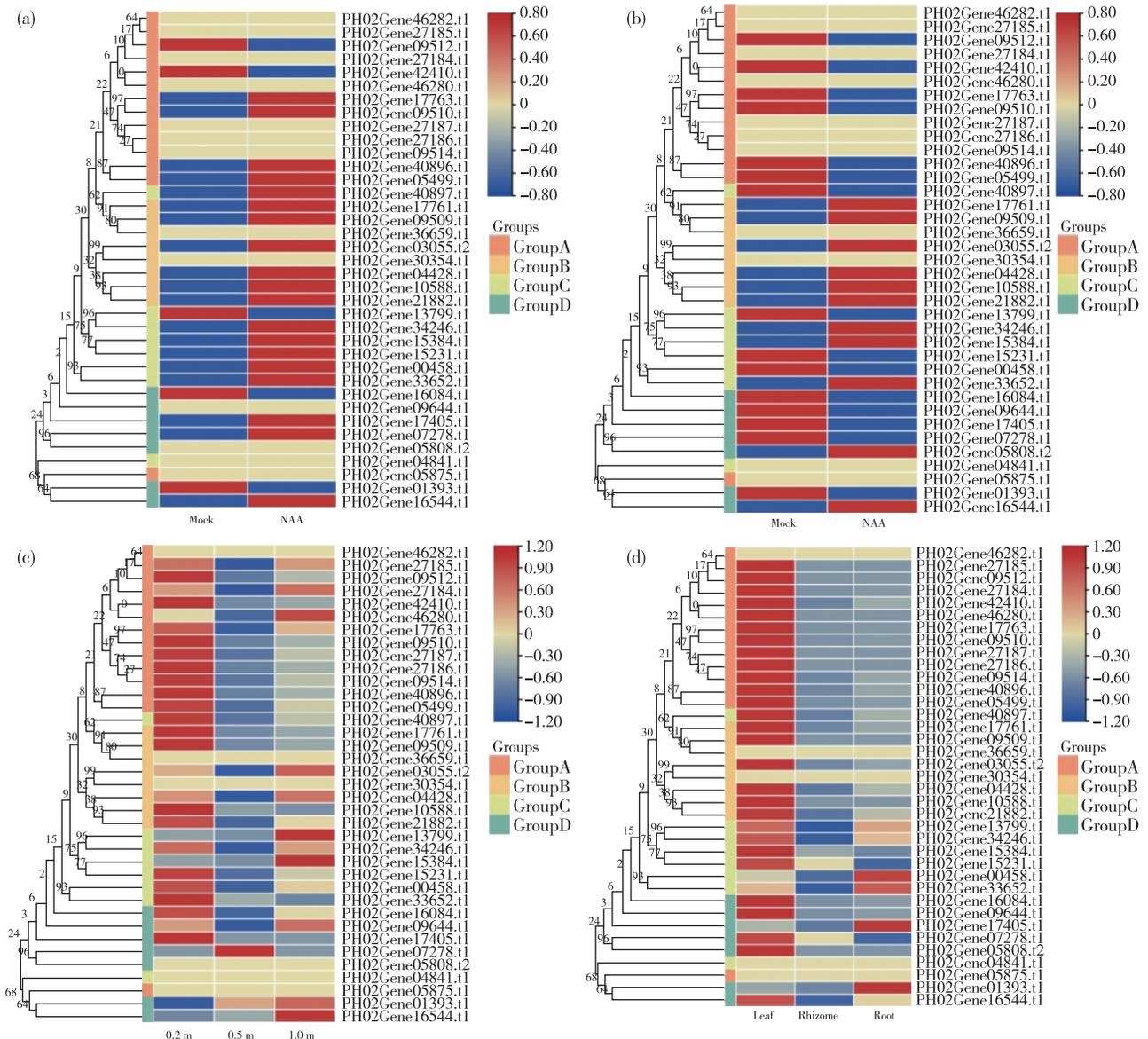


注:图中的刻度尺代表氨基酸或核苷酸序列长度;基因名称如表 2 所示

图 3 毛竹 *JAZ* 基因家族结构域分析和保守基序分析

竹与水稻相似,出现在所有的 4 个亚族,这可能与毛竹和水稻同属于单子叶植物,在进化上更相近有关。同时,种间共线性分析结果显示,毛竹的 *JAZ* 家族成员与水稻之间存在着大量的共线性,而拟南

芥作为双子叶植物与毛竹的 *JAZ* 家族成员之间共线性不显著,该研究结果与毛竹、水稻和拟南芥的 *SWEET* 家族成员的种间共线性分析结果相似<sup>[26]</sup>。因此,这些结果进一步表明双子叶植物与单子叶植



注: NAA, 萘乙酸; GA, 赤霉素; Leaf, 叶; Rhizome, 竹鞭; Root, 根

图4 毛竹 JAZ 基因家族表达分析

物进化过程存在较大差异。

JAZ 基因家族成员中普遍存在 ZIM (即图 3a 中的 tify 结构域) 和 Jas 2 个保守结构域<sup>[6]</sup>。本研究中鉴定的 37 个毛竹 JAZ 基因中除 2 个基因只含有 CCT-2 结构域外,其余 35 个基因均含有 ZIM 或 Jas 结构域。除了这 2 个保守的结构域外,前人研究也发现烟草<sup>[27]</sup>、甘薯<sup>[28]</sup>、拟南芥<sup>[29]</sup>和玉米<sup>[13]</sup>的 JAZ 蛋白中也含有 CCT-2 结构域,且常与 ZIM 结构域同时存在,这与本研究中多数 JAZ 基因含有这 2 个结构域的结果相似。本研究发现具有相同 motif 基序的 JAZ 基因在进化树上更加靠近,这说明结构相似的基因在功能上也具有一定的相似性,同时也说明本研究对 JAZ 基

因家族成员的亚族分类准确可信。不过,本研究也发现仅含有 Jas 结构域的 2 条基因 (如图 3b) 没有检测到保守基序,这与毛竹 JAZ 基因的保守结构域主要是 ZIM 和 CCT-2,而 Jas 结构域仅出现在其中 2 条基因有关。不过,目前的研究也基本认定 CCT-2 结构域就是 Jas<sup>[9]</sup>,比如,小普通小麦中甚至没有 Jas 结构域,只有 ZIM 和 CCT 类结构域<sup>[24]</sup>。

以往的研究发现, JAZ 基因响应多种激素和外界胁迫。本研究结果表明 NAA 可以提高多数 JAZ 基因的表达,而 GA 对 JAZ 基因家族的影响存在一定的差异性。NAA 作为生长率促进植物的生长,而 JAZ 负调控 JA 通路下游基因表达,从而提高植物对

各类生物和非生物胁迫的抗性,因此,NAA 处理可使植物增强 *JAZ* 基因表达以抑制其 JA 调控的防御反应而提高其生长,正如拟南芥中施加生长素可抑制 JA 下游 MYC2 转录因子而促进根尖分生组织生长<sup>[30]</sup>。GA 一方面促进植物营养生长,另一方面也与植物的生殖生长有关,比如雄蕊的发育,所以,GA 与 JA 有时表现出协同作用<sup>[31]</sup>,这可以解释本研究中发现的 GA 对 *JAZ* 家族基因影响存在一定异质性。毛竹笋在生长过程中,*JAZ* 基因表现出先升高后降低然后又有所回升的趋势,可能与毛竹笋在前期和后期生长较慢而中期生长较快,且在发育后期木质素增多,遭受病虫害的危害小,不太依赖 JA 通路下游相关抗性基因表达有关。毛竹叶、竹鞭和根 *JAZ* 基因的 qPCR 结果发现其基因表达多集中在叶部,而在地下部特别是竹鞭部分基本没有表达,这可能与采样时间在 7 月有关。7 月上旬,毛竹地上部分叶片生长较快,更多的资源用于生长而非应对外界胁迫,因此,负调控防御相关的 *JAZ* 基因表现出高表达,而生长较慢的地下部分则表现出相反的趋势。

#### 参考文献:

- [1] 毛佳昊,熊晓辉,卢一辰.茉莉酸调控植物应对逆境胁迫作用的研究进展[J].生物加工过程,2021,19(4):413-419,462.
- [2] ANJUM S A, WANG L, FAROOQ M, et al. Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defence system and yield in soybean under drought[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2011, 197(4): 296-301.
- [3] SOBHAY I S, WOODCOCK C M, POWERS S J, et al. *Cis*-jasmonate elicits aphid-induced stress signalling in potatoes[J]. Journal of Chemical Ecology, 2017, 43(1): 39-52.
- [4] CHINI A, FONSECA S, FERNÁNDEZ G, et al. The *JAZ* family of repressors is the missing link in jasmonate signalling [J]. Nature, 2007, 448(7154): 666-671.
- [5] 黄建丽,邓肃霜,沈甲诚,等.大豆 *JAZ* 基因家族的鉴定及其对疫霉胁迫的响应[J].大豆科学,2019,38(6):868-878.
- [6] 孙程,周晓今,陈茹梅,等.植物 *JAZ* 蛋白的功能概述[J].生物技术通报,2014(6):1-8.
- [7] YE H, DU H, TANG N, et al. Identification and expression profiling analysis of TIFY family genes involved in stress and phytohormone responses in rice [J]. Plant Molecular Biology, 2009, 71(3): 291-305.
- [8] BAI Y, MENG Y, HUANG D, et al. Origin and evolutionary analysis of the plant-specific TIFY transcription factor family [J]. Genomics, 2011, 98(2): 128-136.
- [9] MELOTTO M, MECEY C, NIU Y, et al. A critical role of two positively charged amino acids in the Jas motif of Arabidopsis *JAZ* proteins in mediating coronatine- and jasmonoyl isoleucine-dependent interactions with the COI1 F-box protein [J]. The Plant Journal, 2008, 55(6): 979-988.
- [10] THINES B, KATSIR L, MELOTTO M, et al. *JAZ* repressor proteins are targets of the SCF<sup>COI1</sup> complex during jasmonate signalling [J]. Nature, 2007, 448(7154): 661-665.
- [11] PAUWELS L, GOOSSENS A. The *JAZ* proteins: A crucial interface in the jasmonate signaling cascade [J]. The Plant Cell, 2011, 23(9): 3089-3100.
- [12] WANG Y, PAN F, CHEN D, et al. Genome-wide identification and analysis of the *Populus trichocarpa* TIFY gene family [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 115: 360-371.
- [13] 韩斌,刘江,赵兴华,等.玉米 *JAZ* 基因家族的生物信息学分析[J].山西农业科学,2020,48(10):1552-1556.
- [14] CHINI A, BEN-ROMDHANE W, HASSAIRI A, et al. Identification of TIFY/*JAZ* family genes in *Solanum lycopersicum* and their regulation in response to abiotic stresses [J]. PloS one, 2017, 12(6): e0177381.
- [15] CHUNG H S, KOO A J K, GAO X, et al. Regulation and function of Arabidopsis *JASMONATE ZIM*-Domain genes in response to wounding and herbivory [J]. Plant Physiology, 2008, 146(3): 952-964.
- [16] WU H, YE H, YAO R, et al. OsJAZ9 acts as a transcriptional regulator in jasmonate signaling and modulates salt stress tolerance in rice [J]. Plant Science, 2015, 232: 1-12.
- [17] ZHU D, CAI H, LUO X, et al. Over-expression of a novel *JAZ* family gene from *Glycine soja*, increases salt and alkali stress tolerance [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2012, 426(2): 273-279.
- [18] SONG X, ZHOU G, JIANG H, et al. Carbon sequestration by Chinese bamboo forests and their ecological benefits: assessment of potential, problems, and future challenges [J]. Environmental Reviews, 2011(19): 418-428.
- [19] SONG X, ZHOU G, GU H, et al. Management practices amplify the effects of N deposition on leaf litter decomposition of the Moso bamboo forest [J]. Plant and Soil, 2015, 395(1): 391-400.
- [20] 樊志权.我国竹产业发展现状及对策 [J]. 现代园艺, 2020, 43(18): 22-23.
- [21] CHEN C, 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] WANG X, SHI X, HAO B, et al. Duplication and DNA segmental loss in the rice genome: implications for diploidization [J]. New Phytologist, 2005, 165(3): 937-946.
- [23] SUN Q, WANG G, ZHANG X, et al. Genome-wide identification of the TIFY gene family in three cultivated *Gossypium* species and the expression of *JAZ* genes: I [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 42418.
- [24] 范佳利,朱立勋,郭志强,等.普通小麦 *JAZ* 基因家族鉴定及其响应冻害时基因差异表达和 DNA 变异分析 [J]. 植物生理学报, 2022, 58(10): 1873-1889. (下转第 15 页)

要进一步的研究。

#### 参考文献:

- [1] 张校宾.邯郸市六种木本园林植物抗旱性综合评价[D].邯郸:河北工程大学,2023.
- [2] 刘慧,张崇洋,刘世亮,等.干旱胁迫对屋顶绿化植物小叶黄杨叶片抗氧化特性的影响[J].林业与环境科学,2022,38(3):86-93.
- [3] 白玉娥,庞岩.小叶黄杨研究进展[J].内蒙古农业大学学报(自然科学版),2021,42(1):114-120.
- [4] 梁行行,陈爽,赵冰,等.7种灌木幼苗耐淹性比较研究[J].西北林学院学报,2020,35(3):61-67.
- [5] 余莉琳.干旱矿区生态修复土壤改良及植物选择实验[D].徐州:中国矿业大学,2014.
- [6] 吴强,李倩,肖华,等.西南喀斯特地区小叶黄杨与白花光合特性研究[J].中国饲料,2019(9):22-28.
- [7] 谭雪红.5种灌木的生理特性及抗旱性的综合评价[J].东北林业大学学报,2013,41(2):29-34.
- [8] 周宇涵.小叶黄杨对干旱高温胁迫的生理生化响应[J].农村实用技术,2019(3):39-40.
- [9] 陈珺.四种观赏植物的活性氧代谢对干旱胁迫的响应[D].杭州:浙江农林大学,2013.
- [10] CASER M, SCARIOT V, GAINO W, et al. The effects of sodium chloride on the aesthetic value of *Buxus* spp. [J]. *European Journal of Horticultural Science*, 2013, 78(4): 153-159.
- [11] 金梦野,李小华,李昉泽,等.盐碱复合胁迫对水稻种子发芽的影响[J].中国生态农业学报(中英文),2020,28(4):566-574.
- [12] 肖欣怡,李霞,史飞航,等.西北地区盐碱地治理方案探讨[J].农业与技术,2021,41(14):142-145.
- [13] 史树德,孙亚卿,魏磊.植物生理学实验指导[M].北京:中国林业出版社,2011.
- [14] 黄桂华,梁坤南,周再知,等.柚木无性系苗期抗旱生理评价与选择的研究[J].中南林业科技大学学报,2018,38(5):11-17.
- [15] 朱秀红,李职,蔡曜琦,等.白花泡桐幼苗对盐、干旱及其交互胁迫的生理响应[J].西部林业科学,2021,50(3):135-143.
- [16] 蒋宇杰.植物耐盐生理机制及耐盐性研究进展[J].农业灾害研究,2023,13(7):20-22.
- [17] 耿兴敏.植物逆境交叉胁迫适应性研究进展[J].林业科技开发,2014,28(4):14-18.
- [18] 齐琪,马书荣,徐维东.盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J].分子植物育种,2020,18(8):2741-2746.
- [19] 马玉花.植物耐盐分子机理研究进展[J].湖北农业科学,2013,52(2):255-257,261.
- [20] 赵春,陈佩林,施国新.Cd(II)离子对石龙尾生理生化特性的影响[J].淮阴师范学院学报(自然科学版),2003,2(3):241-244.
- [21] 吴蕾.环境胁迫对西藏飞蝗成虫取食生长和抗氧化酶系统的影响[D].成都:四川农业大学,2010.
- [22] 华智锐,李小玲.盐旱交叉胁迫对小麦幼苗渗透调节能力的影响[J].山西农业科学,2017,45(2):166-171.
- [23] 李怀伟.旱涝—低温交叉胁迫对小麦抗寒性的影响[D].哈尔滨:东北农业大学,2013.
- [24] 李洁,武杭菊,胡景江,等.干旱-低温交叉逆境下小麦渗透调节能力的变化与交叉适应的关系[J].干旱地区农业研究,2009,27(6):149-153.
- [25] CHINI A, FONSECA S, CHICO J M, et al. The ZIM domain mediates homo- and heteromeric interactions between Arabidopsis JAZ proteins[J]. *The Plant Journal*, 2009, 59(1): 77-87.
- [26] 李新然,张智俊,喻珮瑶,等.毛竹 *SWEET* 基因家族的全基因组鉴定与分析[J].生物信息学,2020,18(04):236-246.
- [27] 潘婷,胡利伟,王中,等.烟草 *JAZ1* 基因的克隆和功能分析[J].烟草科技,2018,51(12):15-22.
- [28] 杨冬静,孙厚俊,谢逸萍,等.甘薯等8种植物 *JAZ1* 基因的生物信息学分析[J].江苏农业学报,2019,35(5):1021-1027.
- [29] 曹宏哲,李薇,庞茜,等.转录因子 *ZmMYC7* 与拟南芥 *JAZ* 家族基因的互作研究[J].河北农业大学学报,2019,42(6):77-82.
- [30] KAZAN K, MANNERS J M. JAZ repressors and the orchestration of phytohormone crosstalk[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(1): 22-31.
- [31] CHENG H, SONG S, XIAO L, et al. Gibberellin acts through jasmonate to control the expression of *MYB21*, *MYB24*, and *MYB57* to promote stamen filament growth in *Arabidopsis*[J]. *PLoS Genetics*, 2009, 5(3): e1000440.

(上接第9页)