

李慧楠,董伟清,邱祖杨,等. 干旱胁迫下芋根系转录组分析[J]. 江苏农业学报,2025,41(11):2097-2106.

doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2025.11.003

## 干旱胁迫下芋根系转录组分析

李慧楠<sup>1</sup>, 董伟清<sup>1</sup>, 邱祖杨<sup>2</sup>, 刘莉莉<sup>2</sup>, 何芳练<sup>1</sup>

(1.广西农业科学院蔬菜研究所,广西 南宁 530007; 2.荔浦市农业农村局,广西 荔浦 546600)

**摘要:** 为探究芋根系对干旱胁迫的分子响应,本研究以荔浦芋1号为材料,对干旱胁迫下的芋根系取样进行转录组测序。通过对比干旱组和对照组的基因表达差异、GO富集分析和KEGG富集分析,明确芋根系响应干旱胁迫的关键通路,并进一步筛选关键通路相关基因,分析它们在干旱胁迫下的表达模式。结果显示,干旱胁迫下共筛选到芋根系差异表达基因1 063个,其中上调表达基因473个,下调表达基因590个。GO富集分析结果表明,差异表达基因富集突出的生物过程为细胞过程和代谢过程,细胞组分富集最多的为细胞解剖实体,分子功能富集突出的为催化活性和结合过程。KEGG富集分析结果表明,差异表达基因富集最多的是次生代谢生物合成通路。统计分析促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)信号通路、类胡萝卜素生物合成通路中差异表达基因数量,分别筛选出上调差异表达基因15个、4个,下调差异表达基因12个、1个。分析结果表明,MAPK信号通路、类胡萝卜素生物合成通路相关基因的表达受到干旱胁迫的影响,MAPK可能通过结合脱落酸(ABA)、活性氧(ROS)信号通路响应干旱胁迫,类胡萝卜素可能通过分解生成有机物,以及作为ABA前体物质的方式响应干旱胁迫。本试验结果可以为芋响应干旱胁迫分子机制研究和抗旱品种选育提供理论基础和参考依据。

**关键词:** 芋; 干旱胁迫; 转录组测序; MAPK信号通路; 类胡萝卜素生物合成途径

**中图分类号:** S632.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)11-2097-10

## Transcriptome analysis of taro roots under drought stress

LI Huinan<sup>1</sup>, DONG Weiqing<sup>1</sup>, QIU Zuyang<sup>2</sup>, LIU Lili<sup>2</sup>, HE Fanglian<sup>1</sup>

(1. Vegetable Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China; 2. Lipu City Agriculture and Rural Affairs Bureau, Lipu 546600, China)

**Abstract:** To explore the molecular response of taro roots to drought stress, this study used Lipu Taro No.1 as the material, sampled taro roots under drought stress, and performed transcriptome sequencing. By comparing the differences in gene expression between the drought group and the control group, as well as conducting GO enrichment analysis and KEGG enrichment analysis, the key pathways of taro roots in response to drought stress were identified. Furthermore, genes related to these key pathways were identified, and their expression patterns under drought stress were analyzed. The results showed that a total of 1 063 differentially expressed genes (DEGs) were identified in taro roots under drought stress, including 473 up-regulated genes and 590 down-regulated genes. The GO enrichment analysis indicated that the prominent biological

收稿日期:2024-12-19

基金项目:国家自然科学基金项目(32460756);广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科2024YP081、桂农科2025YP082);广西荔浦芋试验站项目(TS202113)

作者简介:李慧楠(1995-),女,山西长治人,硕士,助理研究员,主要从事芋种质资源创新利用与遗传育种研究。(E-mail)Lihunan101@163.com

通讯作者:何芳练,(E-mail)hefanglian048@163.com

processes enriched by DEGs were cellular processes and metabolic processes. The most enriched cellular component was cellular anatomical entities, and the prominent molecular functions were catalytic activity and binding processes. The KEGG enrichment analysis showed that the most significantly enriched pathway for the differentially expressed genes was the biosynthesis of secondary metabolites. Through statistical analysis of the number of DEGs in

the mitogen-activated protein kinase (*MAPK*) signaling pathway and carotenoid biosynthesis pathway, 15 and four up-regulated DEGs, and 12 and one down-regulated DEGs were identified, respectively. The analysis revealed that the expression of genes related to the *MAPK* signaling pathway and carotenoid biosynthesis pathway was affected by drought stress. *MAPK* may respond to drought stress by interacting with abscisic acid (ABA) and reactive oxygen species (ROS) signaling pathways, while carotenoids may respond to drought stress by decomposing to produce organic substances and serving as a precursor of ABA. The results of this study lay a theoretical foundation for research on the molecular mechanisms of drought response in taro and provide a valuable resource for breeding drought-resistant cultivars.

**Key words:** taro; drought stress; transcriptome sequencing; *MAPK* signaling pathway; carotenoid biosynthesis pathway

芋 [*Colocasia esculenta* (L.) Schott], 也称芋头, 天南星科芋属多年生草本植物, 原产于热带沼泽地, 喜温暖湿润气候<sup>[1]</sup>。芋在中国栽培历史悠久, 种植面积居世界第 4 位, 产量居世界第 3 位<sup>[2]</sup>; 为须根系, 根系分布较浅, 吸水能力差, 需水量大。干旱胁迫会对芋根、茎、叶等组织造成不同程度的伤害, 严重影响其产量和品质<sup>[3]</sup>。目前关于芋根系响应干旱胁迫转录表达的相关研究鲜见报道, 因此, 研究分析芋根系响应干旱胁迫的转录组学, 对抗旱分子机制研究和抗旱品种选育具有重要意义。

干旱胁迫是作物生长最重要的影响因素之一<sup>[4]</sup>。研究表明, 芋在干旱胁迫下会降低水分利用率, 增加脯氨酸等渗透调节物质<sup>[5-6]</sup>。潘饶等<sup>[1]</sup>选择耐旱性弱和耐旱性强的芋突变体进行干旱处理, 结果发现干旱胁迫严重限制芋的茎叶生长, 并降低蜡质和叶绿素含量; 耐旱性强的芋突变体中超氧化物歧化酶 (*SOD*)、过氧化氢酶 (*CAT*)、谷胱甘肽还原酶 (*GR*) 等酶活性较高。芋叶片在干旱胁迫下会显著或极显著降低淀粉合成酶家族基因的表达量<sup>[7]</sup>。相同结果也出现在芋球茎上, 董伟清等<sup>[8]</sup>对干旱胁迫下荔浦芋 1 号球茎转录组数据进行分析, 发现干旱胁迫会影响淀粉和蔗糖代谢相关基因的表达。

类胡萝卜素是一类萜类色素物质, 具有抗氧化作用, 既是许多植物激素和防御化合物合成的前体, 也是植物抗旱研究中的重要物质。在逆境中, 类胡萝卜素可通过叶黄素循环消耗光系统产生的单线态氧, 从而增强植物的抗逆性<sup>[9]</sup>; 其中,  $\beta$ -胡萝卜素能通过清除光系统产生的活性氧自由基, 避免植物细胞因活性氧积累而受损<sup>[10]</sup>。大量试验结果表明, 干旱胁迫会影响植物体内类胡萝卜素的含量<sup>[11]</sup>, 因此研究类胡萝卜素对探索植物抗旱生理机制具有重要意义。例如, Fiasconaro 等<sup>[12]</sup>发现, 辣椒在干旱胁迫下  $\beta$ -胡萝卜素含量会降低; 而杨喜珍等<sup>[13]</sup>通过模拟

干旱试验发现, 马铃薯茎叶中类胡萝卜素含量随着干旱时间的延长呈现先降低后升高的趋势。

植物激素能通过感知信号分子调控植株生长发育, 从而响应干旱胁迫<sup>[13]</sup>。其中, 脱落酸 (ABA) 是与植物干旱胁迫响应关联最紧密的激素, 它主要在植物根部合成, 不仅参与植物休眠、种子萌发和果实发育等生长过程, 还能调控植物对逆境胁迫的响应, 进而提高抗逆能力<sup>[14]</sup>。在干旱胁迫下, ABA 主要通过两种方式发挥作用, 一是提高自身浓度, 以抑制植株生长、促进气孔关闭、增强根系吸水能力等<sup>[15]</sup>; 二是激活相关信号通路, 当 ABA 受体 PYR/PYL 感知到激素浓度变化后, 会与蛋白磷酸酶 (*PP2C*) 结合并抑制其磷酸酶活性, 从而释放 ABA 信号通路中的正调控因子 SnRK2s, SnRK2s 被释放后发生自磷酸化, 同时激活下游响应蛋白, 最终启动植物的 ABA 响应途径, 以此调控生理生化反应来应对干旱胁迫<sup>[16]</sup>。

因此, 本研究以播种 90 d 的荔浦芋 1 号为试验材料, 对其根系进行转录组检测, 通过分析芋根系响应干旱胁迫的关键通路及相关基因表达模式, 为芋响应干旱胁迫分子机制研究和抗旱品种选育提供理论基础和参考依据。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 试验材料

选择荔浦芋 1 号为试验材料, 于 2022 年 3 月播种于广西农业科学院试验基地, 对播种 90 d 的芋分别进行处理, 对照组 (DCR1) 每天充分浇水, 3 次生物学重复, 分别用 DCR1-1、DCR1-2、DCR1-3 表示; 处理组 (DCR2) 依据董伟清等<sup>[8]</sup>的试验方法, 在第 1 d 充分浇足水后不再浇水, 连续 7 d 达到重度干旱, 3 次生物学重复, 分别用 DCR2-1、DCR2-2、DCR2-3 表示, 对 DCR1 和 DCR2 芋根系进行采样, 样本用液氮冷冻后于  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  环境下保存备用。

## 1.2 试验方法

本试验使用 RNA 提取试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司产品]对样本总 RNA 进行提取,使用 NanoDrop 2000 超微量分光光度计(赛默飞世尔科技公司产品)检测 RNA 纯度,检测合格后将 mRNA 反转录为 cDNA,纯化后进行 PCR 扩增,委托广州基迪奥生物科技有限公司进行测序。为保证数据质量的可靠性,减少无效数据造成干扰,本试验对原始测序数据进行了严格的质量控制,将质量值  $Q \leq 20$  的碱基数占整条序列片段(read) 50% 以上的序列、全部为 A 碱基的序列以及 N 比例大于 10% 的序列全部剔除,从而筛选出高质量序列数据。随后使用 DESeq2 软件对差异表达基因进行分析,筛选标准设置为错误率 ( $FDR$ )  $< 0.05$ ,  $|\log_2 FC| \geq 1$  ( $FC$ : 表达倍数)。基于基因本体 (GO) 数据库 (<http://www.geneontology.org/>) 和京都基因与基因组百科全书 (KEGG) 数据库 (<https://www.kegg.jp/>), 对获得的差异表达基因分别进行 GO 富集分析和 KEGG 富集分析,采用超几何检验方法鉴定显著富集的功能条目和代谢通路。

## 2 结果与分析

### 2.1 测序数据质量控制

将 DCR1 和 DCR2 芋根系利用转录组测序技术

进行检测,得到的数据结果如表 1 所示,6 个样本的准确率均  $> 98.00\%$ 。DCR1 3 个原始读长分别为 51 881 912、44 391 296、38 689 658,平均数为 44 987 622;DCR2 3 个原始读长分别为 37 803 982、41 601 416、38 595 454,平均数约为 39 333 617。DCR1 获得 3 个高质量读长,分别是 51 555 916、44 019 624、38 361 070,平均数约为 44 645 537;DCR2 获得 3 个高质量读长,分别是 37 413 694、41 209 302、38 257 400,平均数为 38 960 132。通过分析过滤后的碱基组成,展示数据的质量情况,一般来说,越平衡的碱基组成质量越高,后期数据分析也就越准确。本试验对照组分别得到 7 684 103 767 个、6 550 291 242 个、5 705 631 064 个高质量碱基,平均数为 6 646 675 358 个,干旱处理组分别得到 5 553 424 796 个、6 128 976 284 个、5 688 026 532 个高质量碱基,平均数为 5 790 142 537 个,其中  $Q_{20} > 97.00\%$ ,  $Q_{30} > 91.00\%$ , G+C 含量  $> 47.00\%$  ( $Q_{20}$ : 测序错误率为 1.0% 的碱基数量占总碱基数量的比例;  $Q_{30}$ : 测序错误率为 0.1% 的碱基数量占总碱基数量的比例; G、C: 鸟嘌呤和胞嘧啶)。各样本中有 72.86%~84.39% 序列唯一比对到参考基因组。综上所述可以证明本次转录组测序结果质量高,可以用于后续数据分析。

表 1 6 个样本的转录组测序原始数据和过滤数据

Table 1 Raw and filtered data from transcriptome sequencing of six samples

样本	原始读长	原始碱基数 (个)	高质量读长	准确率 (%)	高质量碱基数 (个)	$Q_{20}$ (%)	$Q_{30}$ (%)	G+C 含量 (%)
DCR1-1	51 881 912	7 782 286 800	51 555 916	99.37	7 684 103 767	97.06	91.98	48.45
DCR1-2	44 391 296	6 658 694 400	44 019 624	99.16	6 550 291 242	97.43	92.95	48.03
DCR1-3	38 689 658	5 803 448 700	38 361 070	99.15	5 705 631 064	97.66	93.49	47.98
DCR2-1	37 803 982	5 670 597 300	37 413 694	98.97	5 553 424 796	97.39	92.88	48.46
DCR2-2	41 601 416	6 240 212 400	41 209 302	99.06	6 128 976 284	97.42	92.94	48.94
DCR2-3	38 595 454	5 789 318 100	38 257 400	99.12	5 688 026 532	97.48	93.06	48.75

DCR1-1、DCR1-2、DCR1-3 分别代表对照组 3 次生物学重复;DCR2-1、DCR2-2、DCR2-3 分别代表干旱处理组 3 次生物学重复。 $Q_{20}$ : 测序错误率为 1.0% 的碱基数量占总碱基数量的比例;  $Q_{30}$ : 测序错误率为 0.1% 的碱基数量占总碱基数量的比例; G、C: 鸟嘌呤和胞嘧啶。

### 2.2 差异表达基因

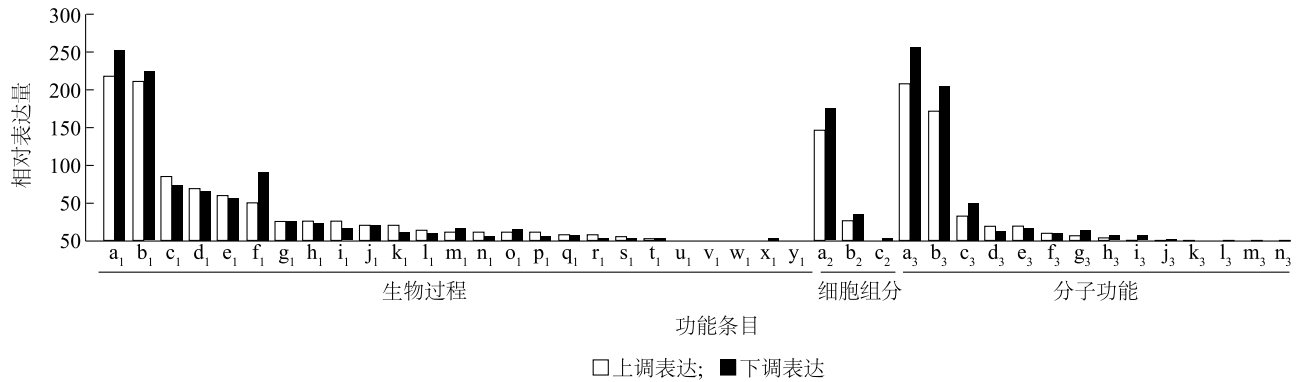
利用 DESeq2 软件对 DCR1 和 DCR2 转录组数据进行定量分析,得到两组芋之间的差异表达基因,共筛选到 1 063 个差异表达基因,473 个上调表达基因,590 个下调表达基因(图 1)。

### 2.3 GO 富集分析

在 GO 数据库中注释芋根系差异表达基因(图

2),从图 2 可见,差异表达基因显著富集于细胞过程、代谢过程、应答刺激、生物调控、生物过程调控、定位等 25 个生物过程,细胞解剖实体、含蛋白质复合物等 3 个细胞组分,催化活性、结合过程、转运蛋白活性等 14 个分子功能。其中在生物过程中,最突出的功能类别为细胞过程(GO:0009987)和代谢过程(GO:0008152),分别注释到 219 个、211 个上调

表达基因和 253 个、225 个下调表达基因。在细胞组分中突出的是拥有 147 个上调表达基因和 176 个下调表达基因的细胞解剖实体 (GO:0110165)。分子功能中最为突出的是催化活性 (GO:0003824) 和结合过程 (GO:0005488), 分别注释到 208 个、172 个上调表达基因, 257 个、205 个下调表达基因, 在富集最显著的 20 个 GO 条目中 (图 3), 存在 5 个生物过程、7 个细胞组分、8 个分子功能。生物过程包括 3 个与细胞壁相关条目和 2 个与碳水化合物、多糖代谢相关条目; 细胞组分主要涉及细胞壁、细胞膜的成分、质外体; 分子功能主要围绕酶活性, 包括水解酶、转移酶以及与血红素、四吡咯结合等相关的条目。



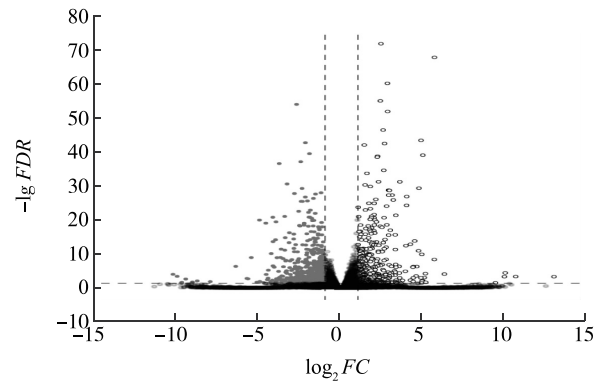
a<sub>1</sub>: 细胞过程; b<sub>1</sub>: 代谢过程; c<sub>1</sub>: 应答刺激; d<sub>1</sub>: 生物调控; e<sub>1</sub>: 生物过程调控; f<sub>1</sub>: 定位; g<sub>1</sub>: 发育过程; h<sub>1</sub>: 多细胞生物过程; i<sub>1</sub>: 生殖; j<sub>1</sub>: 多生物体过程; k<sub>1</sub>: 生殖过程; l<sub>1</sub>: 免疫系统过程; m<sub>1</sub>: 生物体间种间互作的生物过程; n<sub>1</sub>: 解毒; o<sub>1</sub>: 信号传导; p<sub>1</sub>: 生物过程的负调控; q<sub>1</sub>: 生长; r<sub>1</sub>: 生物过程的正调控; s<sub>1</sub>: 病毒过程; t<sub>1</sub>: 运动; u<sub>1</sub>: 碳利用; v<sub>1</sub>: 色素沉着; w<sub>1</sub>: 节律过程; x<sub>1</sub>: 生物黏附; y<sub>1</sub>: 氮利用; a<sub>2</sub>: 细胞解剖实体; b<sub>2</sub>: 含蛋白质复合物; c<sub>2</sub>: 病毒粒子成分; a<sub>3</sub>: 催化活性; b<sub>3</sub>: 结合过程; c<sub>3</sub>: 转运蛋白活性; d<sub>3</sub>: 分子功能调节因子; e<sub>3</sub>: 转录调节因子活性; f<sub>3</sub>: 抗氧化活性; g<sub>3</sub>: ATP 依赖活性; h<sub>3</sub>: 结构分子活性; i<sub>3</sub>: 分子转导活性; j<sub>3</sub>: 营养储存库活性; k<sub>3</sub>: 翻译调节因子活性; l<sub>3</sub>: 分子衔接子活性; m<sub>3</sub>: 分子载体活性; n<sub>3</sub>: 小分子传感器活性。

图 2 芋根系响应干旱胁迫差异表达基因的 GO 富集分类

Fig.2 GO enrichment classification of differentially expressed genes in taro roots in response to drought stress

### 2.4 KEGG 富集分析

不同差异表达基因相互协调完成生物学功能, 分析各个通路有助于了解差异表达基因的生物学功能。通过分析芋根系响应干旱胁迫的差异表达基因 KEGG 富集情况, 本研究发现了 99 条通路, 其中 82 条通路与新陈代谢相关, 8 条通路 with 基因信息处理有关, 4 条通路与环境信息处理相关, 3 条通路参与细胞过程, 剩下的 2 条通路 with 有机体系统有关。重点对位列前 20 的富集通路进行分析 (图 4), 结果发现, 芋根系响应干旱胁迫差异表达基因主要参与新



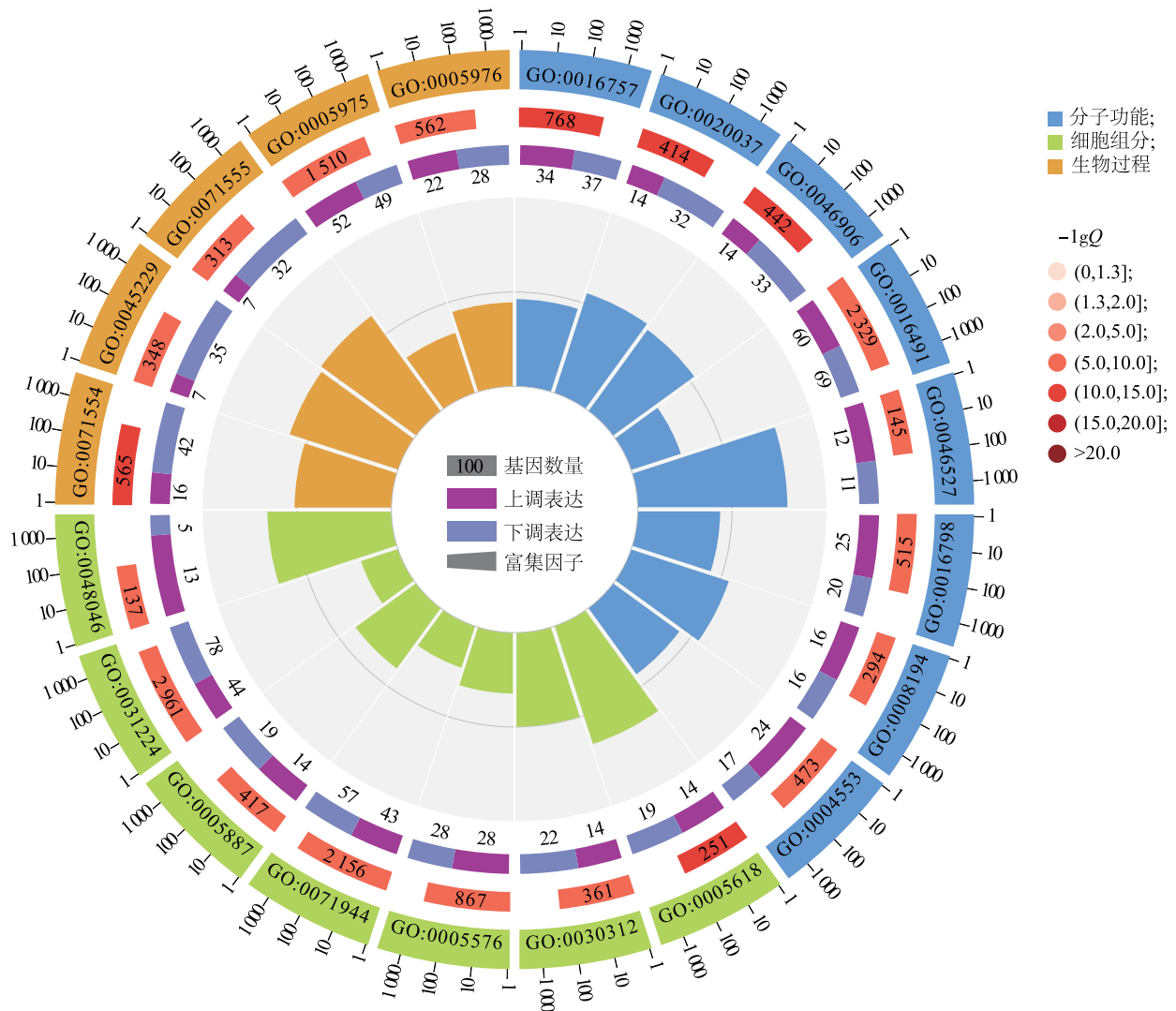
○上调表达基因; ●无显著差异表达的基因; ●下调表达基因

FDR: 错误率; FC: 表达倍数。

图 1 芋根系响应干旱胁迫差异表达基因火山图

Fig.1 Volcano plot of differentially expressed genes in taro roots in response to drought stress

陈代谢通路, 高达 90%。进而对新陈代谢通路进行详细分析, 发现次生代谢产物的生物合成、代谢是富集差异表达基因最多的两个通路, 分别高达 110 个、161 个, 其中上调表达基因分别为 64 个、94 个, 下调表达基因分别为 46 个、67 个。其次是苯丙烷生物合成、淀粉和蔗糖代谢以及氨基糖和核苷酸糖代谢通路。苯丙烷生物合成通路表现上调表达基因个数小于下调表达基因个数, 淀粉和蔗糖代谢以及核苷酸糖和氨基糖代谢通路表现下调表达基因个数小于上调表达基因个数。



Q:校正后的概率值。

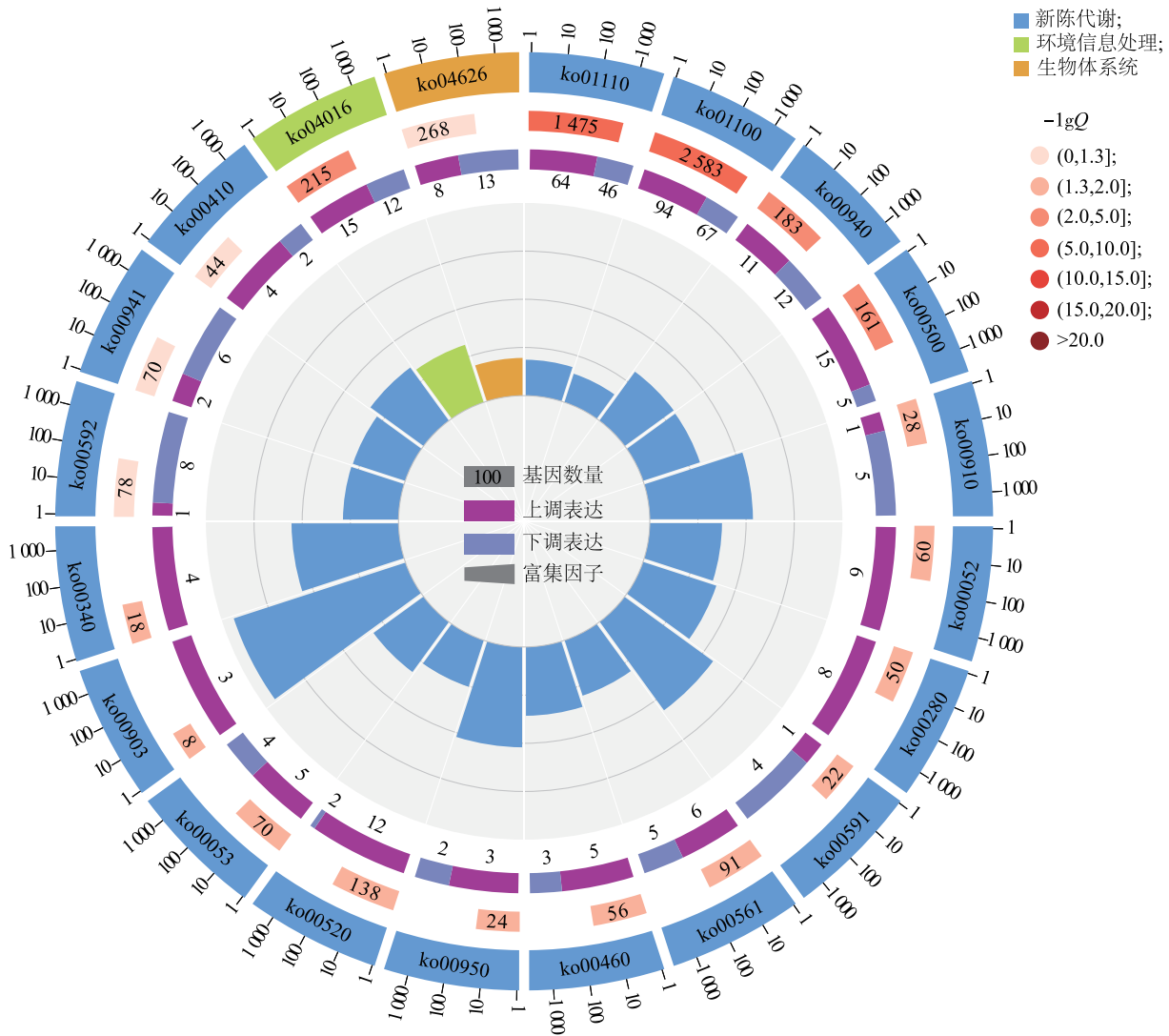
图3 芋根系响应干旱胁迫差异表达基因前20个功能条目的GO富集圈图

Fig.3 GO enrichment circle plot of the top 20 functional terms for differentially expressed genes in taro roots in response to drought stress

## 2.5 干旱胁迫下MAPK信号通路差异表达基因

促分裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联信号通路通过蛋白质磷酸化作用将上游信号级联放大后传递给下游应答分子,从而激活植物体抗逆基因表达,达到增强植株抗逆性的作用<sup>[17]</sup>。Chen等<sup>[18]</sup>认为,MAPK基因参与ABA信号转导,调控气孔运动,响应干旱胁迫。本试验通过统计干旱胁迫下MAPK信号通路(ko04016)差异表达基因,发现在干旱胁迫下MAPK信号通路有27个差异表达基因,包括12个下调表达基因和15个上调表达基因(表2)。从表2可见,下调表达基因包括相关蛋白酶基因和转录因子基因,即LRR受体蛋白激酶(FLS2型和ER/ERLs型)基因、NB-LRR蛋白基因、WRKY转录因子基因、乙烯反应转录因子基因、P型

Cu<sup>+</sup>转运蛋白酶基因、脱落酸受体PYR/PYL家族基因。说明在干旱胁迫下,MAPK信号通路被激活,可能通过调控WRKY转录因子基因、ERF转录因子基因表达水平,从而增强植株的耐旱性。上调表达基因包含丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶(OXII)基因、呼吸爆发氧化酶(RbohD)基因、蛋白磷酸酶(PP2C)基因、碱性内切几丁质酶B(CHIB)基因,MAPKKK17/18和发病相关蛋白(PR1)在干旱胁迫下既有上调表达基因也有下调表达基因。其中,与ABA途径相关的MAPKKK17/18基因可能通过参与磷酸化上游底物,激活ABA途径,诱导PP2C(Taro\_009861、Taro\_016260、Taro\_045029、Taro\_031326)显著上调表达,PYL(Taro\_021458)基因下调表达,从而增强植物对干旱胁迫的适应性。



Q:校正后的概率值。

图 4 芋根系响应干旱胁迫差异表达基因前 20 个通路的 KEGG 富集图

Fig.4 KEGG enrichment plot of the top 20 pathways for differentially expressed genes in taro roots in response to drought stress

表 2 干旱胁迫下芋根系 MAPK 信号通路相关基因表达模式

Table 2 Expression patterns of genes related to the mitogen-activated protein kinase (MAPK) signaling pathway in taro roots under drought stress

参与分子名称	MAPK 参与信号转导途径	酶委员会 (EC) 编号	基因	基因表达模式
LRR 受体蛋白激酶 (FLS2 型)	flg22	2.7.11.1	Taro_026059	下调
			Taro_037027	下调
			Taro_034368	下调
丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 (OXII)	H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 、ROS	2.7.11.1	Taro_022757	上调
碱性内切几丁质酶 B (CHIB)	乙烯	3.2.1.14	Taro_023719	上调
			Taro_047331	上调
			Taro_019772	上调
			Taro_019771	上调
P 型 Cu <sup>+</sup> 转运蛋白酶 (RMAI)	乙烯	7.2.2.8	Taro_030548	下调

续表2 Continued2

参与分子名称	MAPK 参与信号转导途径	酶委员会 (EC) 编号	基因	基因表达模式
蛋白磷酸酶 (PP2C)	ABA	3.1.3.16	<i>Taro_045029</i>	上调
			<i>Taro_009861</i>	上调
			<i>Taro_016260</i>	上调
			<i>Taro_031326</i>	上调
呼吸爆发氧化酶 ( <i>RbohD</i> )	ROS	1.6.3.- 1.11.1.	<i>Taro_040514</i>	上调
LRR 受体蛋白激酶 ( <i>ER/ERLs</i> 型)	EPF1/2	2.7.11.1	<i>Taro_029469</i>	下调
			<i>MSTRG.21754</i>	下调
NB-LRR 蛋白 (SUMM2)	flg22	/	<i>Taro_023067</i>	下调
发病相关蛋白 1 (PR1)	flg22, H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	/	<i>Taro_010015</i>	下调
			<i>Taro_024141</i>	上调
			<i>Taro_040839</i>	上调
			<i>Taro_055885</i>	上调
			<i>Taro_050410</i>	上调
WRKY 转录因子 22 (WRKY22)	flg22, H <sub>2</sub> O <sub>2</sub>	/	<i>Taro_028669</i>	下调
乙烯反应转录因子 1 (ERF1)	乙烯	/	<i>Taro_049852</i>	下调
脱落酸受体 PYR/PYL 家族 (PYL)	ABA	/	<i>Taro_021458</i>	下调
丝裂原活化蛋白激酶 17/18 (MAPKKK17/18)	ABA	/	<i>Taro_004411</i>	下调
			<i>Taro_036824</i>	上调

MAPK: 促分裂原活化蛋白激酶; flg22: 细菌鞭毛蛋白衍生肽; ROS: 活性氧; ABA: 脱落酸; EPF1/2: 表皮模式因子 1/2。/ 表示此项无编号。

## 2.6 干旱胁迫下类胡萝卜素生物合成通路差异表达基因

对类胡萝卜素生物合成通路 (ko00906) 在干旱胁迫下的差异表达基因进行统计, 发现类胡萝卜素生物合成通路有 4 个上调表达基因, 1 个下调表达基因,

均为相关酶基因 (表 3), 其中,  $\beta$ -胡萝卜素 3-羟化酶 (*crtZ*) 基因和 (+)-脱落酸 8'-羟化酶 (*CYP707A*) 基因上调表达, 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶 (*NCED*) 基因有不同的表达模式, *Taro\_042684* 和 *Taro\_024265* 上调表达, *Taro\_034278* 下调表达。

表 3 芋根系中类胡萝卜素生物合成通路在干旱胁迫下的酶基因表达模式

Table 3 Expression patterns of enzyme genes in the carotenoid biosynthesis pathway in taro roots under drought stress

酶名称	酶委员会 (EC) 编号	基因	基因表达模式
$\beta$ -胡萝卜素 3-羟化酶 ( <i>crtZ</i> )	1.14.15.24	<i>Taro_007013</i>	上调
(+)-脱落酸 8'-羟化酶 ( <i>CYP707A</i> )	1.14.14.137	<i>Taro_026140</i>	上调
9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶 ( <i>NCED</i> )	1.13.11.51	<i>Taro_042684</i>	上调
		<i>Taro_034278</i>	下调
		<i>Taro_024265</i>	上调

## 3 讨论

脱落酸 (ABA) 是一种重要的响应逆境胁迫的因子, 参与多种生理过程, 对植物抗旱起重要作用<sup>[19-22]</sup>。在干旱胁迫下, 植物根系可通过合成 ABA 感知环境中水分的变化, 从而传递信号调节气孔关闭, 防止水分进一步丧失<sup>[23]</sup>。类胡萝卜素是 ABA

的前体物质, 影响 ABA 的合成与代谢。

类胡萝卜素在合成代谢途径中, 9-顺式紫黄质和 9-顺式新黄质两种 ABA 前体在 9-顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶 (*NCED*) 催化下形成黄氧素, 然后在黄嘌呤脱氢酶、脱落酸氧化酶等作用下生成 ABA<sup>[24-25]</sup>。*NCED* 是类胡萝卜素降解与 ABA 合成途径中最重要的限速酶, 直接影响植株抗旱性<sup>[26]</sup>。研

究结果表明,拟南芥 *NCED* 在抵抗逆境胁迫等方面发挥重要作用<sup>[27]</sup>。过表达 *NCED* 基因的拟南芥 ABA 含量升高,抗旱性增强<sup>[28]</sup>。过表达 *CsNCED3* 基因的烟草植株抗旱能力显著增强<sup>[29]</sup>。本研究中,在干旱胁迫条件下,催化 ABA 前体物质的限速酶 *NCED* 基因 *Taro\_042684* 和 *Taro\_024265* 上调表达,说明干旱胁迫诱导了 *NCED* 的基因表达,促进了芋根系中类胡萝卜素降解,转化为 ABA,增强芋在逆境胁迫中的适应能力,*Taro\_042684* 基因和 *Taro\_024265* 基因可能是芋根系响应干旱胁迫的关键基因。相似结果也出现在烟草叶片中,研究人员利用 20% 的聚乙二醇 (PEG) 模拟干旱胁迫烟草植株后发现,*NCED* 含量会随着处理时间的延长而增加,处理 48 h 后烟草叶片中 ABA 含量是对照的 3 倍,据此推测,植物中 *NCED* 基因会提高 ABA 含量和烟草抗旱能力<sup>[30]</sup>。Karssen 等<sup>[31]</sup> 研究拟南芥 *NCED* 基因表达模式,发现 *AtNCED3* 基因主要参与响应干旱胁迫。Huang 等<sup>[32]</sup> 通过研究水稻 *NCED*,发现 *OsNCED3* 基因可以促进叶片衰老,延长种子休眠。Kondo 等<sup>[33]</sup> 研究发现,干旱条件下苹果中 *MdNCED* 基因表达量升高,ABA 含量相应增加。

ABA 分解代谢主要有两条途径,一条是以可逆形式形成脱落酸葡萄糖酯储存 ABA,另一条是在 *CYP707A* 基因的作用下分解 ABA 生成相酸 (PA) 和二氢相酸 (DPA)<sup>[34]</sup>。本研究中,与 ABA 降解相关的 *CYP707A* 基因 (*Taro\_026140*) 在干旱处理后的芋根系显著上调表达,说明 *Taro\_026140* 基因可能通过调控 ABA 代谢参与响应芋根系干旱胁迫。

活性氧 (ROS) 是 ABA 响应的第二信使,在干旱胁迫下其产生速率会提高,过度积累会诱导细胞和膜脂损伤<sup>[35]</sup>。当受到干旱胁迫时,植株会通过 *MAPK* 信号转导传递信号,调节基因表达,平衡活性氧,减轻氧化伤害,增强植株抗旱能力<sup>[36-37]</sup>。马霜<sup>[38]</sup> 对 2 种木蓝干旱胁迫研究发现,通过 *MAPK* 级联信号通路诱导 *RbohD* 基因、*CAT* 基因和 *OXII* 基因表达并调控 ROS 含量,从而调节植株气孔大小,影响干旱胁迫下植株的生长发育。本试验中,干旱胁迫下芋根系的差异表达基因显著富集在 *MAPK* 级联反应信号通路,通过 *MAPK* 级联信号通路诱导 *RbohD* (*Taro\_040514*) 基因和 *OXII* (*Taro\_022757*) 基因上调表达,对抗干旱胁迫过程中产生的 ROS,维持 ROS 稳定平衡,增强芋抗旱能力。

植株在逆境胁迫下会通过调节类胡萝卜素基因表达改变各组分配分和降解。除了将紫黄质和新黄质反应生成 ABA 外,类胡萝卜素还可以通过  $\delta$ -胡萝卜素、 $\beta$ -胡萝卜素、 $\gamma$ -胡萝卜素、 $\zeta$ -胡萝卜素、番茄红素、 $\beta$ -隐黄质和玉米黄质等为底物分解生成有机物<sup>[39]</sup>。在本研究中,参与类胡萝卜素代谢的  $\beta$ -胡萝卜素 3-羟化酶基因 *Taro\_007013* 上调表达,影响虾青素、ABA 以及叶黄素等的合成。说明在干旱胁迫下,类胡萝卜素可能通过分解生成有机物的方式,改变类胡萝卜素各组分配分,增强植物抗旱性,*Taro\_007013* 在此过程中发挥重要功能。张榕蓉<sup>[26]</sup> 利用聚乙二醇 (PEG) 对胡萝卜进行模拟干旱胁迫处理,6 d 后发现其叶黄素含量显著升高,据此认为干旱胁迫可能通过影响胡萝卜素羟化酶基因的表达,促进叶黄素合成响应干旱胁迫,参与植株抗旱过程。

综上,在干旱胁迫下,芋根系 *MAPK* 级联信号通路和类胡萝卜素生物合成通路存在差异表达基因。*MAPK* 可能通过结合 ABA、ROS 信号通路响应干旱胁迫。类胡萝卜素可能通过分解生成有机物,以及作为 ABA 前体物质的方式响应干旱胁迫。

## 4 结论

本研究通过对干旱胁迫下荔浦芋 1 号根系取样进行转录组测序,共筛选到芋根系差异表达基因 1 063 个,其中上调表达基因 473 个,下调表达基因 590 个。GO 富集分析结果表明,差异表达基因富集突出的生物过程为细胞过程和代谢过程,细胞组分富集最多的为细胞解剖实体,分子功能突出的为催化活性和结合过程。KEGG 富集分析结果表明,富集最多的是次生代谢生物合成通路。*MAPK* 级联信号通路和类胡萝卜素生物合成通路存在差异表达基因。*MAPK* 可能通过结合 ABA、ROS 信号通路响应干旱胁迫。类胡萝卜素可能通过分解生成有机物,以及作为 ABA 前体物质的方式响应干旱胁迫。本试验研究了芋根系响应干旱胁迫的关键通路及相关基因表达模式,为后续芋抗旱分子机制的研究和抗旱品种的选育奠定了基础。

## 参考文献:

- [1] 潘 饶,曾荣斌,李慧英,等. 结芋期干旱胁迫对芋叶片生理特性及芋子品质产量的影响[J]. 江西农业大学学报, 2023, 45 (5): 1183-1195.

- [2] FERDAUS M J, CHUKWU-MUNSEN E, FOGUEL A, et al. Taro roots: an underexploited root crop [J]. *Nutrients*, 2023, 15 (15): 3337.
- [3] GOUVEIA C S S, GANANÇA J F T, LEBOT V, et al. Quantitation of oxalates in corms and shoots of *Colocasia esculenta* (L.) Schott under drought conditions [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, 40 (12): 214.
- [4] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought [J]. *Science*, 2020, 368 (6488): 266-269.
- [5] SARI L, SUSETIO M, EFENDI D, et al. Growth evaluation of taro cv. Bentul (*Colocasia esculenta* L.) diploid and tetraploid in the greenhouse in response to different soil water content for selection of drought tolerant plants [J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2020, 439 (1): 012049.
- [6] WULANSARI A, PURWITO A, SUKMA D, et al. Growth response of diploid and tetraploid taro [*Colocasia esculenta* (L.) Schott] shoot culture to drought stress using polyethylene glycol [J]. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2021, 913 (1): 012016.
- [7] 何芳练, 刘莉莉, 邱祖杨, 等. 芋淀粉合成酶基因家族的鉴定、生物信息学及表达分析 [J]. *西南农业学报*, 2024, 37 (1): 1-13.
- [8] 董伟清, 刘莉莉, 邱祖杨, 等. 干旱胁迫对芋球茎淀粉和蔗糖代谢通路相关基因表达的影响 [J]. *西南农业学报*, 2024, 37 (4): 738-747.
- [9] 李辰. 类胡萝卜素合成关键酶基因的调控及在植物中的抗逆效应 [D]. 天津: 天津大学, 2020.
- [10] FRANK H A, BRUDVIG G W. Redox functions of carotenoids in photosynthesis [J]. *Biochemistry*, 2004, 43 (27): 8607-8615.
- [11] NISAR N, LI L, LU S, et al. Carotenoid metabolism in plants [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8 (1): 68-82.
- [12] FIASCONARO M L, LOVATO M E, ANTOLÍN M C, et al. Role of proline accumulation on fruit quality of pepper (*Capsicum annuum* L.) grown with a K-rich compost under drought conditions [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 249: 280-288.
- [13] 杨喜珍, 杨利, 覃亚, 等. PEG-8000 模拟干旱胁迫对马铃薯组培苗叶绿素和类胡萝卜素含量的影响 [J]. *中国马铃薯*, 2019, 33 (4): 193-202.
- [14] DAVIES W J, ZHANG J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 55-76.
- [15] 金毅, 郑浩宇, 金喜军, 等. 外源 ABA、SA 及 JA 对干旱胁迫及复水下大豆生长的影响 [J]. *大豆科学*, 2016, 35 (6): 958-963.
- [16] 郑豪. 水分胁迫下柑橘 SOD、CAT 及抗旱相关基因的研究 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2007.
- [17] 李悦鹏, 张晓兰, 于雷, 等. MAPK 级联途径激酶结构特点及其信号转导途径在园艺作物逆境中的作用 [J]. *植物生理学报*, 2018, 54 (8): 1305-1315.
- [18] CHEN L, SUN H, WANG F J, et al. Genome-wide identification of MAPK cascade genes reveals the GhMAP3K14-GhMKK11-GhMPK31 pathway is involved in the drought response in cotton [J]. *Plant Molecular Biology*, 2020, 103 (1/2): 211-223.
- [19] ZHANG J H, JIA W S, YANG J C, et al. Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses [J]. *Field Crops Research*, 2006, 97 (1): 111-119.
- [20] 王质璞, 李卓蓉, 罗志斌, 等. *PagAPY1* 基因调控银腺杨耐旱性的作用机制研究 [J]. *南京林业大学学报 (自然科学版)*, 2023, 47 (6): 105-112.
- [21] 吴婷, 闫森, 熊韬, 等. 新疆厚皮甜瓜种子萌发期的抗旱生理特性研究 [J]. *南方农业学报*, 2023, 54 (8): 2396-2405.
- [22] 董舒超, 凌嘉怡, 赵丽萍, 等. 转录因子调控番茄抗旱性研究进展 [J]. *江苏农业科学*, 2023, 51 (9): 9-16.
- [23] 梁栋. IAA 和 BR 参与干旱胁迫影响烟草侧根发育的研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [24] JIA K P, MI J N, ALI S, et al. An alternative, zeaxanthin epoxidase-independent abscisic acid biosynthetic pathway in plants [J]. *Molecular Plant*, 2022, 15 (1): 151-166.
- [25] MORENO J C, MI J N, ALAGOZ Y, et al. Plant apocarotenoids: from retrograde signaling to interspecific communication [J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2021, 105 (2): 351-375.
- [26] 张榕蓉. 胡萝卜 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶基因的克隆及功能分析 [D]. 南京: 南京农业大学, 2021.
- [27] IUCHI S, KOBAYASHI M, TAJI T, et al. Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-*Cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology*, 2001, 27 (4): 325-333.
- [28] WAN X R, LI L. Regulation of ABA level and water-stress tolerance of *Arabidopsis* by ectopic expression of a peanut 9-*Cis*-epoxycarotenoid dioxygenase gene [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2006, 347 (4): 1030-1038.
- [29] PEDROSA A M, CIDADE L C, MARTINS C S, et al. Effect of overexpression of *Citrus* 9-*Cis*-epoxycarotenoid dioxygenase 3 (*CsNCED3*) on the physiological response to drought stress in transgenic tobacco [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2017, 16 (1): 16019292.
- [30] 师婷婷. 烟草类胡萝卜素降解关键基因 *NCED3* 的克隆及功能研究 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2016.
- [31] KARSEN C M, BRINKHORST-VAN DER SWAN D L, BREEKLAND A E, et al. Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh [J]. *Planta*, 1983, 157 (2): 158-165.
- [32] HUANG Y, GUO Y M, LIU Y T, et al. 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 3 regulates plant growth and enhances multi-abiotic stress tolerance in rice [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 162.
- [33] KONDO S, SUGAYA S, SUGAWA S, et al. Dehydration toler-

- ance in apple seedlings is affected by an inhibitor of ABA 8'-hydroxylase *CYP707A*[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(3):234-241.
- [34] CHEN K, LI G J, BRESSAN R A, et al. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, 62(1):25-54.
- [35] DIETZ K J, TURKAN I, KRIEGER-LISZKAY A. Redox- and reactive oxygen species-dependent signaling into and out of the photosynthesizing chloroplast[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(3):1541-1550.
- [36] DANQUAH A, DE ZELICOURT A, COLCOMBET J, et al. The role of ABA and *MAPK* signaling pathways in plant abiotic stress responses[J]. *Biotechnology Advances*, 2014, 32(1):40-52.
- [37] 董璐, 杨春洪, 陈林, 等. 大豆 *CAT* 基因家族生物信息学分析及非生物逆境胁迫响应研究[J]. *大豆科学*, 2022, 41(6):663-671.
- [38] 马霜. 2 种木蓝对干旱胁迫的生理响应及转录组分析[D]. 银川: 宁夏大学, 2023.
- [39] SUN T H, TADMOR Y, LI L. Pathways for carotenoid biosynthesis, degradation, and storage[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2020, 2083:3-23.

(责任编辑:黄克玲)