

张诗琦, 朱守晶, 胡能兵. 小麦对缺锌胁迫响应的转录组分析[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(4): 670-681.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.04.003

小麦对缺锌胁迫响应的转录组分析

张诗琦, 朱守晶, 胡能兵

(安徽科技工程大学, 安徽 凤阳 233100)

摘要: 锌(Zn)是动植物生长发育必需的微量营养元素之一,生物机体只能通过从外界摄入获取。小麦是世界三大主要粮食作物之一,更是部分Zn营养缺乏地区的主要粮食作物。通过分子设计育种提高小麦籽粒Zn含量,是改善这些地区“隐形饥饿”问题的高效方式。本研究在对多份小麦种质进行锌积累能力比较的基础上,选取锌高效品种中麦175进行缺锌胁迫处理,发现与不缺锌胁迫对照相比,其总根长、根体积、根表面积、平均根直径和根尖数量等在缺锌胁迫初期均显著增加。转录组分析结果表明,缺锌胁迫下中麦175的根系和叶片中分别有1936个和2287个差异表达基因(DEG)。GO分析结果显示,这些差异表达基因主要富集于离子跨膜转运蛋白活性、离子稳态、金属离子转运、锌离子转运及植物激素信号通路等条目。KEGG分析结果表明,叶片中差异表达基因主要富集在半胱氨酸和甲硫氨酸代谢通路,其中参与麦根酸类物质(Mugineic acids, MA)生物合成的SAM/NAAT等基因,以及参与乙烯合成的ACO/ACS基因均显著上调表达;根系中差异表达基因主要富集在苯丙烷生物合成通路,其中参与木质素合成的关键基因(如CCR、CAD、COMT、LAC基因)均显著下调表达。推测中麦175在缺锌环境下可能通过降低细胞壁滞留金属离子的能力,以提升根系对Zn离子的吸收效率。本研究结果解析了小麦Zn吸收与积累的分子机制,为小麦锌生物强化育种提供了基因资源。

关键词: 小麦; 缺锌胁迫; 转录组分析; GO分析; KEGG分析

中图分类号: S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)04-0670-12

Transcriptomic analysis of wheat in response to zinc deficiency stress

ZHANG Shiqi, ZHU Shoujing, HU Nengbing

(Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China)

Abstract: Zinc (Zn) is one of the essential micronutrients for the growth and development of animals and plants, and living organisms can only acquire it through external intake. Wheat is one of the three major staple food crops globally, and even serves as the primary staple food crop in regions deficient in Zn nutrition. Enhancing Zn content in wheat grains via molecular design breeding is an efficient strategy to alleviate the issue of hidden hunger in these areas. Based on comparing Zn accumulation capacity among multiple wheat germplasm accessions, this study selected Zhongmai 175, a wheat variety with high Zn accumulation efficiency, for Zn deficiency stress treatment. It was found that compared with the control (without Zn deficiency), indicators including total root length, root volume, root surface area, average root diameter, and number of root tips significantly increased in the early stage of stress. Further transcriptome analysis revealed that under Zn deficiency stress, there were 1936 and 2287 differentially expressed genes (DEGs) in the roots and leaves of Zhongmai 175, respectively. GO analysis showed these DEGs were mainly enriched in terms such as ion transmembrane transporter activity, ion homeostasis, metal ion transport, zinc ion transport, and plant hormone signa-

收稿日期: 2025-05-08

基金项目: 安徽省高校自然科学研究项目(2023AH051846, 2022AH-051626); 安徽省高校理工科教师赴企业挂职实践计划项目(2024jsqyg268)

作者简介: 张诗琦(2000-), 女, 吉林辽源人, 硕士研究生, 主要从事作物遗传育种研究。(E-mail)411526105@qq.com

通讯作者: 朱守晶, (E-mail) zhusj@ahstu.edu.cn; 胡能兵, (E-mail) hunb@ahstu.edu.cn

ling pathways. KEGG analysis indicated that DEGs in leaves were primarily enriched in the cysteine and methionine metabolism pathways. Among them, genes involved in the biosynthesis of mugineic acids (e.g., *SAM* and *NAAT*) and genes related to ethylene synthesis (e.g., *ACO* and *ACS*) were significantly up-regulated. DEGs in roots were mainly enriched in the phenylpropanoid biosynthesis pathway, and key genes involved in lignin synthesis (e.g., *CCR*, *CAD*, *COMT*, and *LAC* genes) were significantly down-regulated. It is hypothesized that Zhongmai 175 may improve the absorption efficiency of Zn ions in roots by reducing the ability of cell walls to retain metal ions under Zn-deficient conditions. The results of this study provide genetic resources for deciphering the molecular mechanisms of Zn absorption and accumulation in wheat, as well as for Zn biofortification breeding.

Key words: *Triticum aestivum* L.; zinc deficiency stress; transcriptome analysis; GO analysis; KEGG analysis

锌(Zn)是对人体健康至关重要的微量营养元素,只能通过食物获取,在人体不同微量元素中锌的作用仅次于铁。世界范围内约49%的土壤锌含量低于标准值,这使得锌营养缺乏成为农业生产过程中广泛存在的问题之一^[1-2]。据统计,全球超过30%的人口正遭受由缺锌等微量元素所引发的“隐形饥饿”威胁^[3]。增加主要粮食作物可食用部分的锌含量已经成为现今作物育种的重要目标之一。而在众多粮食作物之中,谷物类作物缺锌的问题更为突出。作为中国第二大粮食作物,小麦的种植面积占据全国粮食作物种植总面积的21.0%,所以提高小麦籽粒锌含量对于改善人体缺锌状况具有重要意义^[4-5]。Uauy等^[6]研究发现,通过基因工程手段可以改良小麦籽粒中的微量元素含量;Bhati等^[7]和Zulfiqar等^[8]研究发现,小麦中的功能性转运蛋白基因可以减少植物酸的合成,从而促进锌元素通过根系吸收在小麦植株中积累;Olsen等^[9]发现在拟南芥中*AtHMA2*基因和*AtHMA4*基因对锌离子转运具有关键作用,其转运蛋白特异性能够将锌从种皮转移到子叶中。这些发现为作物锌营养强化育种提供了重要理论依据。目前,针对小麦锌积累主效基因克隆研究仍较为匮乏。现有成果仅对小麦根、叶组织中的部分锌积累分子机制进行了初步解析,而与小麦籽粒锌积累及生长发育密切相关的关键候选基因,其功能及调控机制仍有待系统探究。因此,本研究利用核糖核酸测序(RNA-Seq)技术,以小麦为研究对象,对缺锌胁迫环境的小麦开展转录组研究,系统分析小麦根部与叶片在缺锌状态下的转录组表达特征,旨在挖掘小麦根、叶组织中对缺锌胁迫响应的关键基因,构建相关转录调控网络,为后续小麦锌生物强化育种的分子改良实践提供理论支撑与基因资源。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试小麦品种中麦175种子由安徽科技学院躬行楼6403实验室提供,待种子萌发后,挑选2叶1心期、长势一致的幼苗转入Hoagland营养液中继续培养至4叶1心期后进行缺锌胁迫处理。营养液成分及浓度为:Ca(NO₃)₂·4H₂O 5.0×10⁻³ mol/L;KNO₃ 5.0×10⁻³ mol/L;KH₂PO₄ 1.0×10⁻³ mol/L;MgSO₄·7H₂O 2.0×10⁻³ mol/L;H₃BO₃ 4.6×10⁻⁵ mol/L;MnSO₄·H₂O 1.0×10⁻⁵ mol/L;(NH₄)₆Mo₇O₂₄·4H₂O 5.0×10⁻⁸ mol/L;CuSO₄·5H₂O 2.0×10⁻⁷ mol/L;NaFeEDTA·3H₂O 5.0×10⁻⁵ mol/L。本研究设置2个处理,以Hoagland营养液含Zn²⁺ 7.7×10⁻⁵ mol/L正常培养作为对照(CK);以不含Zn²⁺的Hoagland营养液培养作为缺锌胁迫处理(T)。处理14 d后,取中麦175根部、叶片,每个材料设置3次生物学重复,样品经液氮迅速冷冻处理后在-80℃冰箱中保存,备用。

1.2 生化试剂

总RNA提取试剂盒购自南京博雷兹生物科技有限公司,EASYspin Plus植物RNA快速提取试剂盒、EasyScript一步法去除gDNA及第一链cDNA合成试剂盒均购自北京全式金生物技术有限公司;ChanQ Universal SYBR qPCR Master Mix购自南京诺唯赞生物科技股份有限公司。由上海生工生物技术服务有限公司完成PCR引物合成。

1.3 土壤理化性质测定

为测定试验田土壤理化性质,采用五点取样法采集本试验小麦种植区域0~20 cm土层的土壤样品,剔除杂物后风干,磨细,过0.25 mm孔径尼龙网筛,用于土壤pH、全氮含量、速效磷含量、速效钾含

量、有效锌含量等理化性质的测定,具体测定过程参照刘慧^[5]的方法进行。

1.4 籽粒锌含量的测定

将 40 个为比较锌吸收效率的小麦品种(系)(分别为郑麦 113、新麦 31、新麦 2111、中合-157、濮兴 5 号、许科 718、鑫农 518、扬麦 18、淮麦 24、益科麦 3 号、兰考 181、瑞华 1101、淮麦 25、阳光 828、淮麦 23、登海 208、西农 585、泛麦 14、中合-75、西农 529、漯 4688、国麦 0526、安 1211、仲麦 1 号、安农 1206、谷神麦 9 号、龙科 1221、豪麦 16、中合-121、长河 23、怀川 919、中麦 175、郑麦 1860、扬麦 14、周麦 18、淮麦 21、中合 6、中育 1211、黄方柱、扬麦 15)于 2024 年在安徽科技学院农业实验农场进行田间试验。分 4 个小组种植,每份材料种植 4 行,行长 100 cm,行距 25 cm,株距 10 cm。成熟时,每个品种随机剪取 50 个小麦穗,风干后人工脱粒。取 50 克小麦籽粒,分别用自来水和蒸馏水快速冲洗 3 次,然后 65 °C 烘干,磨成粉,利用 Laboratory 3100 交叉打粒机(德国汉堡珀尔滕仪器公司产品)进行锌含量检测。

1.5 小麦根系分泌有机酸含量的测定

将不同锌浓度水培处理的中麦 175 根系样品用去离子水冲洗 3 次,烘干后置于液氮中研磨至粉末状。准确称取 1 g 样品置于离心管中,加入 2 mL 超纯水,冰水浴条件下超声提取 30 min,随后 4 °C、12 000 g 离心 5 min,收集上清液,残渣重复提取 1 次,合并 2 次上清液并定容至 5 mL。取 1 mL 提取液经 0.22 μm 水相滤膜过滤后,采用高效液相色谱仪(HPLC, Agilent 1260 系列)检测。色谱柱: Polaris 180A C18-A (250.0 mm×4.6 mm, 5 μm); 流动相: pH 为 2.8, 0.5% NH₄H₂PO₄ 水溶液; 流速 1.0 mL/min; 进样量 10 μL。通过与标准品的液相色谱比较确定小麦根系分泌物的类型,并利用标准品的标准曲线测定根系分泌物的浓度。

1.6 RNA 样品的提取及转录组测序

按照 RNA 快速提取试剂盒说明书,提取对照和缺锌胁迫处理的小麦根部和叶片样品总 RNA,各样品第一链 cDNA 的合成参照逆转录试剂盒的操作流程完成。RNA-Seq 测序委托武汉伯远生物科技有限公司实施,采用 Illumina NovaSeq 6000 平台开展转录组分析。以每千个碱基的转录每百万映射读取的片段数(FPKM)≥2 且 P<0.05 为标准,筛选处理与对照之间的显著差异表达基因(DEG),对所得数据

进行 GO 功能显著性富集分析及 KEGG 显著性富集分析,筛选出显著富集的通路。

1.7 基因表达数据分析

利用 HISAT2 version 2.2.1 软件,将 12 个样本过滤后的清洁读段(Clean reads)比对到普通小麦(*Triticum aestivum*)基因组。保留唯一比对的 reads 并去除重复 reads 后,使用 featureCounts version 2.0.1 工具进行样本的基因表达量定量。同时,利用 GO、KEGG 和非冗余(NR)数据库对基因进行功能注释。采用 DESeq2 工具筛选差异表达基因,并用 R 包 clusterProfiler version 4.1.3 完成通路富集分析。

1.8 荧光定量逆转录 PCR(qRT-PCR)分析

采用 qRT-PCR,对筛选出的 15 个与中麦 175 根和叶发育相关的差异表达基因进行验证。以转录组测序所用的 RNA 为模板,通过反转录试剂盒合成 cDNA 第一链,以该 cDNA 为模板,使用 ChanQ 通用型 SYBR 荧光定量 PCR 预混液在 StepOnePlus 实时荧光定量 PCR 系统进行 qRT-PCR 反应。试验选用小麦 *Actin* 基因为内参基因,每个反应设置 3 次生物学重复和 3 次技术重复,对结果利用 2^{-ΔΔC_t} 方法进行分析,荧光定量所用引物序列见表 1。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质

经检测,试验田土壤有机质含量 21.36 g/kg,全氮含量 1.16 g/kg,有效磷含量 22.10 mg/kg,速效钾含量 150.56 mg/kg,有效锌含量 0.85 mg/kg,pH 值 6.89。

2.2 小麦籽粒中的锌含量

检测结果显示,40 个中国普通小麦品种(系)籽粒锌含量变化范围在 21.41~51.59 mg/kg,其中中麦 175 籽粒锌含量最高,为 51.59 mg/kg(图 1)。

2.3 小麦根系对缺锌胁迫的响应

与对照相比,缺锌胁迫处理的中麦 175 根系总根长、表面积、体积、平均直径和根尖数量均显著增加(P<0.05)(表 2)。

2.4 缺锌胁迫对小麦根系分泌有机酸含量的影响

从图 2 可知,与 CK 相比,在缺锌胁迫处理 28 d 后中麦 175 根系分泌物中苹果酸含量增加,草酸含量有所降低。CK 处理苹果酸含量为 35.58 μg/g,T 处理苹果酸含量为 57.78 μg/g(图 2A);CK 处理草酸含量为 11.27 mg/g,T 处理草酸含量为 10.99 mg/g(图 2B)。

表 1 本研究荧光定量所用引物

Table 1 Primers used for quantitative real-time PCR (qPCR) in this study

引物名称	序列(5'→3')	靶基因
<i>iDT</i> -F	CGCGCCATCACGGAGTT	苹果酸转运蛋白基因
<i>iDT</i> -R	GCCCACCACCTTTGATCGGTATT	
<i>ZIF</i> -F	TATCTACCTTCGAGCCGTTCCCT	锌诱导促进家族基因
<i>ZIF</i> -R	GTCGCACGTTGTGATCTCCC	
<i>iDT1</i> -F	GCGCTCACCTACCTTCTCGTC	苹果酸转运蛋白基因
<i>iDT1</i> -R	GCCCCTCCAGCCGTCCTTGCACCAG	
<i>HMA1</i> -F	CGACGGTCATGCGGTGG	镉/锌转运 ATP 酶基因
<i>HMA1</i> -R	GCGGCGATCAGGAGGAGA	
<i>RMA2</i> -F	CAGTGCCACATCAAGCAAGAAA	E3 泛素连接酶基因
<i>RMA2</i> -R	CTCCGTCATTAGAAGATCACAACAG	
<i>COA</i> -F	GTACGAGGGCCTGGTTGCG	肉桂酰辅酶 A 连接酶基因
<i>COA</i> -R	GTGAAGGTCCAGCCGTTGC	
<i>POD</i> -F	ATGGCGAAGCTGAGGAACAA	过氧化物酶基因
<i>POD</i> -R	CCGTCCGAGTGGAAGAGGC	
<i>ITF</i> -F	CGAGGTCCCACCGAAAGATG	铁相关转录因子基因
<i>ITF</i> -R	GAGGGAGCGAAGGTTGAATA	
<i>WAT1</i> -F	GCGGTTCCCGTGGACTAAG	WAT 相关蛋白基因
<i>WAT1</i> -R	GCAGGAGCGGATGAGCATT	
<i>VIT</i> -F	TACCGTGCCCTTGGCCCTCG	液泡铁离子转运蛋白基因
<i>VIT</i> -R	CCCCTCATAATGGTCTGCTTCC	
<i>BLZ</i> -F	TCCACTGCCTGCTCGTCG	碱性亮氨酸拉链蛋白基因
<i>BLZ</i> -R	TTTCCATGTCAACCGCTCTTC	
<i>ZT</i> -F	GTCCCAAGCTCCTCAAGTGG	锌转运蛋白基因
<i>ZT</i> -R	GGGTGTTGTGATGGCAAAGAAG	
<i>HKT8</i> -F	TGGACGATAGCACTGCACAGAA	高亲和性钾离子转运蛋白基因
<i>HKT8</i> -R	GAGCAGCATCAGGAGTAGCC	
<i>SC24</i> -F	GCCATGCACGCAAACATTACA	丝氨酸羧基肽酶基因
<i>SC24</i> -R	GCCGCTGAACACCCATATCCT	
<i>CAL1</i> -F	CACTCTTGGCTTCTCAGTTCTCAC	防御素类似蛋白 CAL1 基因
<i>CAL1</i> -R	CGATCTGCTCAGCTTCACCC	

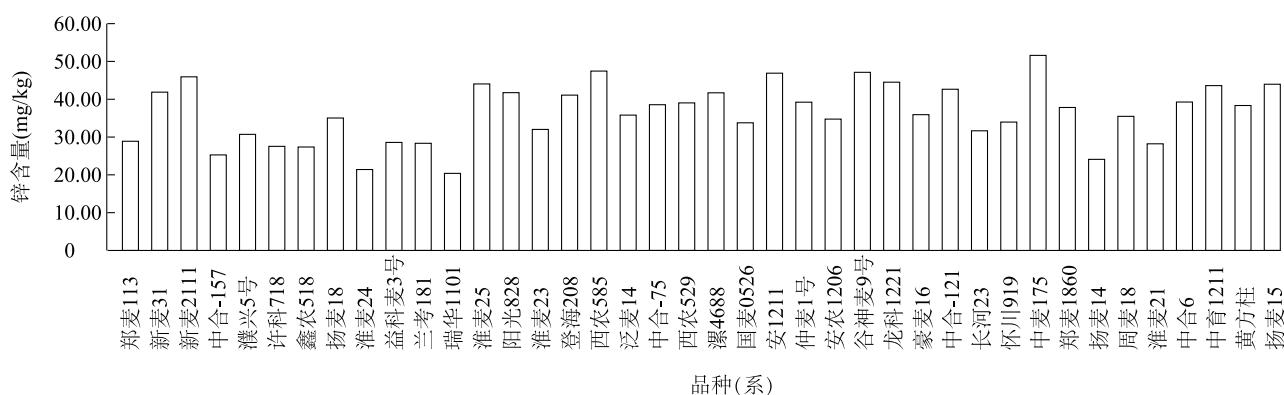


图 1 参试小麦品种籽粒锌含量

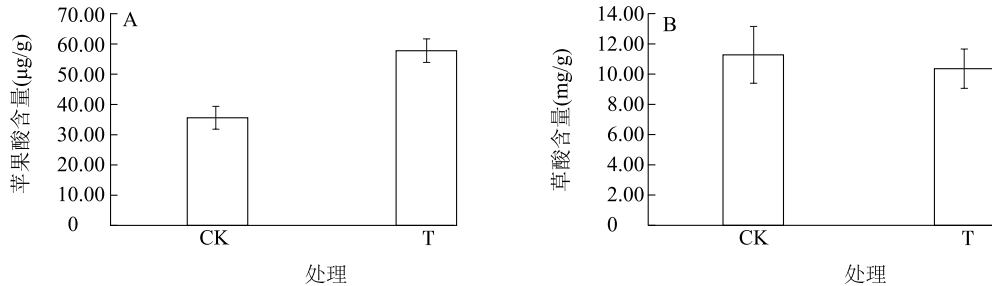
Fig.1 Zinc content in grains of the tested wheat varieties

表 2 不同供锌水平对中麦 175 根系的影响

Table 2 Effects of different zinc supply levels on roots of Zhongmai 175

处理	总根长 (cm)	体积 (cm ³)	表面积 (cm ²)	平均直径 (cm)	根尖数量
CK	444.99±4.87b	1.89±0.03b	72.32±1.54b	0.56±0.02b	724±9b
T	549.03±9.46a	2.08±0.20a	85.19±2.49a	0.63±0.25a	873±6a

CK:对照(正常培养);T:缺锌胁迫处理。同列数据后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。



CK、T 见表 2 注。A:中麦 175 根际分泌物中苹果酸含量;B:中麦 175 根际分泌物中草酸含量。

图 2 缺锌胁迫处理对中麦 175 根系分泌有机酸含量的影响

Fig.2 Effects of zinc deficiency stress treatment on organic acid content in root exudates of Zhongmai 175

2.5 表型和 RNA-Seq 测序质量

对 12 个 RNA-Seq 库原始测序数据进行分析,每个样本中生物学重复间相关系数为 0.642~0.977,其中 80.82%~83.48% 的高质量序列与外显子区域进行比对。研究结果显示,测序结果能较好地用于后续分析。

2.6 基因表达

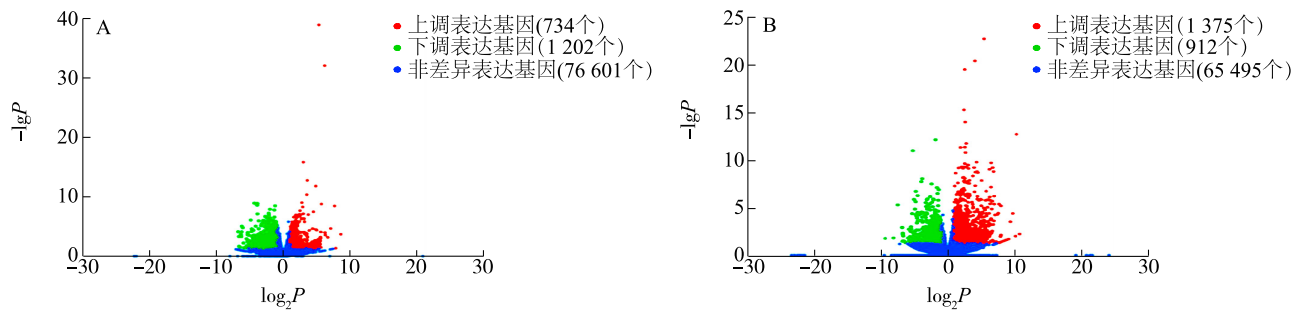
转录组差异分析结果(图 3)显示,在中麦 175 根系中共检测到 1 936 个显著差异表达基因,其中上调表达基因 734 个,占比为 37.91%,下调表达基因 1 202 个,占比为 62.09%;在叶片中共检测到 2 287 个显著差异表达基因,其中上调表达基因 1 375 个(60.12%),下调表达基因 912 个(39.88%)。

对根系和叶片中所有差异表达基因分别进行 GO 功能富集分析,结果(图 4)发现,根系中共富集到 518 个类别,叶片中共富集到 581 个类别。

生物信息学分析结果(表 3)显示,中麦 175 根系中差异表达基因共注释到 87 条代谢通路,以 $P<0.05$ 的筛选标准进行分析发现 15 条通路呈现显著富集;叶片中差异表达基因共注释到 114 条代谢通路,以 $P<0.05$ 的筛选标准分析发现基因富集在 13 条代谢通路中。

KEGG 分析结果(表 4)表明,在缺锌胁迫下,

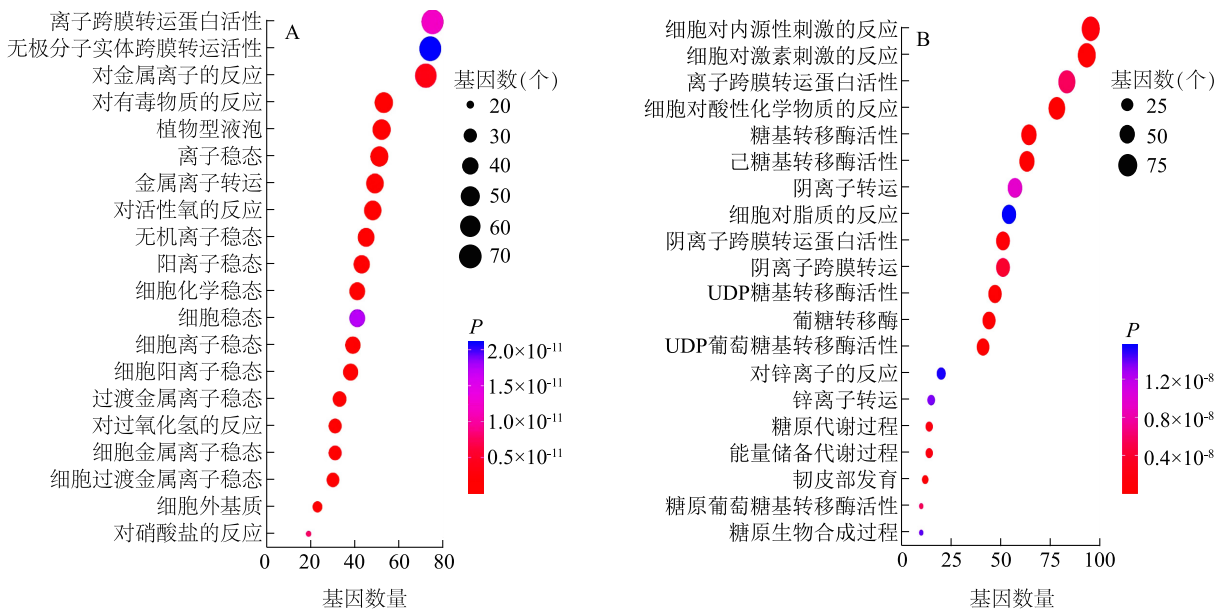
中麦 175 根系中差异表达基因主要富集于苯丙烷生物合成代谢通路(map00940)。其中,参与木质素合成的关键酶 CAD(TraesCS5A02G205700、TraesCS5D02G210600)、CCR(TraesCS6A02G381300、TraesCS6D02G365700)、COMT(TraesCS3B02G489700)、LAC(TraesCS5D02G488800)基因均显著下调表达,表明在缺锌环境下小麦减少了细胞壁中木质素的含量,并可能因此减少木质素对锌离子的阻隔效应。而叶片中差异表达基因主要富集在植物激素信号转导途径(map04075)以及半胱氨酸和甲硫氨酸代谢途径(map00270)。在植物激素信号转导途径中,乙烯基因(TraesCS2A02G099900、TraesCS2D02G099400、TraesCS4D02G036000)显著上调表达。而在半胱氨酸和甲硫氨酸代谢途径中参与乙烯合成的关键基因 ACO(TraesCS1A02G089500、TraesCS1A02G089600、TraesCS5D02G241000、TraesCS6A02G325700、TraesCS6B02G355700、TraesCS6D02G305200)以及 ACS(TraesCS2D02G394200)也均显著上调表达,表明缺锌胁迫显著诱导了小麦的乙烯合成。此外,参与禾本科麦根酸合成的相关关键基因 SAM(TraesCS6D02G230100)、NAAT(TraesCS1B02G300600)也显著上调表达,而麦根酸已被证实是禾本科植物富集铁和锌元素的重要有机酸之一。



A: 中麦 175 根系中差异表达基因火山图; B: 中麦 175 叶片中差异表达基因火山图。P 表示统计结果的显著性。

图 3 中麦 175 根系和叶片中差异表达基因火山图

Fig.3 Volcano plot of differentially expressed genes in roots and leaves of Zhongmai 175



A: 根系中差异表达基因 GO 功能聚类分析气泡图; B: 叶片中差异表达基因 GO 功能聚类分析气泡图。P 表示统计结果的显著性。

图 4 中麦 175 根系和叶片中差异表达基因 GO 富集分析气泡图

Fig.4 Bubble diagram of GO enrichment analysis for differentially expressed genes in roots and leaves of Zhongmai 175

表 3 中麦 175 根系及叶片中差异表达基因在代谢通路的显著富集情况

Table 3 Significant enrichment of differentially expressed genes in metabolic pathways in roots and leaves of Zhongmai 175

组织部位	代谢通路	代谢通路标识	差异表达基因数量 (个)	P
根系	苯丙烷生物合成	Traes00940	59	8.243×10 ⁻⁹
	内质网蛋白质加工	Traes04141	29	6.605×10 ⁻⁸
	玉米素生物合成	Traes00908	23	1.855×10 ⁻⁶
	酪氨酸代谢	Traes00350	6	1.216×10 ⁻⁵
	氮代谢	Traes00910	11	9.112×10 ⁻⁵
	丙氨酸、谷氨酸和天冬氨酸代谢	Traes00250	7	0.000 445 5
	牛磺酸和亚牛磺酸代谢	Traes00430	4	0.000 513 6

续表3 Continued3

组织部位	代谢通路	代谢通路标识	差异表达基因数量 (个)	P
叶片	半胱氨酸和甲硫氨酸代谢	Traes00270	10	0.004 079 0
	二萜生物合成	Traes00904	9	0.005 810 0
	油菜素内酯生物合成	Traes00905	6	0.009 088 0
	甲烷代谢	Traes00680	4	0.009 671 0
	异黄酮生物合成	Traes00943	7	0.015 990 0
	卟啉和叶绿素代谢	Traes00860	8	0.038 520 0
	亚油酸代谢	Traes00591	3	0.039 180 0
	转录	Traes99973	3	0.028 650 0
	吡啶酮生物碱生物合成	Traes01058	8	9.663×10^{-7}
	半胱氨酸和甲硫氨酸代谢	Traes00270	15	4.546×10^{-5}
	二苯乙烯类、姜酚类和二芳基庚烷类生物合成	Traes00945	14	6.771×10^{-5}
	类黄酮生物合成	Traes00941	18	0.000 330 0
	单萜类生物合成	Traes00902	18	0.000 506 0
	苯丙烷生物合成	Traes00940	51	0.000 890 0
	氰基氨基酸代谢	Traes00460	9	0.001 632 0
	花青素生物合成	Traes00942	8	0.001 849 0
	植物激素信号转导	Traes04075	39	0.006 610 0
	单杆菌胺生物合成	Traes00261	4	0.009 319 0
	甘油酯代谢	Traes00561	4	0.021 850 0
	类胡萝卜素生物合成	Traes00906	7	0.030 260 0
新生霉素生物合成	Traes00401	3	0.032 690 0	

P;统计结果的显著性。

表 4 中麦 175 根系及叶片中差异表达基因 KEGG 富集分析结果

Table 4 KEGG enrichment analysis results of differentially expressed genes in roots and leaves of Zhongmai 175

组织部位	通路	基因编号	差异表达倍数	表达变化	基因描述
根系	苯丙烷生物合成	TraesCS2A02G574400	2.36	上调	过氧化物酶 12
		TraesCS2A02G107300	3.25	上调	过氧化物酶 2
		TraesCS2B02G615600	2.01	上调	阳离子过氧化物酶 SPC4
		TraesCS2D02G583100	2.10	上调	过氧化物酶
		TraesCS2D02G108100	3.50	上调	过氧化物酶
		TraesCS6A02G381300	0.19	下调	肉桂酰辅酶 a 还原酶
		TraesCS6D02G365700	0.16	下调	肉桂酰辅酶 a 还原酶
		TraesCS5A02G205700	0.03	下调	肉桂醇脱氢酶
		TraesCS5D02G210600	0.34	下调	肉桂醇脱氢酶
		TraesCS3B02G489700	0.08	下调	漆酶
		TraesCS5D02G488800	0.05	下调	咖啡酸-O-甲基转移酶
		叶片	半胱氨酸和甲硫氨酸代谢	TraesCS1A02G089500	3.41
TraesCS1A02G089600	2.99			上调	ACC 氧化酶

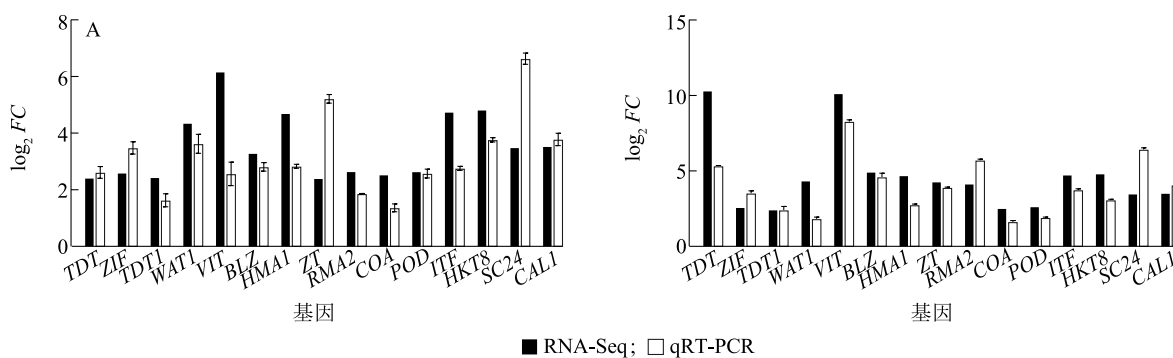
续表4 Continued4

组织部位	通路	基因编号	差异表达倍数	表达变化	基因描述
		TraesCS2D02G394200	2.25	上调	ACC 合成酶
		TraesCS2D02G493500	4.38	上调	腺苷高半胱氨酸酶
		TraesCS5D02G241000	2.38	上调	ACC 氧化酶
		TraesCS6A02G325700	3.73	上调	ACC 氧化酶 3
		TraesCS6B02G355700	8.51	上调	ACC 氧化酶
		TraesCS6D02G230100	2.83	上调	S-腺苷甲硫氨酸合酶 3
		TraesCS6D02G305200	2.33	上调	ACC 氧化酶
		TraesCS7D02G096800	2.20	上调	半胱氨酸合酶
		TraesCS1B02G300600	3.02	上调	烟草胺氨基转移酶
		TraesCS6B02G217200	0.44	下调	半胱氨酸合酶样异构体 X2
		TraesCS5D02G064400	0.25	下调	同型半胱氨酸 S-甲基转移酶 3
		TraesCS5B02G063300	0.41	下调	同型半胱氨酸 S-甲基转移酶 3
		TraesCS5A02G053100	0.31	下调	同型半胱氨酸 S-甲基转移酶 3
植物激素信号转导		TraesCS2A02G099900	2.62	上调	乙烯不敏感蛋白 3
		TraesCS2D02G099400	2.11	上调	乙烯不敏感蛋白 3
		TraesCS4D02G036000	2.64	上调	乙烯不敏感蛋白 2

2.7 荧光定量 PCR 验证 RNA-Seq 结果

已有研究结果证实,多种转录因子在调控植物根系和叶片生长发育中发挥重要作用,本研究选取缺锌胁迫下小麦根系和叶片中差异表达基因,根据基因差异表达水平及其特性(包括苯丙烷生物合成基因 *COA*、*POD*,锌离子转运蛋白基因 *ZIF*、*ZT*、*HMA1*,半胱氨酸和甲硫氨酸代谢通路基因 *BLZ*、*RMA2*,有机酸运

输基因 *TDT*、*TDT1* 等),选取 15 个与植物根系和叶片生长发育密切相关的基因进行 qRT-PCR 定量分析。结果表明,这 15 个差异表达基因的 qRT-PCR 表达谱与 RNA-Seq 的表达谱高度一致,其中根系和叶片中锌离子转运蛋白基因 *ZIF*、*ZT*,丝氨酸羧基肽酶基因 *SC24*,半胱氨酸和甲硫氨酸代谢通路基因 *RMA2* 表达呈显著上调趋势(图 5)。



A:根系 RNA-Seq 结果与 qRT-PCR 结果的比较;B:叶片 RNA-Seq 结果与 qRT-PCR 结果的比较。*TDT*:液泡膜二羧酸转运蛋白基因;*ZIF*:锌诱导促进家族基因;*TDT1*:液泡膜二羧酸转运蛋白 1 基因;*WAT1*:WAT 相关蛋白 1 基因;*VIT*:液泡铁转运蛋白 1 基因;*BLZ*:碱性亮氨酸拉链蛋白基因;*HMA1*:镉/锌转运 ATP 酶基因;*ZT*:锌转运蛋白基因;*RMA2*:E3 泛素连接酶 2 基因;*COA*:肉桂酸辅酶 A 连接酶基因;*POD*:过氧化物酶基因;*ITF*:铁离子相关转录因子基因;*HKT8*:高亲和性钾离子转运蛋白 8 基因;*SC24*:丝氨酸羧基肽酶 24 基因;*CAL1*:防御素样蛋白 CAL1 基因;*FC*:处理组与对照组间基因表达量差异倍数。

图 5 RNA 测序 (RNA-Seq) 结果与实时定量逆转录聚合酶链式反应 (qRT-PCR) 结果比较

Fig.5 Comparison of RNA sequencing (RNA-Seq) and quantitative real-time reverse transcription PCR (qRT-PCR) results

3 讨论

植物器官发育过程中,极性建立是其形态建成的核心环节。根系与叶片的生长发育分别起始于胚根细胞和叶原基细胞的分裂增殖,在一系列复杂基因网络的调控下,二者逐步构建起多维度的生长轴向,引导胚根细胞与叶原基细胞沿特定路径分化增殖,最终决定根系和叶片的形态与大小^[10-12]。

植物生长过程中可通过调控根际酸化及分泌低相对分子量有机酸螯合,达到活化根际锌元素的目的。缺锌胁迫会促使植物根系有机酸分泌量上升,进而提升土壤中锌的有效性^[13-15]。这类根系分泌的有机酸不仅能高效螯合金属离子,促进根际酸化,还可通过分泌麦根酸类等强螯合能力物质,激活根际锌并增强其可利用性,对锌的吸收转运起关键作用^[16-17]。对水稻而言,缺锌环境下耐低锌品种根系会大量分泌柠檬酸^[17-18],同时根系分泌 H⁺ 能力增强、表面积扩大、长度延伸,这些形态与生理调整可提升锌离子摄取效率,助力抵御低锌胁迫^[19]。此外,部分禾本科植物在缺铁时分泌的麦根酸类物质(MA)可与土壤中锌元素结合形成 Zn-高铁载体复合物,既可提高锌的移动性,又可促进其在根细胞外积累,为吸收创造条件^[20]。植物吸收的锌主要通过木质部和韧皮部长距离运输,与柠檬酸、苹果酸等有机酸形成的可溶性复合物可提升运输效率。其中定位在液泡膜上的关键转运蛋白 TDT 便参与锌-苹果酸的跨膜转运^[21]。

苯丙烷类化合物在植物界分布广泛,是许多植物次生代谢产物的主要前体^[22]。穆红梅等^[23]的研究结果表明,该类化合物与植物生长发育及逆境胁迫响应机制密切相关,其中氧化物酶和肉桂脱氢酶不仅是苯丙烷类化合物合成的关键酶,还参与植物木质素的合成^[24]。木质素是细胞壁的重要组成部分,其合成依赖苯丙烷生物合成途径^[25]。前人研究结果表明,金属胁迫下植物细胞壁可通过结合阳离子或阻断其进入细胞质,降低重金属对细胞的损伤^[26-27]。例如,过量镉胁迫会诱导木质素合成与积累,从而增强细胞壁强度,减少重金属离子进入细胞^[28-29]。木质素含量的调控涉及多个基因的表达调控。Tholl^[30]研究发现,4-香豆酸辅酶 A 连接酶基因(4CL)、肉桂酰辅酶 A 还原酶基因(CCR)、咖啡酸-O-甲基转移酶基因(COMT)等可调控木质素含量;Giordano 等^[31]发现,在牧草中 CCR1 基因表达下调也会影响木质素积累。

转录因子对木质素合成也有调控作用,例如,拟南芥中 MYB58 和 MYB6 是木质素合成的关键调控因子^[32],而 MYB20、MYB42、MYB43 和 MYB85 则能特异性抑制木质素合成途径中关键酶基因的表达,显著降低植株木质素含量^[33]。对毛果杨的研究结果显示,PtrNAC128 基因过表达可上调木质素合成相关酶基因的表达,同时 PtoMYB028、PtoMYB161、PtoMYB192 及 PtoNAC156 等转录因子被特异性激活,进而正向调控木质素生物合成途径^[34]。此外,转录组分析发现,小麦根系中生长素相关基因(COA、POD)呈上调表达,这与本研究中苯丙烷生物合成通路中 COA、POD 基因的表达趋势一致。这提示苯丙烷生物合成途径中特定基因的显著富集可能是导致表型差异的关键因素,且这些富集基因的特异性表达模式或许对小麦的富锌能力具有重要影响。

植物对金属元素缺乏的适应与根系分泌物密切相关。在缺铁条件下,植物通过分泌植物铁载体(如麦根酸)来螯合土壤中的铁离子,形成可溶性复合物,然后通过高亲和力的转运系统被根细胞吸收^[35-36]。研究结果表明,OsNAS2 和 OsNAS3 基因参与根系烟酰胺(NA)和麦根酸类物质(MA)的合成和运输,可以显著提高水稻籽粒中的铁和锌元素含量,同时,NA 和 MA(由 NAS 基因编码)在铁和锌的螯合及转运中起关键作用,过表达 NAS 基因可以增加植物对铁和锌的吸收^[37]。MA 和 NA 除了可以激活铁离子外,还可以激活根际土壤中的锌离子,从而解释了过表达 NAS 的株系中锌含量的增加^[38]。在锌缺乏的情况下,大麦植株分泌更多的 MA,锌-MA 复合物有助于根系吸收更多的锌^[39]。Yousfi 等^[40]研究发现,高锌效率小麦品种根际土壤中检测到的 MA 含量显著高于低锌效率小麦品种。本研究发现,缺锌胁迫下,小麦根系中 1 个 NAS 基因、1 个 NAAT 基因显著上调表达。由此可见,这些基因密切参与小麦对锌缺乏的响应,并在小麦植株锌稳态中发挥关键作用。

乙烯作为植物重要的激素,广泛参与植物生长发育全过程,其生物合成需经过关键酶促反应协同完成^[41-43]。S-腺苷甲硫氨酸(SAM)是乙烯合成的核心前体,在 ACC 合成酶(ACS)催化下转化为 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC),而 ACC 氧化酶(ACO)作为催化乙烯合成的最后关键性酶,可直接促成 ACC 向乙烯转化,该酶基因主要存在于真核生物基因组

中,且与植物多种重要生理过程密切相关^[44-47]。*ACO*是由多基因家族编码并具有特异性表达特征,目前已在拟南芥、康乃馨、豌豆等多种植物中成功克隆出*ACO*基因,该基因不仅在植物正常生长发育过程中调控着乙烯的合成,在胁迫条件下对维持乙烯合成稳态也发挥着至关重要的作用^[48-51]。已有研究表明,环境胁迫可调控乙烯合成,进而影响相关基因表达。Moran Lauter等^[52]研究发现,大豆在缺铁胁迫时,体内*ACS*、*SAM*及*ACO*基因表达显著上调,最终导致乙烯含量增加。本研究发现,缺锌胁迫下小麦叶片中半胱氨酸和甲硫氨酸代谢通路中*SAM*与*ACO*基因均呈明显上调趋势,结合上述胁迫响应机制可推断,乙烯可能在植物应对缺锌胁迫过程中发挥重要作用。同时,鉴于半胱氨酸和甲硫氨酸代谢通路可为*SAM*合成提供前体,是乙烯合成的重要上游途径。因此推测该通路中的*RMA2*、*BLZ*基因也可能对缺锌胁迫下小麦生长发育具有关键调控作用。

本研究以锌高效品种中麦175为研究对象,揭示其缺锌胁迫下的分子响应机制。根系苯丙烷生物合成通路中表达下调的木质素合成基因(*CCR*、*CAD*),通过抑制其表达,可能会降低细胞壁对锌离子的滞留能力,增强根系对锌的吸收效率。在叶片中参与麦根酸(MA)合成的*SAM*、*NAS*基因及乙烯合成相关的*ACO*、*ACS*基因,通过增强其表达,促进锌的活化与转运,使籽粒中锌元素含量提升。此外,液泡膜二羧酸转运蛋白基因(*TDT*),可能强化锌-有机酸复合物的跨膜运输,进一步提高锌的利用效率。这些发现为锌高效小麦新品种的选育工作提供了重要信息。

4 结论

本研究选用小麦品种中麦175为试验材料,通过水培试验和转录组测序,系统研究了缺锌胁迫处理对小麦生长与基因表达的影响。运用转录组学方法分析了在缺锌胁迫下小麦调控途径及差异表达基因。GO分析结果表明,差异表达基因主要富集在离子跨膜转运蛋白活性、离子稳态、金属离子运输、锌离子转运和植物激素信号通路。KEGG分析结果表明,苯丙烷生物合成通路、半胱氨酸和甲硫氨酸代谢通路是差异表达基因富集最多的通路。这些研究发现为今后进一步研究小麦缺锌胁迫下的反应机制

提供了有用信息。

参考文献:

- [1] HOU R, HE Y, YAN G, et al. Zinc enzymes in medicinal chemistry[J]. *European Journal of Medicinal Chemistry*, 2021, 226: 113877.
- [2] 李莎莎,王朝辉,刁超朋,等. 旱地高产小麦品种籽粒锌含量差异与产量构成和锌吸收利用的关系[J]. *植物营养与肥料学报*, 2018, 24(4): 849-856.
- [3] KUMSSA D B, JOY E J M, LOUISE ANDER E, et al. Dietary calcium and zinc deficiency risks are decreasing but remain prevalent[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 10974.
- [4] 张明艳,郁一凡,封超年,等. 不同基因型小麦籽粒、面粉和麸皮中Ca和Zn含量的差异[J]. *麦类作物学报*, 2011, 31(2): 240-245.
- [5] 刘慧. 我国主要麦区小麦籽粒产量和关键营养元素含量评价及调控[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2016.
- [6] UAUY C, DISTELFELD A, FAHIMA T, et al. A *NAC* gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat[J]. *Science*, 2006, 314(5803): 1298-1301.
- [7] BHATI K K, ALOK A, KUMAR A, et al. Silencing of *ABCC13* transporter in wheat reveals its involvement in grain development, phytic acid accumulation and lateral root formation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(14): 4379-4389.
- [8] ZULFIQAR U, KHOKHAR A, MAQSOOD M F, et al. Genetic biofortification: advancing crop nutrition to tackle hidden hunger[J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2024, 24(2): 34.
- [9] OLSEN L I, HANSEN T H, LARUE C, et al. Mother-plant-mediated pumping of zinc into the developing seed[J]. *Nature Plants*, 2016, 2(5): 16036.
- [10] ABU-ABIED M, ROGOVOY STELMAKH O, MORDEHAEV I, et al. Dissecting the contribution of microtubule behaviour in adventitious root induction[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(9): 2813-2824.
- [11] CHOI Y, LEE Y, KIM S Y, et al. *Arabidopsis* ROP-interactive CRIB motif-containing protein 1 (*RIC1*) positively regulates auxin signalling and negatively regulates abscisic acid (ABA) signalling during root development[J]. *Plant Cell & Environment*, 2013, 36(5): 945-955.
- [12] 黄俊丽,马娜娜,车树刚,等. 植物叶脉发育的分子机制[J]. *生命科学*, 2011, 23(8): 804-811.
- [13] WELCH R M, GRAHAM R D. Breeding for micronutrients in staple food crops from a human nutrition perspective[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(396): 353-364.
- [14] BROWN P H, WELCH R M, CARY E E. Nickel: a micronutrient essential for higher plants[J]. *Plant Physiology*, 1987, 85(3): 801-803.
- [15] HART J J, WELCH R M, NORVELL W A, et al. Characterization of cadmium binding, uptake, and translocation in intact seed-

- lings of bread and durum wheat cultivars [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116 (4): 1413-1420.
- [16] DANESHBAKHS B, KHOSHGOFTARMANESH A H, SHARI-ATMADARI H, et al. Phytosiderophore release by wheat genotypes differing in zinc deficiency tolerance grown with Zn-free nutrient solution as affected by salinity [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170 (1): 41-46.
- [17] YOUSFI S, RABHI M, ABDELLELY C, et al. Iron deficiency tolerance traits in wild (*Hordeum maritimum*) and cultivated barley (*Hordeum vulgare*) [J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2009, 332 (6): 523-533.
- [18] WISSUWA M, ISMAIL A M, YANAGIHARA S. Effects of zinc deficiency on rice growth and genetic factors contributing to tolerance [J]. *Plant Physiology*, 2006, 142 (2): 731-741.
- [19] CAFFALL K H, MOHNEN D. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides [J]. *Carbohydrate Research*, 2009, 344 (14): 1879-1900.
- [20] VON WIREN N, MARSCHNER H, ROMHELD V. Roots of iron-efficient maize also absorb phytosiderophore-chelated zinc [J]. *Plant Physiology*, 1996, 111 (4): 1119-1125.
- [21] MARTINOIA E. Vacuolar transporters-companions on a longtime journey [J]. *Plant Physiology*, 2018, 176 (2): 1384-1407.
- [22] 王玉, 杨雪, 杨蕊菁, 等. 调控苯丙烷类生物合成的 MYB 类转录因子研究进展 [J]. *安徽农业大学学报*, 2019, 46 (5): 859-864.
- [23] 穆红梅, 杜秀菊, 张秀省, 等. 植物 MYB 转录因子调控苯丙烷类生物合成研究 [J]. *北方园艺*, 2015 (24): 171-174.
- [24] 王星, 罗双霞, 于萍, 等. 茄科蔬菜苯丙烷类代谢及相关酶基因研究进展 [J]. *园艺学报*, 2017, 44 (9): 1738-1748.
- [25] RANADE S S, SEIPEL G, GORZSÁS A, et al. Enhanced lignin synthesis and ecotypic variation in defense-related gene expression in response to shade in Norway spruce [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45 (9): 2671-2681.
- [26] CHENG Z, WANG C, TANG F, et al. The cell wall functions in plant heavy metal response [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2025, 299: 118326.
- [27] WAKABAYASHI K, SOGA K, HOSON T, et al. The modification of cell wall properties is involved in the growth inhibition of rice coleoptiles induced by lead stress [J]. *Life (Basel)*, 2023, 13 (2): 471.
- [28] SHANGGUAN X, QI Y, WANG A, et al. *OsGLP* participates in the regulation of lignin synthesis and deposition in rice against copper and cadmium toxicity [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 13: 107811.
- [29] PARROTTA L, GUERRIERO G, SERGEANT K, et al. Target or barrier? The cell wall of early- and later-diverging plants vs cadmium toxicity: differences in the response mechanisms [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 133.
- [30] THOLL D. Biosynthesis and biological functions of terpenoids in plants [J]. *Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology*, 2015, 148: 63-106.
- [31] GIORDANO A, LIU Z Q, PANTER S N, et al. Reduced lignin content and altered lignin composition in the warm season forage grass *Paspalum dilatatum* by down-regulation of a Cinnamoyl CoA Reductase Gene [J]. *Transgenic Research*, 2014, 23 (3): 503-517.
- [32] ZHOU J, LEE C, ZHONG R, et al. *MYB58* and *MYB63* are transcriptional activators of the lignin biosynthetic pathway during secondary cell wall formation in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2009, 21 (1): 248-266.
- [33] GENG P, ZHANG S, LIU J, et al. *MYB20*, *MYB4*, *MYB4*, and *MYB85* regulate phenylalanine and lignin biosynthesis during secondary cell wall formation [J]. *Plant Physiology*, 2020, 182 (3): 1272-1283.
- [34] 李媛, 陈金焕, 金墨, 等. 毛果杨 *NAC128* 基因在次生壁形成中的功能 [J]. *林业科学*, 2020, 56 (11): 62-72.
- [35] NOZOYE T, NAGASAKA S, KOBAYASHI T, et al. Phytosiderophore efflux transporters are crucial for iron acquisition in graminaceous plants [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286 (7): 5446-5454.
- [36] NING X Y, LIN M F, HUANG G H, et al. Research progress on iron absorption, transport, and molecular regulation strategy in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1190768.
- [37] LEE S, RAHMAN M M, NAKANISHI H, et al. Concomitant activation of *OsNAS2* and *OsNAS3* contributes to the enhanced accumulation of iron and zinc in rice [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (7): 6568.
- [38] SCHAAF G, LUDEWIG U, ERENOGLU B E, et al. *ZmYS1* functions as a proton-coupled symporter for phytosiderophore- and nicotianamine-chelated metals [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2004, 279 (10): 9091-9096.
- [39] SUZUKI M, TAKAHASHI M, TSUKAMOTO T, et al. Biosynthesis and secretion of mugineic acid family phytosiderophores in zinc-deficient barley [J]. *The Plant Journal*, 2006, 48 (1): 85-97.
- [40] YOUSFI S, WISSAL M, MAHMOUDI H, et al. Effect of salt on physiological responses of barley to iron deficiency [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45 (5): 309-314.
- [41] WANG X Y, WEN H Y, SUPRUN A, et al. Ethylene signaling in regulating plant growth, development, and stress responses [J]. *Plants*, 2025, 14 (3): 309.
- [42] ZHAO X C, QU X, MATHEWS D E, et al. Effect of ethylene pathway mutations upon expression of the ethylene receptor *ETR1* from *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2002, 130 (4): 1983-1991.
- [43] WANG K L, LI H, ECKER J R. Ethylene biosynthesis and signaling networks [J]. *The Plant Cell*, 2002, 14 (Suppl): 131-151.
- [44] BOOKER M A, DELONG A. Producing the ethylene signal: regulation and diversification of ethylene biosynthetic enzymes [J]. *Plant Physiology*, 2015, 169 (1): 42-50.
- [45] BLEECKER A B, KENDE H. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants [J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2000, 16: 1-18.

- [46] YU Y B, ADAMS D O, YANG S F. *1-Aminocyclopropanecarboxylate synthase, a key enzyme in ethylene biosynthesis* [J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1979, 198(1):280-286.
- [47] PATTYN J, VAUGHAN-HIRSCH J, VAN DE POEL B. The regulation of ethylene biosynthesis: a complex multilevel control circuitry [J]. *The New Phytologist*, 2021, 229(2):770-782.
- [48] HOUBEN M, VAN DE POEL B. *1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase (ACO): the enzyme that makes the plant hormone ethylene* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10:695.
- [49] LASSERRE E, BOUQUIN T, HERNANDEZ J A, et al. Structure and expression of three genes encoding ACC oxidase homologs from melon (*Cucumis melo* L.) [J]. *Molecular & General Genetics*, 1996, 251(1):81-90.
- [50] JIA H, CHEN S, LIU D, et al. Ethylene-induced hydrogen sulfide negatively regulates ethylene biosynthesis by persulfidation of ACO in tomato under osmotic stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:1517.
- [51] AHMADIZADEH M, CHEN J T, HASANZADEH S, et al. Insights into the genes involved in the ethylene biosynthesis pathway in *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa* [J]. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 2020, 18(1):62.
- [52] MORAN LAUTER A N, PEIFFER G A, YIN T, et al. Identification of candidate genes involved in early iron deficiency chlorosis signaling in soybean (*Glycine max*) roots and leaves [J]. *BMC Genomics*, 2014, 15:702.

(责任编辑:黄克玲)