

包国媛,李文英,张慧敏,等. 基于转录组学的新西兰甜菜干旱胁迫响应分子机制与关键基因发掘[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(7): 1447-1455.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2026.07.016

基于转录组学的新西兰甜菜干旱胁迫响应分子机制与关键基因发掘

包国媛¹, 李文英¹, 张慧敏^{1,2,3,4}, 王雅琼^{1,2,3,4}

(1.青海民族大学生态环境与资源学院,青海 西宁 810007; 2.青海省特色经济植物高值化利用重点实验室,青海 西宁 810007; 3.生物技术与分析测试实验室,青海 西宁 810007; 4.青藏高原资源化学与生态环境保护国家民委重点实验室,青海 西宁 810007)

摘要: 本研究以新西兰甜菜作为试验材料,探究其响应干旱胁迫的分子机制。转录组分析与代谢通路富集分析结果表明,在干旱胁迫下,甜菜差异表达基因富集于植物激素信号转导、次生代谢产物合成、MAPK 信号、甜菜碱合成和苯丙烷类合成等通路中。筛选出甘氨酸甜菜碱合成途径中的 3 个关键酶基因,分别为甜菜碱醛脱氢酶(BADH)基因、胆碱单加氧酶(CMO)基因和磷脂酰乙醇胺 *N*-甲基转移酶(PEAMT)基因。同时鉴定到多个调控甜菜碱合成的转录因子基因,包括编码 AP2、bZIP、DBB、Dof、ERF、G2-like、HD-ZIP、MYB 和 NAC 等转录因子的基因。随着干旱胁迫处理时间的延长,LOC104888974(编码 AP2 转录因子)、LOC104883107(编码 bZIP 转录因子)、LOC104888829(编码 DBB 转录因子)、LOC104904254(编码 DBB 转录因子)、LOC104906222(编码 Dof 转录因子)、LOC104896121(编码 ERF 转录因子)、LOC104908699(编码 G2-like 转录因子)、LOC104896116(编码 HD-ZIP 转录因子)、LOC104905523(编码 HD-ZIP 转录因子)、LOC104895550(编码 MYB 转录因子)、LOC104901408(编码 MYB 转录因子)、LOC104891267(编码 MYB-related 转录因子)和 LOC104907290(编码 NAC 转录因子)基因的表达量呈上升趋势,表明这些基因可能在干旱胁迫响应过程中发挥重要作用。本研究结果为解析新西兰甜菜抗旱机制及抗旱育种提供了理论依据。

关键词: 甜菜; 干旱胁迫; 转录组分析; 差异表达基因

中图分类号: S651 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2026)07-1447-09

Transcriptome-based analysis on molecular mechanisms and key gene identification of New Zealand beet in response to drought stress

BAO Guoyuan¹, LI Wenying¹, ZHANG Huimin^{1,2,3,4}, WANG Yaqiong^{1,2,3,4}

(1.College of Ecological Environment and Resources, Qinghai Minzu University, Xining 810007, China; 2.Key Laboratory of High-value Utilization of Characteristic Economic Plants in Qinghai Province, Xining 810007, China; 3.Laboratory of Biotechnology and Analytical Testing, Xining 810007, China; 4.State Ethnic Affairs Commission Key Laboratory of Resource Chemistry and Ecological Environment Protection on the Qinghai-Tibet Plateau, Xining 810007, China)

收稿日期:2025-06-25

基金项目:青海民族大学 2025 年大学生创新创业训练计划项目 (DCXM-2025-107)

作者简介:包国媛(1997-),女,青海互助人,硕士,研究方向为植物资源开发与利用。(E-mail) 1791564133@qq.com

通讯作者:王雅琼,(E-mail) wangyaqiong727@163.com

Abstract: In this study, New Zealand beet was used as experimental material to explore its molecular mechanisms underlying drought stress response. Transcriptome analysis and metabolic pathway enrichment analysis revealed that differentially expressed genes (DEGs) of beet under drought stress were significantly enriched in multiple pathways, including plant hormone signal trans-

duction, secondary metabolite biosynthesis, MAPK signaling pathway, betaine biosynthesis and phenylpropanoid biosynthesis. Three key enzyme genes involved in the glycine betaine synthesis pathway were identified, namely betaine aldehyde dehydrogenase (*BADH*) gene, choline monooxygenase (*CMO*) gene and phosphoethanolamine *N*-methyltransferase (*PEAMT*) gene. Meanwhile, numerous transcription factor genes regulating betaine synthesis were identified, including those encoding AP2, bZIP, DBB, Dof, ERF, G2-like, HD-ZIP, MYB and NAC. With the prolongation of drought stress duration, the expression levels of multiple genes showed an upward trend, including *LOC104888974* (encoding AP2 transcription factor), *LOC104883107* (encoding bZIP transcription factor), *LOC104888829* (encoding DBB transcription factor), *LOC104904254* (encoding DBB transcription factor), *LOC104906222* (encoding Dof transcription factor), *LOC104896121* (encoding ERF transcription factor), *LOC104908699* (encoding G2-like transcription factor), *LOC104896116* (encoding HD-ZIP transcription factor), *LOC104905523* (encoding HD-ZIP transcription factor), *LOC104895550* (encoding MYB transcription factor), *LOC104901408* (encoding MYB transcription factor), *LOC104891267* (encoding MYB-related transcription factor), and *LOC104907290* (encoding NAC transcription factor). These results suggested that these genes may play crucial roles in drought stress response. This study provides a theoretical basis for elucidating the drought resistance mechanism and facilitating drought-resistant breeding of New Zealand beet.

Key words: *Beta vulgaris* L.; drought stress; transcriptome analysis; differentially expressed genes

甜菜(*Beta vulgaris* L.)属藜科甜菜属,为二年生草本植物^[1],富含氨基酸、脂肪、蛋白质、维生素、矿物质和膳食纤维等营养成分,具有较高的食用价值^[2]。甜菜根中含有硝酸盐^[3]、甜菜色素^[4]、甜菜碱、类胡萝卜素^[5]、酚类化合物^[6]和抗坏血酸^[7]等多种生物活性成分,在肝脏损伤、心血管疾病、糖尿病、癌症等疾病的预防和治疗中具有重要的药用价值。甜菜也是中国主要的糖料作物之一,在东北、西北及华北地区的干旱与半干旱区域均有广泛种植^[8]。然而这些区域季节性降水波动明显,水资源短缺,且干旱频繁发生,严重制约甜菜产量提升。

当面临干旱、高盐、低温或虫害等逆境胁迫时,植物能够通过调节自身基因表达抵御外界伤害,从而维持正常生长发育并保障产量^[9]。NAC 和 MYB 是植物特有的转录因子家族^[10],其中 NAC 在干旱胁迫响应中发挥重要作用。在干旱胁迫下,23 个 *BvNAC* 基因表达量显著上升,在 79 个 *MYB* 基因中,有 42 个 *MYB* 基因呈现出差异表达^[10]。本研究拟整合新西兰甜菜基因组数据,采用 Illumina 高通量测序技术,系统分析干旱胁迫下新西兰甜菜幼苗的全转录组动态变化,以期甜菜抗旱分子育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试甜菜品种为新西兰甜菜。

1.2 试验方法

采用 15% PEG-6000 处理新西兰甜菜幼苗,模拟

干旱胁迫,分别设置干旱胁迫处理 1 d(T1)、干旱胁迫处理 3 d(T3)、干旱胁迫处理 5 d(T5)、干旱胁迫处理 7 d(T7)4 个处理,每个处理设 3 个生物学重复。

1.3 文库构建

提取甜菜 RNA 后,使用 NanoDrop 2000 微量分光光度计(赛默飞世尔科技公司产品,型号 NanoDrop 2000)检测 RNA 的浓度与纯度($OD_{260/280}$ 比值),并通过 Agilent 2100 Bioanalyzer(安捷伦科技公司产品,型号 G2939A)评估 RNA 完整性,由上海欧易生物技术有限公司完成文库构建。

1.4 生物信息学分析

首先利用 fastp 软件对原始数据进行过滤,随后利用 HISAT2 软件将处理后的序列比对至参考基因组。利用 HTSeq-count 软件计算每个基因的读段计数,并据此计算 FPKM 值(每百万映射读段中每千碱基转录本片段数)用于基因表达水平的评估。同时利用 DESeq2 软件进行差异表达基因(DEG)分析,以校正后的 P 值 < 0.05 且 $|\lg FC|$ (FC : 基因表达量差异倍数) > 2 为阈值筛选显著差异表达基因(DEG)。基于筛选得到的 DEG,利用 R 软件(版本 v3.2.0)进行层次聚类分析,利用 ggradar 包绘制韦恩图和柱状图。采用超几何分布检验对 DEG 进行 GO 功能和 KEGG 通路富集分析,以 $P < 0.05$ 作为显著性筛选阈值。

基于 KEGG 通路注释和 UniProt 数据库 BLAST 比对结果,筛选甜菜碱合成关键酶基因,利用 pheatmap 绘制热图并标记差异表达基因。随后提取关键酶基因上游 2 000 bp 启动子区,利用 PlantRegMap 数据库预测转

录因子结合位点,筛选条件为 $P < 1 \times 10^{-5}$ 。筛选每百万映射读取的片段中每千个碱基长度的转录本片段数(FPKM) ≥ 5 的高表达基因,基于(|皮尔逊相关系数(r)| ≥ 0.97 和 $P < 1 \times 10^{-5}$ 构建共表达网络,利用 Plant-TFDB 数据库对共表达网络中基因进行转录因子注释。最后对共表达基因进行 KEGG 富集分析,展示富集程度最高的前 20 通路,并采用 Cytoscape 构建调控网络。

2 结果与分析

2.1 测序数据质量

如表 1 所示,各样本有效碱基占比为 88.40%~

93.55%,G+C 含量为 41.55%~43.78%。基于编码蛋白质基因在不同样本中的表达量实施差异筛选,共设置 6 个差异分组,检测到的差异表达基因数量依次为 3 267 个、3 629 个、3 706 个、1 786 个、2 837 个、2 748 个。

利用 hisat2^[11]将质量控制后的读段比对至参考基因组(NCBI https://ftp.ncbi.nlm.nih.gov/genomes/all/GCF/026/745/355/GCF_026745355.1_EL10.2/)。如表 2 所示,过滤后样品序列与参考基因组的比对率均超过 80%,表明样本间数据一致性良好,满足后续分析要求。

表 1 测序数据质量统计

Table 1 Statistics of sequencing data quality

样本	原始读段数 (M)	原始测序量 (G)	过滤后得到的 读段数(M)	过滤后得到的 测序量(G)	有效碱基 占比(%)	Q_{30} 值 (%)	G+C 含量 (%)
T1-1	53.06	7.50	49.58	7.01	93.43	96.87	42.86
T1-2	52.96	7.49	49.55	7.00	93.55	96.52	43.06
T1-3	52.33	7.40	48.84	6.90	93.33	96.72	42.92
T3-1	56.95	7.76	51.20	6.98	89.92	97.18	43.34
T3-2	55.22	7.59	50.12	6.89	90.75	97.26	43.78
T3-3	54.25	7.59	50.16	7.01	92.46	96.82	43.42
T5-1	52.08	7.42	49.13	7.00	94.34	97.05	42.75
T5-2	52.12	7.37	48.76	6.89	93.55	97.00	42.82
T5-3	52.90	7.47	49.41	6.98	93.40	96.95	42.58
T7-1	54.94	7.62	50.29	6.97	91.54	96.94	43.63
T7-2	58.64	7.88	51.84	6.97	88.40	97.33	43.07
T7-3	52.49	7.42	49.10	6.94	93.54	97.01	41.55

T1:干旱胁迫处理 1 d;T3:干旱胁迫处理 3 d;T5:干旱胁迫处理 5 d;T7:干旱胁迫处理 7 d; Q_{30} 值:测序碱基的校正错误率 ≥ 30 的比例。

表 2 测序序列与参考基因组比对结果

Table 2 Alignment results of sequencing reads to the reference genome

样本	质量控制后读段数	总比对读段数	唯一比对读段数
T1-1	49 575 368	45 331 072	42 892 298
T1-2	49 547 848	45 198 778	42 419 959
T1-3	48 836 976	44 601 415	42 422 368
T3-1	51 202 344	46 785 613	42 336 202
T3-2	50 116 504	45 957 897	40 616 549
T3-3	50 159 860	45 835 840	41 259 723
T5-1	49 132 670	44 791 543	41 499 003
T5-2	48 760 404	44 397 243	40 403 559
T5-3	49 408 828	44 943 317	41 568 287
T7-1	50 291 936	46 233 345	41 217 677
T7-2	51 838 666	47 556 852	42 692 621
T7-3	49 098 362	44 501 692	40 756 336

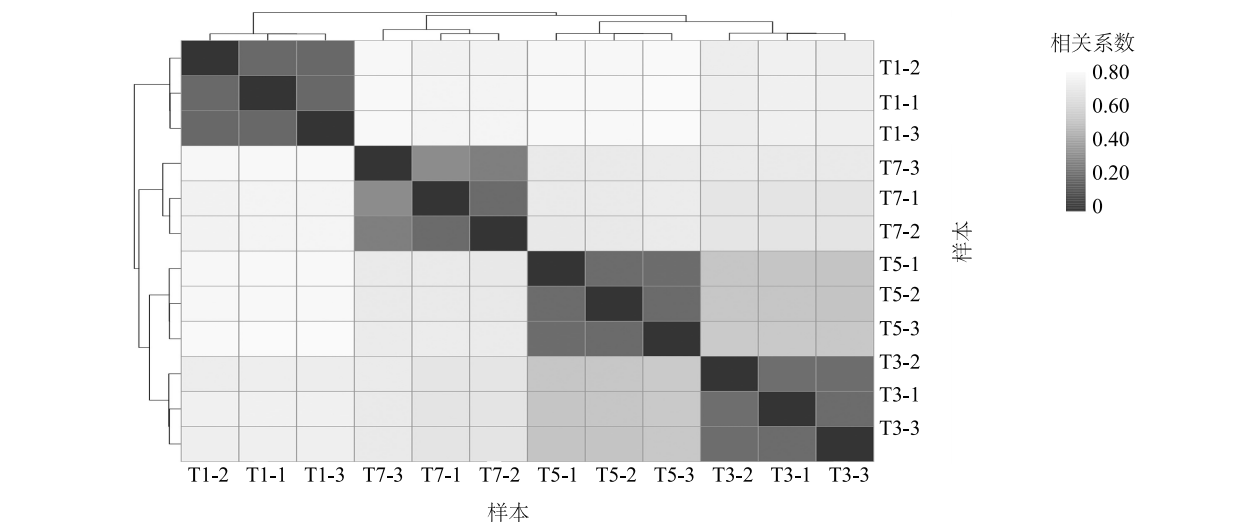
T1:干旱胁迫处理 1 d;T3:干旱胁迫处理 3 d;T5:干旱胁迫处理 5 d;T7:干旱胁迫处理 7 d。

如图 1 所示,一个样本的 3 次生物学重复均聚在一起,表明各重复间的差异较小,转录组数据具有良好的重复性。

如图 2 所示,FPKM > 10.000 的基因数量最多,其次为;FPKM 为 1.000~10.000 的基因。而 FPKM 为 0.250~0.500 的基因数量最少。

2.2 差异表达基因

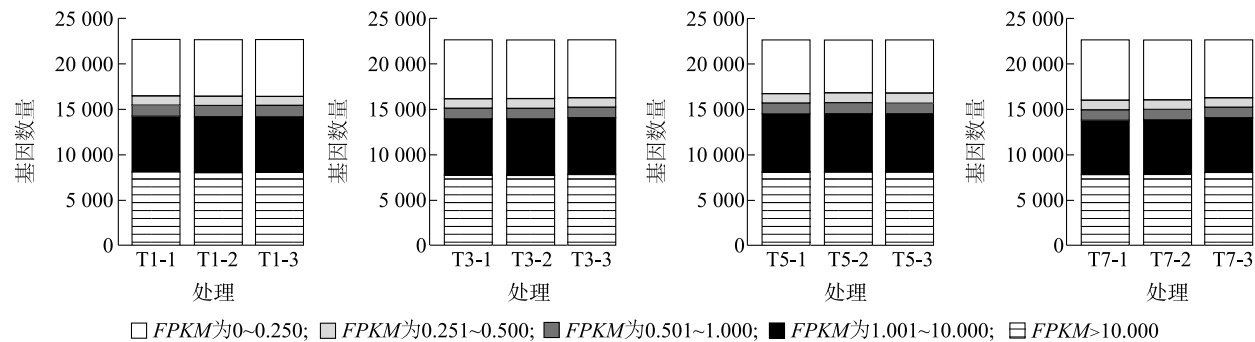
2.2.1 差异表达基因筛选 如图 3 所示,T3 和 T1 比较组、T5 和 T1 比较组、T7 和 T1 比较组、T5 和 T3 比较组、T7 和 T3 比较组、T7 和 T5 比较组的差异表达基因数量分别为 3 267 个、3 629 个、3 706 个、1 786 个、2 837 个、2 748 个。T3 和 T1 比较组、T7 和 T1 比较组、T7 和 T3 比较组、T7 和 T5 比较组独有的差异表达基因数量分别为 399 个、501 个、312 个、258 个,6 个比较组共有 214 个差异表达基因。



T1: 干旱胁迫处理 1 d; T3: 干旱胁迫处理 3 d; T5: 干旱胁迫处理 5 d; T7: 干旱胁迫处理 7 d。

图 1 不同干旱胁迫处理测序序列聚类分析结果

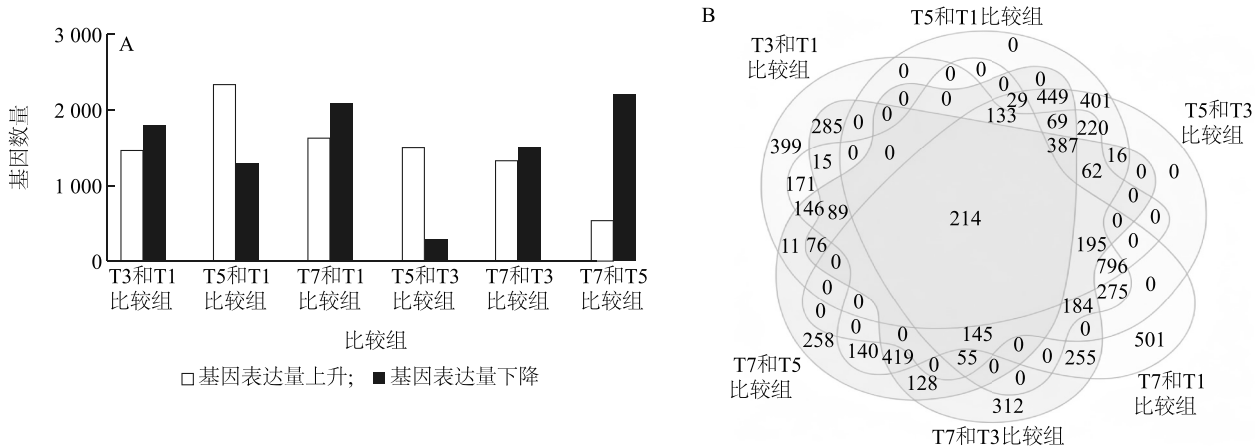
Fig.1 Cluster analysis of sequencing reads under different drought stress treatments



T1: 干旱胁迫处理 1 d; T3: 干旱胁迫处理 3 d; T5: 干旱胁迫处理 5 d; T7: 干旱胁迫处理 7 d。FPKM: 每百万映射读段中每千碱基转录本片段数。

图 2 不同每百万映射读取的片段中每千碱基长度的转录本片段数 (FPKM) 区间内的基因数量分布

Fig.2 Gene number distribution in different FPKM (fragments per kilobase of transcript per million mapped reads) intervals



T1: 干旱胁迫处理 1 d; T3: 干旱胁迫处理 3 d; T5: 干旱胁迫处理 5 d; T7: 干旱胁迫处理 7 d。

图 3 差异表达基因统计柱状图 (A) 及韦恩图 (B)

Fig.3 Histogram (A) and Venn diagram (B) of differentially expressed genes

2.2.2 差异表达基因 GO 功能分析 GO 功能分析结果表明,在 T3 和 T1 比较组中,差异表达基因主要富集在生物学过程的防御反应、辅酶激活通路、细胞组分的质膜、膜、分子功能的 DNA 结合转录因子的活性中。T5 和 T1 比较组中,差异表达基因主要富集在生物学过程的防御反应、细胞组分的质膜、细胞外区域、分子功能的 DNA 结合转录因子的活性中。T7 和 T1 比较组中,差异表达基因主要富集在生物学过程的防御反应、细胞组分的质膜、分子功能的血红素结合中。T5 和 T3 比较组中,差异表达基因主要富集在生物学过程的对真菌的防御反应、细胞组分的质膜、细胞外区域、分子功能的血红素结合中。T7 和 T3 比较组中,差异表达基因主要富集在生物学过程的防御反应、细胞组分的质膜、膜、分子功能的 DNA 结合转录因子的活性中。T7 和 T5 比较组中,差异表达基因主要富集在生物学过程的防御反应、细胞组分的质膜、膜、分子功能的 DNA 结合转录因子的活性中。

2.2.3 差异表达基因 KEGG 富集分析 KEGG 富集分析结果表明,在 T3 和 T1 比较组中,差异表达基因主要富集在 MAPK 信号、植物激素信号转导、光合作用天线蛋白及苯丙烷合成通路。T5 和 T1 比较组中,差异表达基因主要富集在 MAPK 信号、植物激素信号转导、光合作用天线蛋白及苯丙烷合成通路。T7 和 T1 比较组中,差异表达基因主要富集在 ABC 转运体、光合作用天线蛋白、苯丙烷合成与糖代谢通路。T5 和 T3 比较组中,差异表达基因主要富集在运动蛋白、甜菜碱合成和多种次生代谢产物合成途径。T7 和 T3 比较组中,差异表达基因主要富集在植物激素与 MAPK 信号、亚油酸代谢、甜菜碱合成及苯丙烷合成通路。T7 和 T5 比较组中,差异表达基因主要富集在植物激素信号、MAPK 信号、甜菜碱合成、苯丙烷合成及异喹啉生物碱合成通路。综上,在干旱胁迫下,甜菜差异表达基因富集于植物激素信号转导、次生代谢产物合成、MAPK 信号、甜菜碱合成和苯丙烷类合成等通路中。

2.3 参与甜菜碱生物合成途径的基因鉴定与功能分析

2.3.1 参与甜菜碱生物合成途径的基因鉴定 如图 4 所示,根据 KEGG 和 Uniprot blast 注释结果筛选出 10 个响应干旱胁迫的关键基因,*LOC104893012*、*LOC104900778* 为编码磷脂酰乙醇胺 *N*-甲基转移酶

(*PEAMT*) 的基因;*LOC104887052*、*LOC104893829*、*LOC104894202*、*LOC104894203*、*LOC104905910*、*LOC104908697* 为编码甜菜碱醛脱氢酶(*BADH*)的基因;*LOC104884941*、*LOC104897072* 为编码胆碱单加氧酶(*CMO*)的基因。

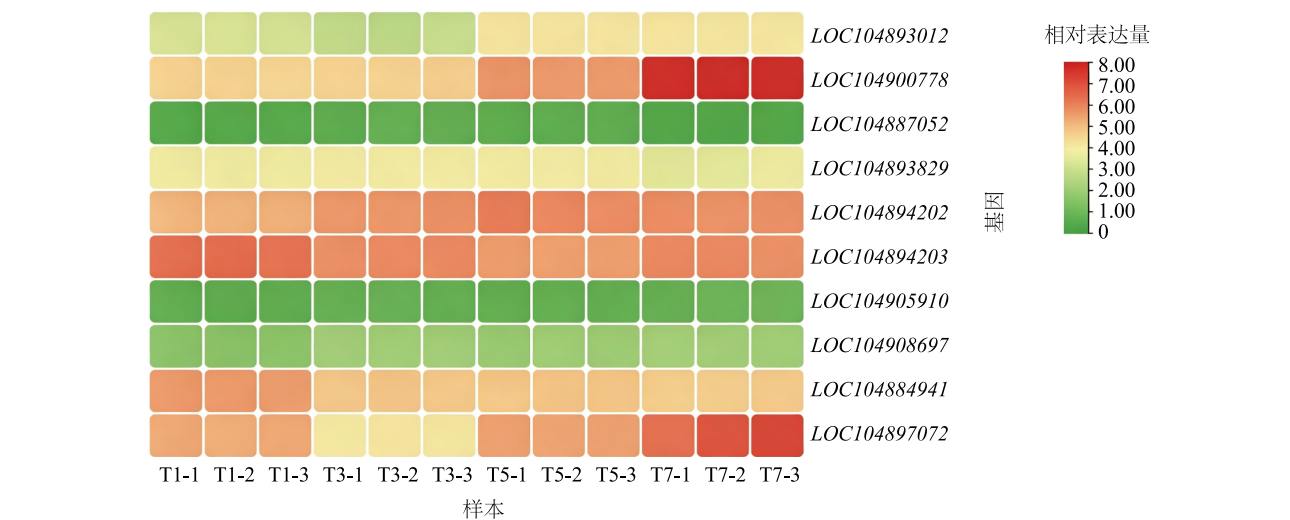
2.3.2 调控甜菜碱生物合成途径的转录因子分析

如图 5 所示,对 10 个关键基因的起始密码子上游 2 000 bp 启动子区的转录因子进行系统分析,其中 BBR-BPC 转录因子、Dof 转录因子、NAC 转录因子数量较多。

筛选 *FPKM* ≥ 5 的高表达基因,分别为 *LOC104900778*、*LOC104897072*、*LOC104893012*、*LOC104894202*、*LOC104894203*、*LOC104884941*。将这 6 个关键基因启动子区域与植物转录因子数据库 PlantTFDB 进行比对,以预测能够结合到这些基因启动子上的转录因子。并将这 6 个关键基因分别和编码转录因子的基因进行关联分析。如图 6 所示,与核心基因关联的 31 个转录因子编码基因可能调控植物对干旱胁迫的响应。

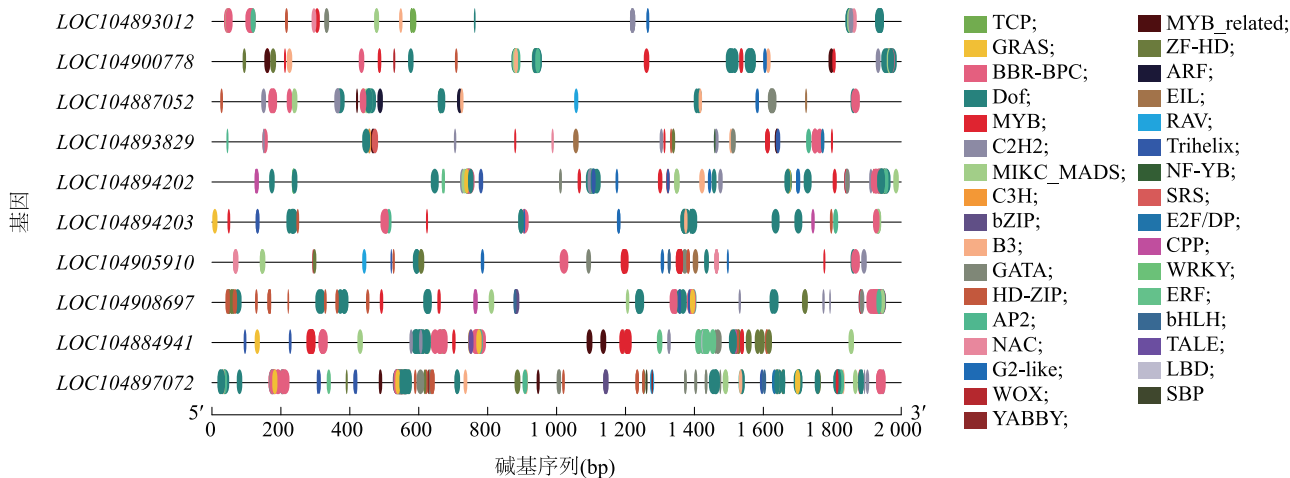
结合干旱胁迫下的转录组数据,对转录因子编码基因的表达量进行分析。如图 7 所示,随着干旱胁迫处理时间的延长,*LOC104888974*(编码 AP2 转录因子)、*LOC104883107*(编码 bZIP 转录因子)、*LOC104888829*(编码 DBB 转录因子)、*LOC104904254*(编码 DBB 转录因子)、*LOC104906222*(编码 Dof 转录因子)、*LOC104896121*(编码 ERF 转录因子)、*LOC104908699*(编码 G2-like 转录因子)、*LOC104896116*(编码 HD-ZIP 转录因子)、*LOC104905523*(编码 HD-ZIP 转录因子)、*LOC104895550*(编码 MYB 转录因子)、*LOC104901408*(编码 MYB 转录因子)、*LOC104891267*(编码 MYB-related 转录因子)和 *LOC104907290*(编码 NAC 转录因子)基因的表达量呈上升趋势,表明这些基因可能在干旱胁迫响应过程中发挥重要作用。

对 31 个转录因子编码基因进行 KEGG 通路富集分析,如图 8 所示这些基因主要富集于代谢,甘油磷脂代谢,甘氨酸,丝氨酸和苏氨酸代谢,氨基酸代谢,辅因子与维生素代谢,酪氨酸代谢,黄曲霉毒素生物合成,谷胱甘肽代谢,泛醌及其他萜类-醌生物合成,其他氨基酸代谢以及不饱和脂肪酸生物合成等通路中。



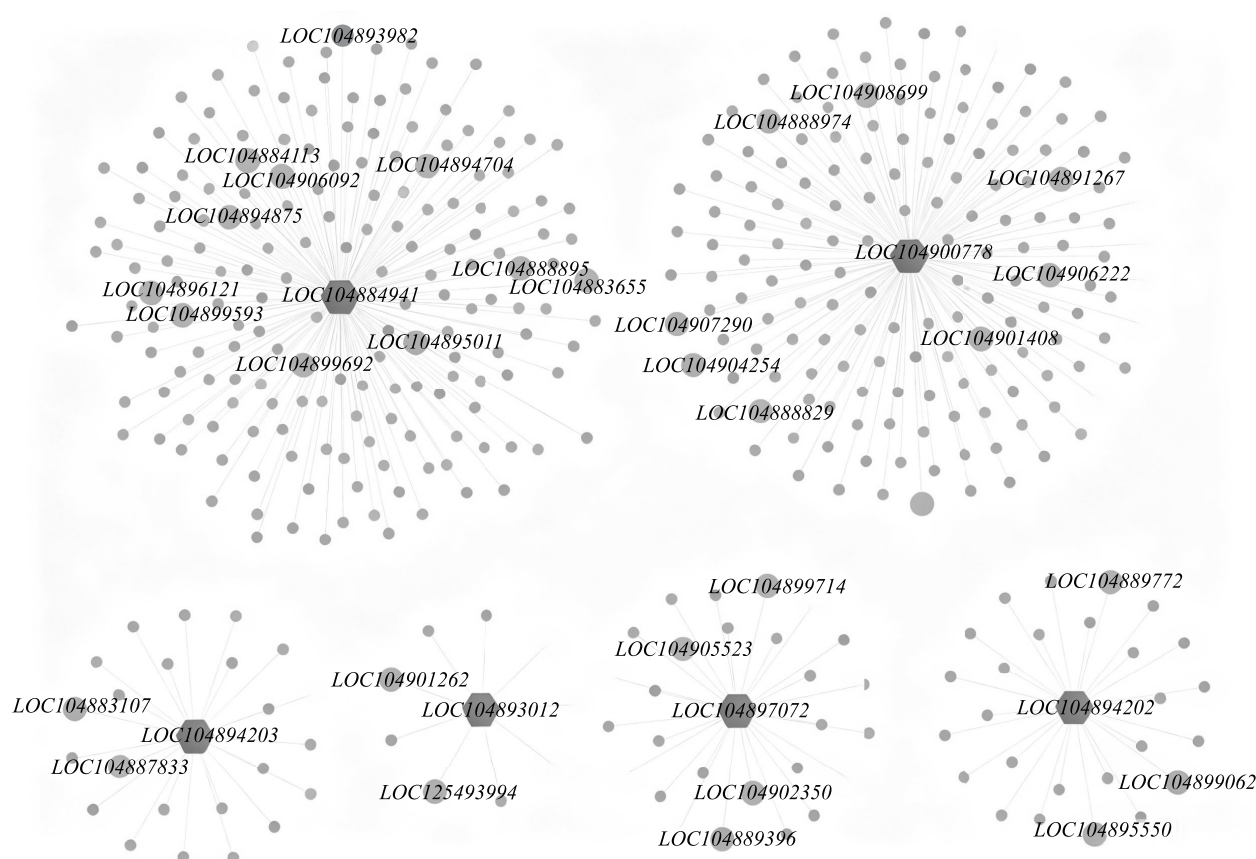
T1:干旱胁迫处理 1 d;T3:干旱胁迫处理 3 d;T5:干旱胁迫处理 5 d;T7:干旱胁迫处理 7 d。*LOC104893012*、*LOC104900778* 为编码磷脂酰乙醇胺 *N*-甲基转移酶 (*PEAMT*) 的基因; *LOC104887052*、*LOC104893829*、*LOC104894202*、*LOC104894203*、*LOC104905910*、*LOC104908697* 为编码甜菜碱醛脱氢酶 (*BADH*) 的基因; *LOC104884941*、*LOC104897072* 为编码胆碱单加氧酶 (*CMO*) 的基因。

图 4 参与甜菜碱生物合成途径的基因表达量
Fig.4 Expression levels of genes involved in betaine biosynthesis pathway



LOC104893012、*LOC104900778* 为编码磷脂酰乙醇胺 *N*-甲基转移酶 (*PEAMT*) 的基因; *LOC104887052*、*LOC104893829*、*LOC104894202*、*LOC104894203*、*LOC104905910*、*LOC104908697* 为编码甜菜碱醛脱氢酶 (*BADH*) 的基因; *LOC104884941*、*LOC104897072* 为编码胆碱单加氧酶 (*CMO*) 的基因。TCP:调控植物细胞增殖、器官形态建成;GRAS:参与赤霉素信号传导、根与分生组织发育;BBR-BPC:调控植物生长发育、开花与形态建成;Dof:参与碳氮代谢、种子发育、逆境响应;MYB:调控次生代谢、抗逆、花色素合成;C2H2:参与逆境胁迫、生长发育调控;MIKC_MADS:主要调控花器官发育、开花时间;C3H:参与 RNA 调控、逆境胁迫响应;bZIP:响应非生物胁迫、激素信号、光信号;B3:参与激素调控、种子发育、逆境应答;GATA:调控叶绿素合成、光响应、器官发育;HD-ZIP:调控器官极性、逆境响应;AP2:参与花器官发育、种子发育、胁迫响应;NAC:调控衰老、抗逆、次生壁合成;G2-like:参与叶绿体发育、光合作用调控;WOX:调控干细胞维持、根与芽分生组织发育;YABBY:决定器官极性、叶片与花器官形态建成;MYB_related:参与逆境与生长发育调控;ZF-HD:调控植物发育与胁迫应答;ARF:调控生长素响应因子,介导生长素信号通路;EIL:参与乙烯信号转导;RAV:响应乙烯、脱落酸,调控胁迫与发育;Trihelix:响应光信号与逆境胁迫;NF-YB:参与光合作用、逆境响应、开花调控;SRS:调控植物形态建成与器官发育;E2F/DP 调控细胞周期与细胞增殖;CPP:参与器官发育与细胞分裂调控;WRKY:主要调控生物胁迫、逆境响应;ERF:乙烯响应因子,介导乙烯信号,调控抗病、抗逆;bHLH:调控次生代谢、抗逆、光形态建成;TALE:调控分生组织发育、器官形态;LBD:调控侧根、叶、花序发育;SBP:调控开花、叶片发育、逆境响应。

图 5 参与甜菜碱生物合成途径的基因启动子上转录因子结合位点
Fig.5 Transcription factor binding sites in promoters of genes involved in betaine biosynthesis pathway



LOC104884941 为编码胆碱单加氧酶 (CMO) 的基因; LOC104900778、LOC104893012 为编码磷脂酰乙醇胺 *N*-甲基转移酶 (PEAMT) 的基因; LOC104894203、LOC104897072、LOC104894202 为编码甜菜碱醛脱氢酶 (BADH) 的基因。LOC104893982 为编码 bHLH 转录因子的基因; LOC104884113 为编码 ERF 转录因子的基因; LOC104906092 为编码 LBD 转录因子的基因; LOC104894875 为编码 WRKY 转录因子的基因; LOC104896121 为编码 ERF 转录因子的基因; LOC104899593 为编码 bHLH 转录因子的基因; LOC104899692 为编码 AP2 转录因子的基因; LOC104895011 为编码 B3 转录因子的基因; LOC104888895 为编码 DBB 转录因子的基因; LOC104883655 为编码 WRKY 转录因子的基因; LOC104894704 为编码 MYB 转录因子的基因; LOC104888974 为编码 AP2 转录因子的基因; LOC104908699 为编码 G2-like 转录因子的基因; LOC104891267 为编码 MYB_related 转录因子的基因; LOC104906222 为编码 Dof 转录因子的基因; LOC104901408 为编码 MYB 转录因子的基因; LOC104907290 为编码 NAC 转录因子的基因; LOC104904254 为编码 DBB 转录因子的基因; LOC104888829 为编码 DBB 转录因子的基因; LOC104896116 为编码 HD-ZIP 转录因子的基因; LOC104883107 为编码 bZIP 转录因子的基因; LOC104887833 为编码 bZIP 转录因子的基因; LOC104901262 为编码 LSD 转录因子的基因; LOC125493994 为编码 MYB_related 转录因子的基因; LOC104905523 为编码 HD-ZIP 转录因子的基因; LOC104899714 为编码 Trihelix 转录因子的基因; LOC104902350 为编码 C3H 转录因子的基因; LOC104889396 为编码 bZIP 转录因子的基因; LOC104889772 为编码 HSF 转录因子的基因; LOC104899062 为编码 C3H 转录因子的基因; LOC104895550 为编码 MYB 转录因子的基因。

图 6 参与甜菜碱生物合成途径的基因及编码转录因子的基因共表达网络图

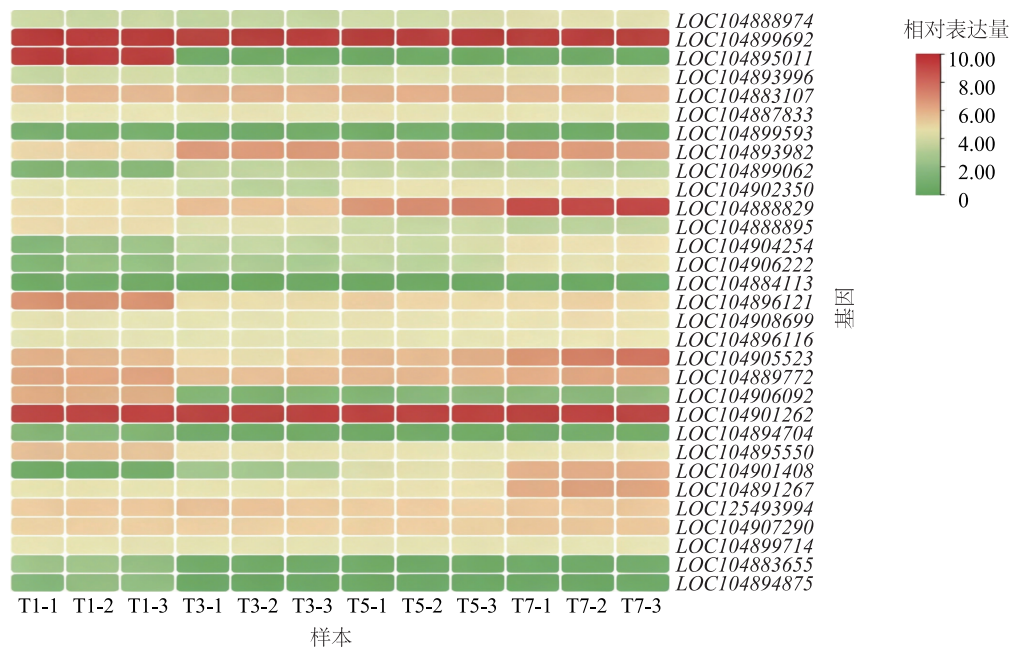
Fig.6 Co-expression network diagram of genes involved in betaine biosynthesis pathway and genes encoding transcription factors

3 讨论与结论

干旱胁迫会直接影响膜脂代谢,而细胞膜的稳定性又需要膜脂组分的维持^[12]。当甜菜遭遇干旱胁迫时,脂降解酶以及过氧化物酶的活性显著上升,膜脂快速降解,造成细胞损伤^[13-14]。本研究发现,在干旱胁迫条件下,差异表达基因显著富集于脂质

代谢相关通路(如甘油磷脂代谢)。表明甜菜通过调控膜脂合成相关基因的表达,维持膜系统的流动性与完整性,减少活性氧(ROS)的氧化损伤,从而减轻干旱胁迫造成的细胞伤害。

本研究筛选出响应干旱胁迫的关键酶基因,分别是磷脂酰乙醇胺 *N*-甲基转移酶 (PEAMT) 基因、胆碱单加氧酶 (CMO) 基因和甜菜碱醛脱氢酶 (BADH)



T1:干旱胁迫处理 1 d;T3:干旱胁迫处理 3 d;T5:干旱胁迫处理 5 d;T7:干旱胁迫处理 7 d。*LOC104888974*、*LOC104899692* 为编码 AP2 转录因子的基因;*LOC104895011* 为编码 B3 转录因子的基因;*LOC104893996*、*LOC104883107*、*LOC104887833* 为编码 bZIP 转录因子的基因;*LOC104899593*、*LOC104893982* 为编码 bHLH 转录因子的基因;*LOC104899062*、*LOC104902350* 为编码 C3H 转录因子的基因;*LOC104888829*、*LOC104888895* 为编码 DBB 转录因子的基因;*LOC104904254*、*LOC104906222* 为编码 Dof 转录因子的基因;*LOC104884113*、*LOC104896121* 为编码 ERF 转录因子的基因;*LOC104908699* 为编码 G2-like 转录因子的基因;*LOC104896116*、*LOC104905523* 为编码 HD-ZIP 转录因子的基因;*LOC104889772* 为编码 HSF 转录因子的基因;*LOC104906092* 为编码 LBD 转录因子的基因;*LOC104901262* 为编码 LSD 转录因子的基因;*LOC104894704*、*LOC104895550*、*LOC104901408*、*LOC104891267*、*LOC125493994* 为编码 MYB 转录因子的基因;*LOC104907290* 为编码 NAC 转录因子的基因;*LOC104899714* 为编码 Trihelix 转录因子的基因;*LOC104883655*、*LOC104894875* 为编码 WRKY 转录因子的基因。

图 7 调控甜菜碱生物合成途径的转录因子编码基因表达量

Fig.7 Expression levels of transcription factor-encoding genes regulating betaine biosynthesis pathway

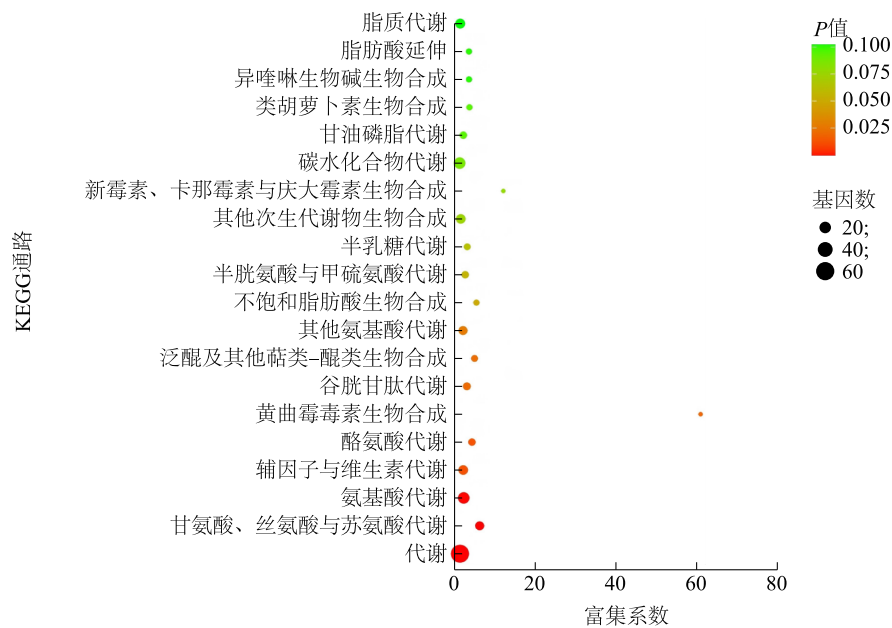


图 8 调控甜菜碱生物合成途径的转录因子编码基因的 KEGG 富集分析结果

Fig.8 KEGG enrichment analysis of transcription factor-encoding genes regulating betaine biosynthesis pathway

基因,这3个基因均为甘氨酸甜菜碱合成途径中的关键基因,其通过调节渗透调节物质甘氨酸甜菜碱合成增强植物对盐胁迫或干旱胁迫的耐受能力,本研究发现,随着干旱处理时间的延长,*LOC104900778*、*LOC104897072*、*LOC104893012*、*LOC104894202*、*LOC104894203*、*LOC104884941* 基因表达量出现显著变化,表明这些基因参与甜菜干旱胁迫的响应。

在本研究中,随着干旱胁迫处理时间的延长,*LOC104888974*(编码 AP2 转录因子)、*LOC104883107*(编码 bZIP 转录因子)、*LOC104888829*(编码 DBB 转录因子)、*LOC104904254*(编码 DBB 转录因子)、*LOC104906222*(编码 Dof 转录因子)、*LOC104896121*(编码 ERF 转录因子)、*LOC104908699*(编码 G2-like 转录因子)、*LOC104896116*(编码 HD-ZIP 转录因子)、*LOC104905523*(编码 HD-ZIP 转录因子)、*LOC104895550*(编码 MYB 转录因子)、*LOC104901408*(编码 MYB 转录因子)、*LOC104891267*(编码 MYB-related 转录因子)和 *LOC104907290*(编码 NAC 转录因子)基因的表达量呈上升趋势。bZIP、AP2、ERF、NAC、MYB 等多个转录因子家族参与干旱胁迫响应^[15-20]。Dof 蛋白作为激素响应基因的调节剂,介导赤霉素和植物生长激素的应答^[21]。NAC 作为植物特有的转录因子,参与调控植物的生长发育以及植物对逆境胁迫的响应等过程^[22]。

参考文献:

- [1] Chhikara N, Kushwaha K, Sharma P, et al. Bioactive compounds of beetroot and utilization in food processing industry: a critical review[J]. Food Chemistry, 2019, 272: 192-200.
- [2] 李梦杰,王志青,全涛. 甜菜根关键活性成分及其生物功能研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2022, 13(2): 343-350.
- [3] Lidder S, Webb A J. Vascular effects of dietary nitrate (as found in green leafy vegetables and beetroot) via the nitrate-nitrite-nitric oxide pathway[J]. British Journal of Clinical Pharmacology, 2013, 75(3): 677-696.
- [4] Guldiken B, Toydemir G, Nur Memis K, et al. Home-processed red beetroot (*Beta vulgaris* L.) products: changes in antioxidant properties and bioaccessibility[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2016, 17(6): 858.
- [5] Ninfali P, Angelino D. Nutritional and functional potential of *Beta vulgaris* cicla and rubra[J]. Fitoterapia, 2013, 89: 188-199.
- [6] Kathiravan T, Nadasabapathi S, Kumar R. Standardization of process condition in batch thermal pasteurization and its effect on antioxidant, pigment and microbial inactivation of Ready to Drink (Rtd) beetroot (*Beta vulgaris* L.) juice[J]. International Food Research Journal, 2014, 21(4): 1305-1312.
- [7] Clifford T, Howatson G, West D J, et al. The potential benefits of red beetroot supplementation in health and disease[J]. Nutrients, 2015, 7(4): 2801-2822.
- [8] 石杨,尹希龙,李王胜,等. PEG 模拟干旱胁迫对耐旱型与干旱敏感型甜菜种质形态指标的影响[J]. 中国农学通报, 2022, 38(29): 45-51.
- [9] 邹利茹,张福顺,刘乃新,等. 甜菜干旱胁迫响应研究进展[J]. 中国糖料, 2021, 43(1): 36-44.
- [10] 徐晓阳,李国龙,孙亚卿,等. 甜菜 NAC 转录因子鉴定及其在水分胁迫下的表达分析[J]. 植物生理学报, 2019, 55(4): 444-456.
- [11] Kim D, Langmead B, Salzberg S L. HISAT: a fast spliced aligner with low memory requirements[J]. Nature Methods, 2015, 12(4): 357-360.
- [12] 李小冬,王小利,王茜,等. 干旱胁迫下高羊茅叶片的代谢组学分析[J]. 中国草地学报, 2016, 38(5): 59-65.
- [13] Monteiro De Paula F, Pham Thi A T, Zuily-Fodil Y, et al. Effects of water stress on the biosynthesis and degradation of polyunsaturated lipid molecular species in leaves of *Vigna unguiculata* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 1993, 31(5): 707-715.
- [14] Matos A R, D'Arcy-Lameta A, França M, et al. A novel patatin-like gene stimulated by drought stress encodes a galactolipid acyl hydrolase[J]. Febs Letters, 2001, 491(3): 188-192.
- [15] 李慧楠,何芳练,邱祖杨,等. 干旱胁迫下芋叶片转录组分析(英文)[J]. 南方农业学报, 2025, 56(4): 1056-1069.
- [16] 徐兴源,李艳肖,朱梦洋,等. 蓖麻 *RcbZIP44* 基因克隆及表达特性[J]. 南方农业学报, 2024, 55(7): 2069-2079.
- [17] 赵双,尤伟忠,汪溢,等. 基于转录组分析枇杷响应干旱胁迫的分子机制[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(17): 27-34.
- [18] 郭慧慧,潘祥华,蒋元斌,等. 甘薯耐盐性研究进展[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(8): 23-31.
- [19] Saibo N J M, Lourenco T, Oliveira M M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses[J]. Annals of Botany, 2009, 103(4): 609-623.
- [20] Rakocvic M, Müller M, Matsunaga F T, et al. Daily heliotropic movements assist gas exchange and productive responses in DREB1A soybean plants under drought stress in the greenhouse[J]. The Plant Journal, 2018, 96(4): 801-814.
- [21] 李跃,李国瑞,黄凤兰,等. Dof 转录因子研究进展[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(7): 96-97.
- [22] Puranik S, Sahu P P, Srivastava P S, et al. NAC proteins: regulation and role in stress tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2012, 17(6): 369-381.

(责任编辑:成纾寒)