



龙眼FLOE基因家族鉴定、亚细胞定位及表达分析

张晨光, 张春渝, 赖钟雄*

(福建农林大学园艺植物生物工程研究所, 福建福州 350002)

摘要:【目的】对龙眼FLOE基因家族成员进行鉴定、亚细胞定位及表达分析,探究FLOE基因家族成员在龙眼体胚发生过程与胁迫响应中的作用机理,为龙眼抗逆分子育种提供理论依据。【方法】以拟南芥FLOE家族蛋白序列作为参考序列,从龙眼基因组中鉴定出DIFLOE基因家族成员,利用生物信息学方法对其进行序列特征分析,并采用实时荧光定量PCR检测DIFLOE基因家族在体胚发生早期不同阶段以及不同激素和非生物胁迫处理下的表达模式。【结果】共鉴定出3个DIFLOE基因家族成员,按照其在染色体上的位置分别命名为DIFLOE1、DIFLOE2和DIFLOE3;DIFLOE基因家族成员编码的氨基酸数量介于440~559,相对分子质量介于48.36~61.25 kD,理论等电点介于5.51~6.16,均为亲水性且不稳定的蛋白;DIFLOE2蛋白定位于液泡,DIFLOE1和DIFLOE3蛋白均定位于细胞核。系统发育分析结果显示,DIFLOE3基因与荔枝LITCHI022451.m1基因聚为一支,表明无患子科同源基因具有保守性。基因结构与蛋白结构及其线性分析结果显示,DIFLOE2基因含5个内含子,其余基因均含2个内含子,内含子长度存在物种间差异;绝大多数成员含有DUF1421结构域;DIFLOE2与DIFLOE3基因间存在共线性关系,2个基因分别位于不同的染色体,且 $Ka/Ks=0.261$,说明其在进化过程中受到纯化选择作用。启动子顺式作用元件与亚细胞定位分析结果显示,DIFLOE家族成员启动子均含有光响应、干旱胁迫响应等元件;DIFLOE1基因对高浓度PEG表现出强烈的正向响应,且该基因定位于细胞核中,与在线软件预测结果一致。实时荧光定量PCR检测结果显示,DIFLOE基因家族成员对不同激素和非生物胁迫处理均有响应,但表达模式存在差异。【结论】从龙眼基因组中鉴定出的3个FLOE基因家族成员存在功能分化,且具有明显的时空特异性,在龙眼逆境响应和激素调节中发挥重要作用,尤其是DIFLOE1基因对高浓度PEG表现出强烈的正向响应,推测其参与抗旱相关通路。

关键词:龙眼; FLOE基因家族; 逆境胁迫; 亚细胞定位; 表达分析

中图分类号:S667.203.4

文献标志码:A

文章编号:2095-1191(2026)06-1886-13

Identification, subcellular localization, and expression analysis of longan FLOE gene family

ZHANG Chen-guang, ZHANG Chun-yu, LAI Zhong-xiong*

(Institute of Horticultural Biotechnology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China)

Abstract:【Objective】This study aimed to perform identification, subcellular localization, and expression analysis of the longan FLOE gene family members, explore the mechanism underlying the FLOE gene family during longan somatic embryogenesis and stress response, providing theoretical reference for molecular breeding of stress-tolerant longan. 【Method】Using the *Arabidopsis thaliana* FLOE family protein sequences as reference sequences, DIFLOE gene family members were identified from longan genome. Bioinformatic methods were employed to analyze their sequence characteristics. Real-time fluorescence quantitative PCR was utilized to analyze different early stages of somatic embryogenesis and expression patterns under hormones and abiotic stresses of DIFLOE gene family. 【Result】Three DIFLOE gene family members were identified and named DIFLOE1, DIFLOE2, and DIFLOE3 according to their positions on chromosomes. The number of amino acids encoded by DIFLOE family members ranged from 440 to 559, with relative molecular mass ranged from 48.36 to 61.25 kD, and theoretical isoelectric points of 5.51-6.16, indicating that they were all hydrophilic

收稿日期:2025-10-15

基金项目:国家自然科学基金项目(31572088);福建农林大学科技创新基金项目(KFB24103)

通信作者:赖钟雄(1966-), <https://orcid.org/0000-0002-8523-621X>, 博士, 研究员, 博士生导师, 主要从事园艺植物的生物技术与遗传资源研究工作, E-mail: laizx01@163.com

第一作者:张晨光(1998-), <https://orcid.org/0009-0001-6599-5681>, 研究方向为果树生物技术与生物育种, E-mail: cgzhang2022@163.com

and unstable proteins. The DIFLOE2 protein located in the vacuole, while DIFLOE1 and DIFLOE3 proteins were located in nucleus. Phylogenetic analysis results showed that the *DIFLOE3* gene clustered with the LITCHI022451.m1 gene of *Litchi chinensis*, indicating that the homologous genes of Sapindaceae were conserved. According to results of gene and protein structure analysis as well as collinearity analysis, the *DIFLOE2* gene had five intron, and the rest genes contained two introns, with intron length showing difference between species; most members contained DUF1421 domain; a collinear relationship was found between *DIFLOE2* and *DIFLOE3* genes, with the two genes located on different chromosomes and the $Ka/Ks=0.261$, suggesting that they had been under purifying selection during evolution. Promoter cis-element analysis and subcellular localization results showed that the promoters of DIFLOE family members contained elements responsive to light and drought stress; the *DIFLOE1* gene had a strong positive response to high-concentration PEG and was located in nucleus, which was consistent with predictions from online software. Real-time fluorescence quantitative PCR detection results indicated that DIFLOE genes family members responded to different hormones and abiotic stress treatments, but their expression patterns varied. [Conclusion] The three FLOE gene family members identified from the longan genome exhibit functional differentiation and clear spatiotemporal specificity, showing important roles in stress response and hormone regulation for longan. The *DIFLOE1* gene shows a strong positive response to high-concentration PEG, thus, it is suggested to be involved in drought-responsive pathways.

Key words: longan; FLOE gene family; stress; subcellular localization; expression analysis

Foundation items: National Natural Science Foundation of China (31572088); Science and Technology Innovation Fund Project of Fujian Agriculture and Forestry University (KFB24103)

0 引言

【研究意义】龙眼(*Dimocarpus longan* Lour.)作为我国南方重要的特色果树,因其果实营养丰富且栽培历史悠久而具有极高的农业价值(张永福等, 2014;邓左奇等, 2019;何海艳等, 2022)。然而,其在干旱、高盐等逆境胁迫下的适应性机制尚未完全阐明(朱永静等, 2020;韩婕等, 2022;路保顺等, 2022;童宁等, 2023),限制了其抗逆品种的选育与高效栽培。已有研究表明,FLOE基因家族作为植物中的新型水势感受器,在气候变化条件下对抗旱作物的选育具有直接影响(Dorone et al., 2021)。因此,解析龙眼 FLOE 基因家族成员的组成、分类、结构特征、表达模式及功能,不仅可为阐明特色果树逆境适应机制提供分子依据,还能为龙眼抗逆遗传改良打下理论基础,对提升龙眼栽培适应性和可持续生产具有重要应用价值。【前人研究进展】近年来,植物基因家族功能解析逐渐成为分子生物学领域的研究热点。FLOE 基因家族因其在逆境响应中的潜在作用而受到广泛关注。目前,关于 FLOE 基因家族的研究仍处于起步阶段,仅 Dorone 等(2021)报道拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*AtFLOE1* 基因通过可逆的水合依赖性相分离特性感知水分胁迫,并调控种子萌发。具体来说,FLOE1 的相分离特性由 QPS 与 DS 2 个无序区域施加的相反力调节,能在弥散、液滴和固体凝胶状态间切换,进而调控种子萌发。关于植物逆境响应机制,大量研究聚焦于 MYB(Li et al., 2019;刘雅芝等, 2024)、NAC(Mao et al., 2022;钱超楠等, 2024;王晓菲等, 2024)、bZIP(吕艳贞等, 2024;胡漪文等, 2025;赵同等, 2025)和 WRKY(周恩强

等, 2024;朱立飞等, 2025;Chen et al., 2025)等经典转录因子家族。此外,植物激素与胁迫信号通路的交互作用也已被广泛报道(Dong et al., 2023;Abdulla et al., 2024;Liu et al., 2024;Liu et al., 2025),但 FLOE 基因是否介导此类信号通路的调控仍缺乏深入研究。龙眼在生产过程中频繁遭受季节性寒害(朱建华等, 2022)、干旱(王秀琪等, 2024)、高温(钟曼茜等, 2024)等非生物逆境的严重威胁,对产量和品质构成重大挑战。近年来,龙眼中已报道了多个抗逆相关基因。例如,龙眼 β -半乳糖苷酶基因 *DIBGAL9* 与 MADS-box 转录因子 *DIAGL61* 和 *DIAGL80* 可协同调控龙眼对热胁迫的耐受性(Chen et al., 2024), *DIAGL61* 和 *DIAGL80* 通过特异性结合并激活 *DIBGAL9* 基因启动子,显著增强 *DIBGAL9* 基因转录活性;*DIBGAL9* 基因过表达和 *DIAGL80* 均参与有效清除过量积累的活性氧(ROS),进而显著缓解高温胁迫诱导的细胞损伤。龙眼 *DIERF6* 基因过表达可促进吲哚-3-乙酸(IAA)生物合成并提高 ROS 清除能力,诱导产生大量快速生长的毛状根并显著提升龙眼耐热性;*DIGH3.5* 基因过表达则减少毛状根数量、缩短根长,同时破坏 ROS 和生长素平衡,削弱龙眼耐热性;*DIERF6* 基因能特异性结合 *DIGH3.5* 基因启动子上的 GCC-box 元件并抑制其表达,协同调控根系发育与热胁迫响应(Zhang et al., 2025)。【本研究切入点】目前已对模式植物拟南芥开展了 FLOE 基因家族成员鉴定及分析研究,而关于 FLOE 基因家族成员在龙眼体胚发生中的作用尚未见报道。【拟解决的关键问题】从拟南芥中获取所有 FLOE 家族蛋白的氨基酸序列作为参考,利用生物信息学方法确定龙眼 DIFLOE 基因家族成员,并对其蛋白理化

性质、系统发育、基因结构、保守基序、蛋白结构域、染色体定位、共线性、启动子顺式作用元件等进行预测分析。通过实时荧光定量PCR分析DIFLOE基因家族成员在体胚发生早期不同阶段、不同聚乙二醇(PEG)处理、不同激素处理和不同非生物胁迫处理下的表达模式,为龙眼抗逆分子育种及木本植物逆境适应机制研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及基因组数据来源

供试材料为红核子龙眼胚性愈伤组织(EC),由福建农林大学园艺植物生物工程研究所提供。参照赖钟雄等(1997)建立的培养方法,对胚性愈伤组织进行定向诱导分化,成功获得2种不同发育阶段的材料,包括不完全胚性紧实结构(ICpEC)和球形胚结构(GE)。

DIFLOE基因家族的氨基酸序列、编码区序列(CDS)及基因序列均从本课题组组装的三代龙眼基因组数据库(NCBI登录号:PRJNA792504)中获取。红毛丹(*Nephelium lappaceum*)、无患子(*Sapindus mukorossi*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、小麦(*Triticum aestivum*)、荔枝(*Litchi chinensis*)、杨树(*Populus*)、甜橙(*Citrus sinensis*)、水稻(*Oryza sativa*)的氨基酸序列和基因注释文件(GFF)从NCBI数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)、Phytozome数据库(<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>)、Ensembl数据库(<https://www.ensembl.org/index.html>)、TAIR数据库(<http://www.arabidopsis.org>)中获取。

1.2 试验方法

采用培养20 d、生长状态良好的龙眼EC为试验材料,进行植物激素和非生物胁迫处理。在激素处理试验中,配置含不同浓度2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-D,0、0.1、0.5和1.0 mg/L)、激动素(KT,0、0.5、1.0和2.0 mg/L)和茉莉酸甲酯(MeJA,0、10、50和100 $\mu\text{mol/L}$)的MS液体培养基(含20 g/L蔗糖),分别装入150 mL三角锥形瓶中,每瓶加入30 mL。经高压灭菌后,在无菌条件下每瓶接种约0.5 g松散均匀的EC材料,置于25 $^{\circ}\text{C}$ 、110 r/min的恒温摇床中黑暗培养24 h。所有处理均设3个生物学重复。在非生物胁迫试验中,分别设置盐胁迫(NaCl,150 mmol/L)、渗透胁迫(PEG-6000,10%)和外源脱落酸(ABA,10 $\mu\text{mol/L}$)处理,使用含20 g/L蔗糖的MS液体培养基,灭菌后加入相应胁迫物质,在无菌条件下每瓶接种约0.5 g松散均匀的胚性愈伤组织材料,培养0、4、8和12 h,每个时间点设3个生物学重复。处理结束

后,胚性愈伤组织材料立即用液氮速冻,保存于-80 $^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱备用。

1.3 龙眼DIFLOE基因家族鉴定及蛋白理化性质分析

以TAIR数据库中的拟南芥FLOE家族蛋白氨基酸序列为参考,与龙眼基因组数据进行BLASTp比对($E < 1 \times 10^{-10}$),获得DIFLOE基因家族成员。使用NCBI-CDD确定包含完整DUF1421结构域的DIFLOE蛋白,并根据其染色体分布特征进行系统命名。利用ExPasy在线工具(<http://web.expasy.org/protparam/>)计算氨基酸数量、相对分子质量、理论等电点等参数;利用WoLF PSORT(<https://wolfsort.hgc.jp/>)进行亚细胞定位预测。

1.4 龙眼DIFLOE基因家族系统发育分析

采用MEGA 11对拟南芥、水稻、甜橙、杨树、荔枝、小麦和龙眼的FLOE蛋白氨基酸序列进行多重比对分析。采用邻接法进行聚类分析并构建系统发育树,设置Bootstrap重复抽样1000次以确保拓扑结构的可靠性。通过iTOL在线平台对系统发育树进行可视化。

1.5 龙眼DIFLOE基因家族成员的保守基序、基因结构与蛋白结构域分析

基于龙眼基因组GFF文件,采用TBtools分析DIFLOE家族蛋白氨基酸序列。利用MEME在线分析工具(<http://meme-suite.org/tools/meme>)识别保守基序,在识别过程中,基序总量设定为10,其余参数均采用系统默认值。利用Pfam蛋白质数据库(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/entry/pfam/#table>)在线平台鉴定DIFLOE家族蛋白结构域,利用TBtools整合上述分析结果并进行可视化。

1.6 龙眼DIFLOE基因家族成员染色体定位及共线性分析

基于龙眼基因组的GFF文件,使用TBtools对DIFLOE基因家族成员进行串联重复事件及共线性分析。根据龙眼第三代高通量基因组测序结果进行染色体定位,利用TBtools的Show Gene On Chromosome功能绘制染色体定位图;利用TBtools的Simple Ka/Ks功能计算同义突变率(K_s)、非同义突变率(K_a)及其比值(K_a/K_s)。

1.7 龙眼DIFLOE基因家族成员启动子顺式作用元件分析

提取DIFLOE基因家族成员转录起始位点上游2 kb序列作为启动子区域,通过PlantCARE数据库(<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>)鉴定顺式作用元件。采用RStudio对预测获

得的调控元件进行统计分析与可视化。

1.8 转录组数据分析

利用本课题组构建的龙眼转录组数据库 (Munir, 2022), 提取 DIFLOE 基因家族成员在 PEG 处理下的 FPKM 值进行数据统计及表达趋势分析。利用 TBtools 绘制热图, 对数据进行 log₂ 转换, 并将 FPKM 值原始数据标注于方框内。

1.9 实时荧光定量PCR检测

采用北京全式金生物技术股份有限公司的 TransZol Up 试剂盒提取龙眼各样本的总 RNA; 采用 Revertaid Master Mix 反转录酶 (美国 ThermoFisher Scientific 公司) 将提取的总 RNA 反转录合成 cDNA。利用 Primer 6.0 与 DNAMAN 设计特异性引物 (表 1), 委托厦门擎科生物技术有限公司进行合成。采用 Roche LightCycler 96 实时荧光定量 PCR 系统, 按照 Hieff® qPCR SYBR® Green Master Mix 试剂盒 (上海翊圣生物科技有限公司) 说明进行实时荧光定量 PCR 检测。以 *UBQ* 为内参基因, 采用 2^{-ΔΔC_t} 法计算目的基因相对表达量。每处理设 3 个生物学重复。

1.10 龙眼DIFLOE1基因家族成员亚细胞定位分析

在模拟干旱胁迫的转录组数据中, 选取对于干旱胁迫具有明显响应的 *DIFLOE1* 基因构建 *Pcambia1302-DIFLOE1-GFP* 亚细胞定位载体, 并进一步进行功能分析。使用 Primer 6.0 和 DNAMAN 设计特异性引物 (表 1), PCR 扩增获得目的片段。采用高效限制性内切酶 *Nco* I 和 *Spe* I, 对含有特定酶切位点的 *Pcambia1302* 质粒载体进行双酶切。采用 2× Hieff Clone Enzyme Premix 无缝克隆试剂盒, 对目标基因与 *Pcambia1302* 空载体进行重组。采用冻融技术转化大肠杆菌感受态细胞。随后提取 *Pcambia1302-DIFLOE1-GFP* 质粒进行电泳验证, 送至福

州尚亚生物技术有限公司进行测序。将序列验证正确的载体转入 EHA105 菌株中再次进行验证。

采用一次性无菌注射器抽取农杆菌液, 对红皮洋葱 (*Allium cepa*) 内表皮进行注射, 用保鲜膜进行封装, 将其置于 28 °C 恒温气候箱内遮光培养 2 d。培养结束后, 从侵染区域剥离洋葱内表皮, 进行制片及绿色荧光蛋白 (GFP) 荧光检测分析。

1.11 统计分析

采用 SPSS 26.0 进行差异显著性分析, 使用 GraphPad Prism 9.5.1 制图。

2 结果与分析

2.1 龙眼DIFLOE基因家族成员鉴定及蛋白理化性质分析结果

以拟南芥 FLOE 家族蛋白氨基酸序列为参考, 在龙眼三代基因组中共鉴定出 3 个 DIFLOE 基因家族成员, 按照其在染色体上的位置分别命名为 *DIFLOE1*、*DIFLOE2* 和 *DIFLOE3*。如表 2 所示, DIFLOE 基因家族成员编码的氨基酸数量介于 440~559, 相对分子质量介于 48.36~61.25 kD, 理论等电点介于 5.51~6.16, 不稳定系数均 >40, 为亲水性蛋白。亚细胞定位预测结果显示, *DIFLOE1* 和 *DIFLOE3* 蛋白均定位于细胞核, *DIFLOE2* 蛋白定位于液泡。

2.2 龙眼DIFLOE基因家族成员系统发育分析结果

为进一步了解龙眼 DIFLOE 基因家族成员的生物学功能及亲缘关系, 采用 MAGA 11 对 7 个物种的 FLOE 基因家族蛋白序列进行多重比对, 并采用邻接法构建系统发育树。如图 1 所示, 该系统主要分为 6 个分支。其中, 甜橙的 3 个同源基因 (*orange1.1g009789m*、*orange1.1g009964m* 和 *orange1.1g014645m*) 形成高度保守的聚类; 龙眼 *DIFLOE1* 基因与荔枝同源基因

表 1 实时荧光定量PCR引物序列

Table 1 Primer sequences for real-time fluorescence quantitative PCR

引物名称 Primer	引物序列 Primer sequence	用途 Application
DIFLOE1-F	5'-TCCTCAGCAAGCACCACTCAG-3'	实时荧光定量 PCR
DIFLOE1-R	5'-TCCTTCCTCCTTCACCATCATACATCA-3'	
DIFLOE2-F	5'-CTGCTAAGCGATGGATGTCTGA-3'	
DIFLOE2-R	5'-AGAGTTCTCAAGGTTGCGGGTT-3'	
DIFLOE2-F	5'-AGCACCGTATCAACCTTATCAACCA-3'	
DIFLOE2-R	5'-AACTTCTTACGCTGATGGCTCAA-3'	
UBQ-F	5'-GCCGACTACAACATCCAGAAG-3'	测序
UBQ-R	5'-GCTTGGTGTAGGTCTTCTTCTT-3'	
DIFLOE1-1302-F	5'-acgggggactcttgacctggATGGCTTCTGGATCGTCTGGT-3'	
DIFLOE1-1302-R	5'-aagttctctctttactagtCCCTGACCATCCTCTCTGCG-3'	

引物序列中小写字母为载体序列
Lowercase letters in primer sequences were vector sequences

LITCHI021050. m1、LITCHI021050. m2、LITCHI021050.m3 和 LITCHI021050.m4 聚于同一分支, *DIFLOE3* 基因与荔枝 LITCHI022451.m1 基因聚为一支; 杨树的 3 个同源基因(Potri.012G083200.1.v4.1、Potri.T125008.1.v4.1 和 Potri.T125008.2.v4.1) 聚为一支; 小麦的 3 个同源基因(TraesCS3B02G108100.1、TraesCS3A02G092900.1 和 TraesCS3D02G093200.1) 聚为一支。

2.3 龙眼 DIFLOE 基因家族成员的保守基序、基因结构与蛋白结构域分析结果

为系统比较龙眼、拟南芥和小麦 FLOE 基因家

族成员的结构与功能特征,对基因家族成员的保守基序、基因结构和蛋白结构域进行可视化。保守基序预测结果(图 2-A)显示,多数成员含有 Motif1~Motif4 及 Motif6 和 Motif10,说明这 6 个基序在龙眼 DIFLOE 家族中较为保守。此外,仅 *DIFLOE3* 基因不含 Motif4; *DIFLOE2*、*DIFLOE3*、*AtFLOE2* 和 *AtFLOE3* 基因不含 Motif10; *DIFLOE1* 和 *AtFLOE1* 基因进化距离较近,且含有相同种类的保守基序。对外显子和内含子的分布模式进行分析(图 2-B)发现,龙眼、拟南芥和小麦中的 FLOE 基因家族成员依据内含子数量差异可被划分为 2 个类别。除 *DIFLOE2* 基因含

表 2 龙眼 DIFLOE 基因家族成员基本理化性质
Table 2 Basic physicochemical properties of longan DIFLOE gene family members

基因 Gene	基因 ID Gene ID	基因位置 Gene location	氨基酸数量 Protein length	理论等电点 Theoretical isoelectric point	相对分子质量 (kD) Relative molecular mass	不稳定系数 Instability coefficient	平均亲/疏水性系数 Average hydrophilicity/hydrophobicity coefficient	亚细胞定位 Subcellular localization
<i>DIFLOE1</i>	Dlo027311	Chr13:4376048:4379786;+	549	6.16	59.96	74.50	-0.876	细胞核
<i>DIFLOE2</i>	Dlo027737	Chr13:7788807:7792197;-	440	5.51	48.36	52.05	-0.581	液泡
<i>DIFLOE3</i>	Dlo032007	Chr15:16404992:16408901;-	559	5.51	61.25	78.04	-0.769	细胞核

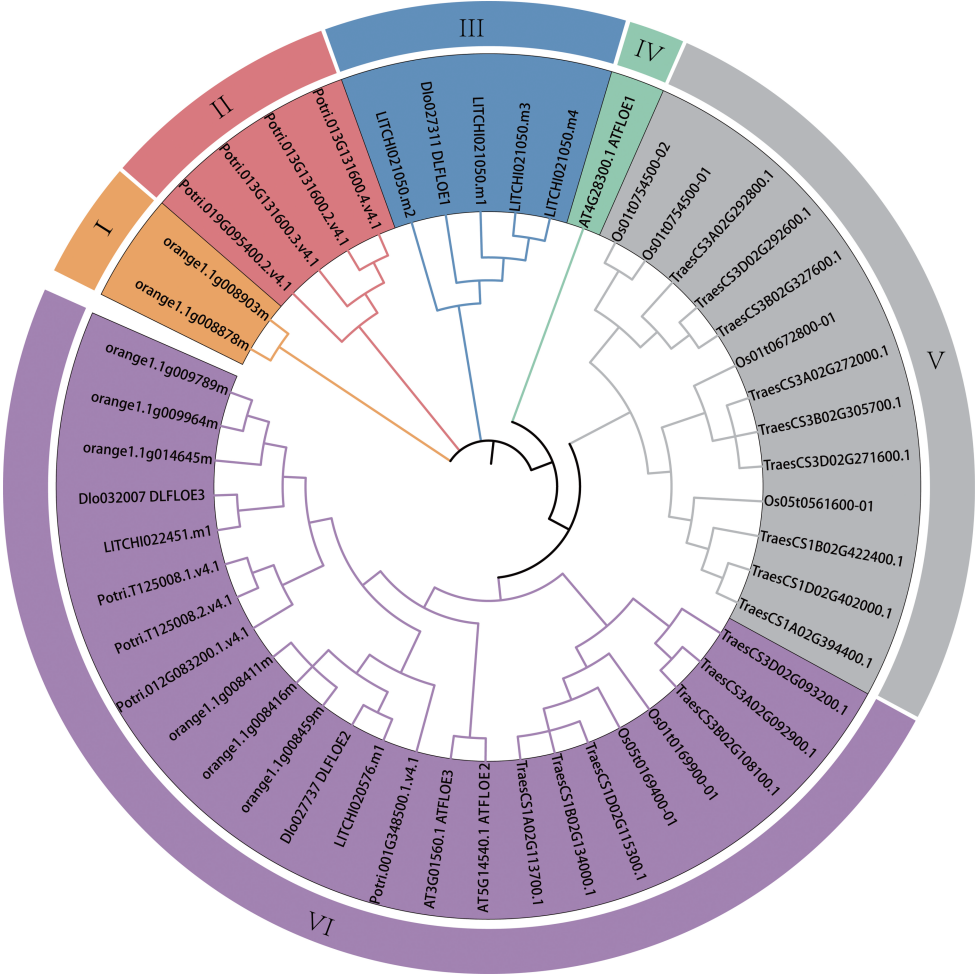


图 1 基于拟南芥、小麦、荔枝、杨树、甜橙、水稻和龙眼 FLOE 基因家族蛋白序列构建的系统发育树
Fig. 1 Phylogenetic tree based on FLOE gene family protein sequences of *Arabidopsis thaliana*, *Triticum aestivum*, *Litchi chinensis*, *Populus*, *Citrus sinensis*, *Oryza sativa*, and longan

5个内含子外,其余基因均含2个内含子,且内含子长度存在物种间差异,如小麦 *TraesCS1A02G39440.0.1* 基因的内含子长度明显长于拟南芥 *AtFLOE1* 基因。蛋白结构预测结果(图 2-C)显示,绝大多数成员含有 DUF1421 结构域,说明该结构域在龙眼 DIFLOE 基因家族中具有重要功能。

2.4 龙眼 DIFLOE 基因家族成员染色体定位及共线性分析结果

利用 TBtools 对 3 个 DIFLOE 基因家族成员进行染色体定位及共线性分析,结果(图 3)显示,DIFLOE 基因家族成员分布于 2 条不同的染色体上,其中 *DIFLOE1* 和 *DIFLOE2* 基因位于染色体 Chr13 上,

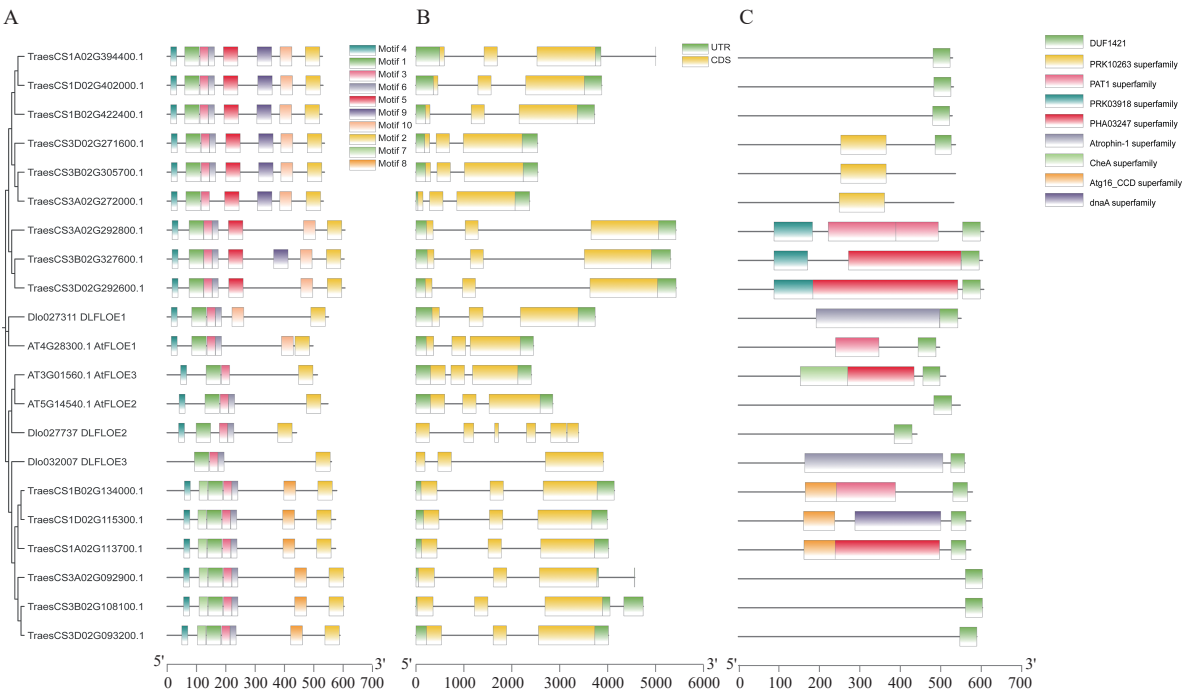


图2 龙眼、拟南芥和小麦FLOE基因家族成员的保守基序(A)、基因结构(B)与蛋白结构域(C)预测
Fig. 2 Prediction of conserved motif (A), gene structure (B), and protein domain (C) of FLOE gene family members in longan, *Arabidopsis thaliana*, and *Triticum aestivum*

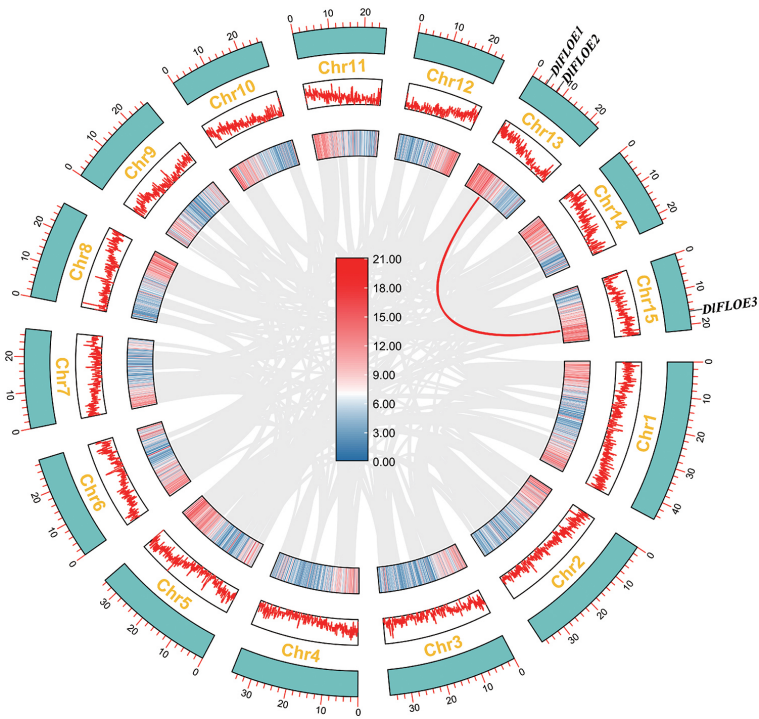


图3 龙眼 DIFLOE 基因家族成员染色体定位
Fig. 3 Chromosomal localization of longan DIFLOE gene family members

DIFLOE3 基因位于染色体 Chr15 上。*DIFLOE2* 与 *DIFLOE3* 基因间存在共线性关系,且 2 个基因分别位于不同的染色体,说明这可能是由染色体片段复制引起的基因复制事件。对 *DIFLOE2* 和 *DIFLOE3* 基因在进化过程中的选择压力进行分析,结果发现 $Ka/Ks=0.261$,说明 *DIFLOE2* 和 *DIFLOE3* 基因在进化过程中受到纯化选择作用。

为进一步探究红核子龙眼与模式植物拟南芥及其他无患子科物种间 FLOE 基因家族成员的进化关系,分析 DIFLOE 基因家族成员与拟南芥、鸡蛋本龙眼、荔枝、红毛丹和无患子间的共线性关系,结果(图 4)显示,红核子龙眼 DIFLOE 基因家族成员与其他物种的 FLOE 基因家族成员均存在共线性关系,且与红毛丹等近缘物种间存在广泛同源基因对。

2.5 龙眼 DIFLOE 基因家族成员启动子顺式作用元件分析结果

通过 PlantCARE 分析 *DIFLOE1*、*DIFLOE2* 和

DIFLOE3 基因启动子顺式作用元件,结果(图 5)显示,鉴定出的元件分为 3 类,分别为非生物和生物胁迫响应、植物激素响应及植物生长发育。DIFLOE 基因家族成员启动子均含有光响应元件(如 G-box、GATA-motif 和 I-box),表明其可能在光信号调控中具有重要功能。在激素响应方面,脱落酸响应元件(ABRE)与乙烯响应元件(ERE)所占比例较高。此外,启动子区域包含多种响应胁迫的元件,如干旱胁迫相关的 MBS 元件、低温胁迫相关的 LTR 元件及机械损伤胁迫相关的 WUN-motif 元件,表明 DIFLOE 基因家族成员的表达受到复杂机制调控。

2.6 龙眼 DIFLOE 基因家族成员在体胚发生早期的表达分析结果

通过实时荧光定量 PCR 分析 3 个基因在体胚发生早期的表达水平,结果(图 6)显示,DIFLOE 基因家族成员在体胚发生早期呈现两类表达特征:*DIFLOE1* 基因的相对表达量在 EC 阶段达峰值,随

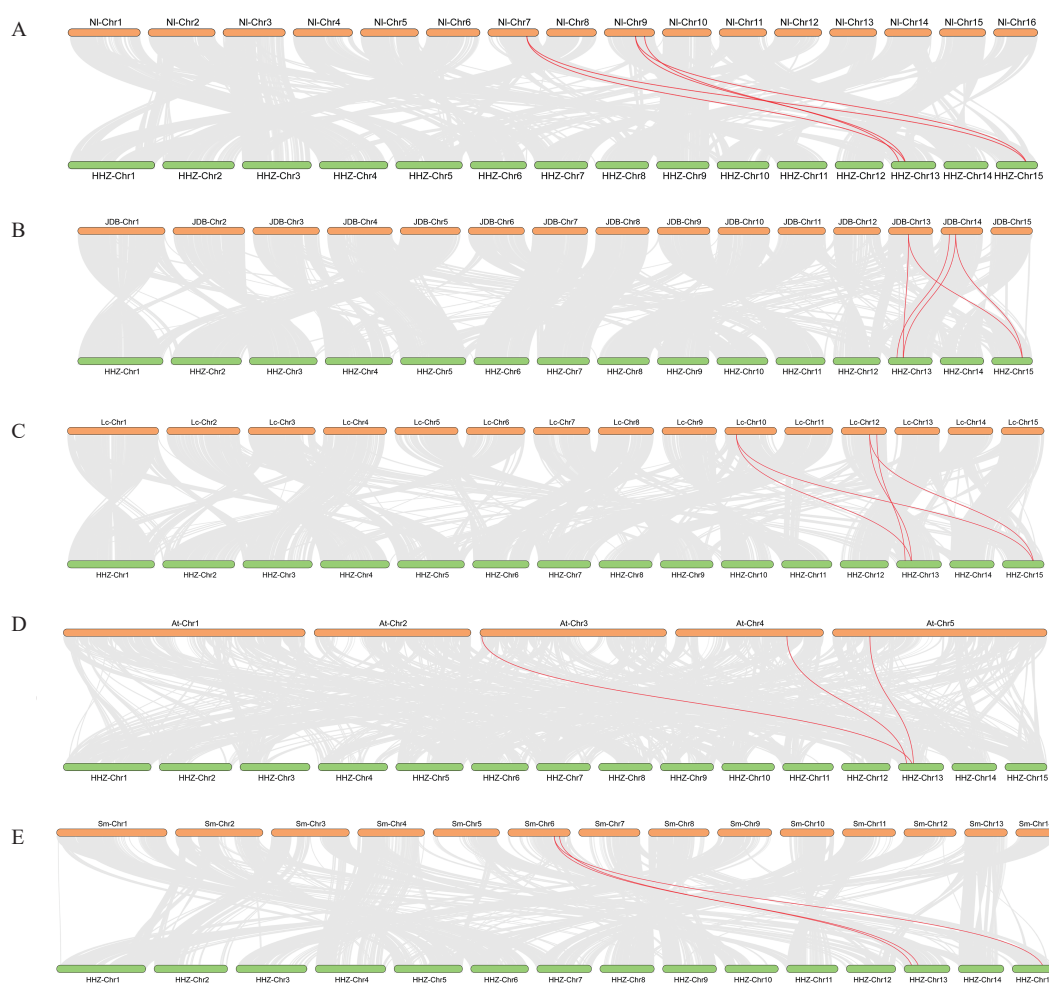


图 4 红核子龙眼与其他无患子科物种间的共线性分析

Fig. 4 Collinearity analysis between longan Honghezi and other Sapindaceae species

A: 红毛丹; B: 鸡蛋本龙眼; C: 荔枝; D: 拟南芥; E: 无患子

A: *Nephelium lappaceum*; B: *Longan Jidanben*; C: *Litchi chinensis*; D: *Arabidopsis thaliana*; E: *Sapindus saponaria*

着发育进程的推进,其相对表达量持续降低,至GE阶段达最低值;*DIFLOE2*与*DIFLOE3*基因则表现为典型的“Λ”型表达特征,二者均在ICpEC阶段达峰值,至GE阶段达最低值。3个基因在体胚发生早期的时空特异性表达模式提示DIFLOE基因家族成员可能参与调控体胚发生过程中的不同发育事件。

2.7 龙眼 DIFLOE 基因家族成员在不同浓度 PEG 处理下的表达分析结果

基于(Munir, 2022)的转录组测序数据,发现在PEG模拟的干旱胁迫条件下(图7),DIFLOE基因家族成员呈现差异表达。*DIFLOE1*和*DIFLOE2*基因的相对表达量随PEG浓度增加呈先下降后上升的变化趋势,其中*DIFLOE1*基因在7.5%PEG处理时相对表达量明显上升,而*DIFLOE2*基因的变化相对平缓。*DIFLOE3*基因的相对表达量随PEG浓度增加持续下降。以上结果表明,DIFLOE基因响应PEG模拟的干旱胁迫,尤其是*DIFLOE1*基因对高浓度PEG表现出强烈的正向响应,推测其可能参与抗旱相关通路。

2.8 龙眼 DIFLOE 基因家族成员在 2,4-D、KT 和 MeJA 处理下的表达分析结果

采用不同浓度的2,4-D、KT与MeJA处理龙眼胚性愈伤组织,利用实时荧光定量PCR检测DIFLOE基因家族成员的表达情况。结果(图8)显示,2,4-D处理下,*DIFLOE1*基因的相对表达量在浓度为0.1 mg/L时与0 mg/L无显著差异,在浓度为0.5 mg/L时相对表达量显著上调,*DIFLOE2*和*DIFLOE3*基因的相对表达量在浓度为0.5和1 mg/L时显著提高($P<0.05$,下同);浓度为0.1 mg/L时,DIFLOE基因家族成员的相对表达量变化较小,说明可能需要一定浓度的2,4-D才能有效诱导其表达。KT处理下,*DIFLOE1*和*DIFLOE3*基因的相对表达量在浓度为0.5 mg/L时受到明显抑制,但在高浓度下有所回升,*DIFLOE2*基因的相对表达量则呈先下降后上升的变化趋势。MeJA处理下,*DIFLOE1*基因的相对表达量随浓度增加呈持续上升趋势,*DIFLOE2*基因的相对表达量在浓度为10 $\mu\text{mol/L}$ 时最高,此后随浓度增加有所下降,*DIFLOE3*基因的相对表达量在50 $\mu\text{mol/L}$ 时略有下降,在浓度为100 $\mu\text{mol/L}$ 时显著提高,表明该基因

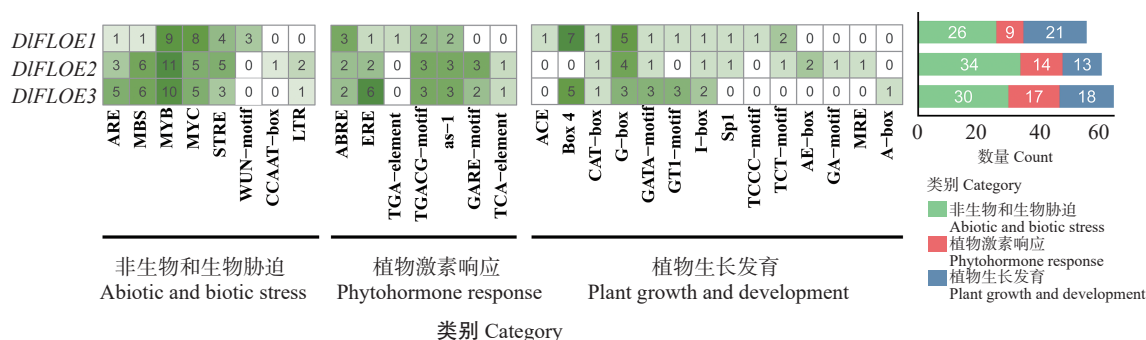


图5 龙眼DIFLOE基因家族成员启动子顺式作用元件分布

Fig. 5 Distribution of cis-acting elements in promoters of longan DIFLOE gene family members

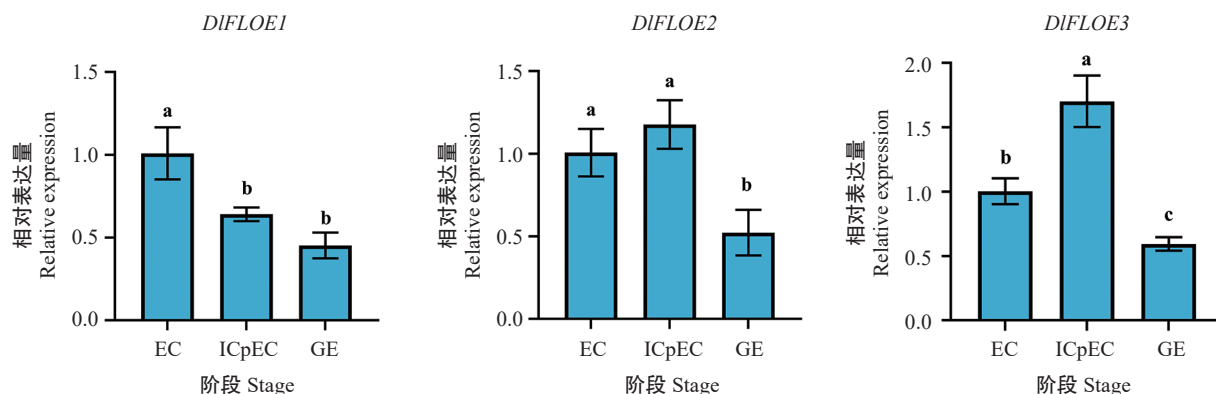


图6 龙眼DIFLOE基因家族成员在体胚发生早期的相对表达量

Fig. 6 Relative expression of longan DIFLOE gene family members during early somatic embryogenesis

图柱上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。图8和图9同

Different lowercase letters on the bar indicated significant difference ($P<0.05$). The same was applied in Fig. 8 and Fig. 9

可能在特定浓度下被有效诱导。综上所述,DIFLOE 基因家族成员在 2,4-D、KT 和 MeJA 处理下表现出多样化的响应模式,这可能与其在植物生长发育、激素信号转导及环境适应中的功能密切相关。

2.9 龙眼 DIFLOE 基因家族成员在 ABA、NaCl 和 PEG 处理下的表达分析结果

为探究 DIFLOE 基因家族成员在不同逆境处理下的表达模式,采用 10 $\mu\text{mol/L}$ ABA、150 mmol/L NaCl 和 10% PEG-6000 处理龙眼胚性愈伤组织 12 h,并采用实时荧光定量 PCR 测定 DIFLOE 基因家族成员的相对表达量。结果(图 9)显示,10 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理下,*DIFLOE3* 基因的相对表达量在 0~4 h 维持较低水平,在 8 h 达峰值,12 h 回落;*DIFLOE1* 和 *DIFLOE2* 基因的相对表达量均在 8 h 达峰值。150 mmol/L NaCl 处理下,*DIFLOE3* 基因的相对表达量

在 0~4 h 迅速上升,随后逐渐下降;*DIFLOE1* 和 *DIFLOE2* 基因的相对表达量在 4 h 达峰值。10% PEG-6000 处理下,*DIFLOE2* 和 *DIFLOE3* 基因的相对表达量均随时间延长呈上升趋势,且在 12 h 时显著高于其他时间点。综上所述,DIFLOE 基因家族成

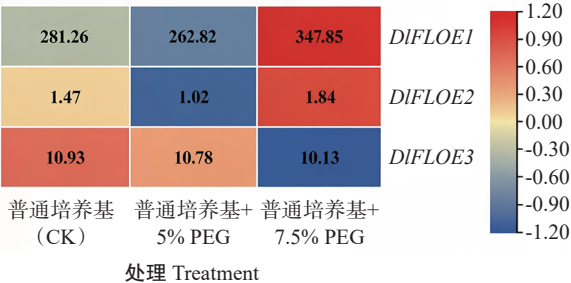


图 7 龙眼 DIFLOE 基因家族成员在不同浓度 PEG 处理下的相对表达量

Fig. 7 Relative expression of longan DIFLOE gene family members under different treatments of PEG concentrations

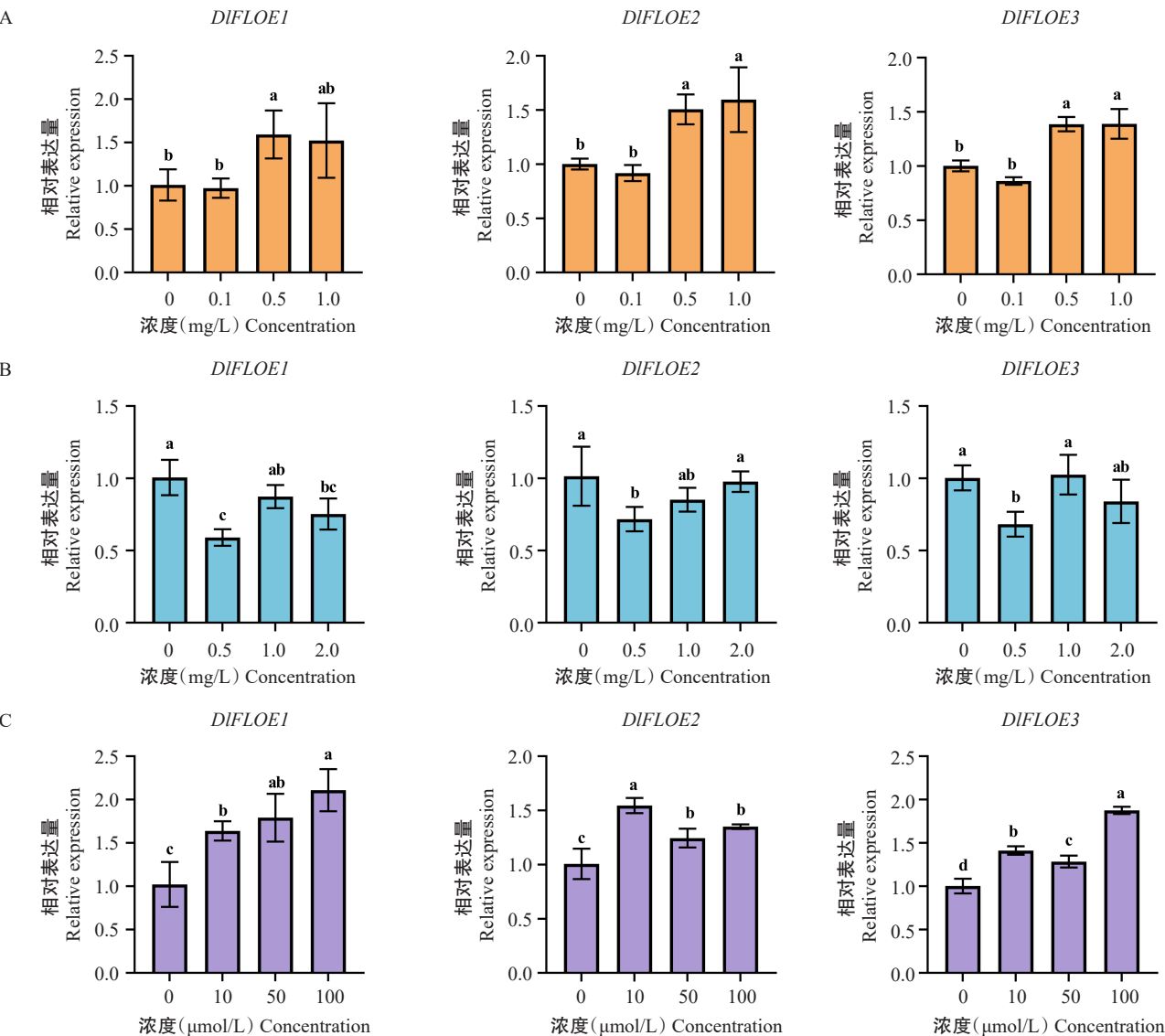


图 8 龙眼 DIFLOE 基因家族成员在 2,4-D(A)、KT(B)和 MeJA(C)处理下的相对表达量

Fig. 8 Relative expression of longan DIFLOE gene family members under treatments of 2,4-D (A), KT (B), and MeJA (C)

员的表达模式表现为胁迫类型特异性及时间梯度依赖性。

2.10 龙眼 *DIFLOE1* 基因亚细胞定位分析结果

利用农杆菌介导的瞬时表达体系,以 *Pcambia1302-DIFLOE1-GFP* 为载体,在洋葱内表皮细胞进行 *DIFLOE1* 基因亚细胞定位,黑暗培养 48 h 后进行观察。结果(图 10)显示,*Pcambia 1302* 空载体在细胞核和细胞膜均可观察到绿色荧光信号,而 *Pcambia1302-DIFLOE1-GFP* 融合蛋白的荧光信号仅见于细胞核,说明 *DIFLOE1* 基因定位于细胞核中,与在线软件预测结果一致。

3 讨论

本研究探讨了龙眼 *DIFLOE* 基因家族成员的进化特征与功能分化机制,鉴定出 3 个 *DIFLOE* 基因家

族成员,少于小麦(15 个)和甜橙(8 个),表明该基因家族在无患子科中未经历明显的基因扩张事件。系统发育分析与跨物种共线性分析结果显示,*DIFLOE1* 基因与荔枝同源基因 *LITCHI021050.m1*、*LITCHI021050.m2*、*LITCHI021050.m3* 和 *LITCHI021050.m4* 聚为一支,为 *DIFLOE3* 基因与荔枝同源基因 *LITCHI022451.m1* 聚为一支,且与红毛丹等近缘物种间存在广泛同源基因对,佐证了无患子科 *FLOE* 家族起源于共同祖先基因的观点。值得注意的是,*DIFLOE2* 与 *DIFLOE3* 基因虽位于不同染色体,但共线性分析表明二者可能是由染色体片段复制事件产生,且受纯化选择作用,暗示其在进化过程中可能通过新功能适应环境压力。此外,*DIFLOE* 家族普遍含有 Motif1~Motif4、Motif 6、Motif 10 与 DUF1421 结构域,表明核心功能

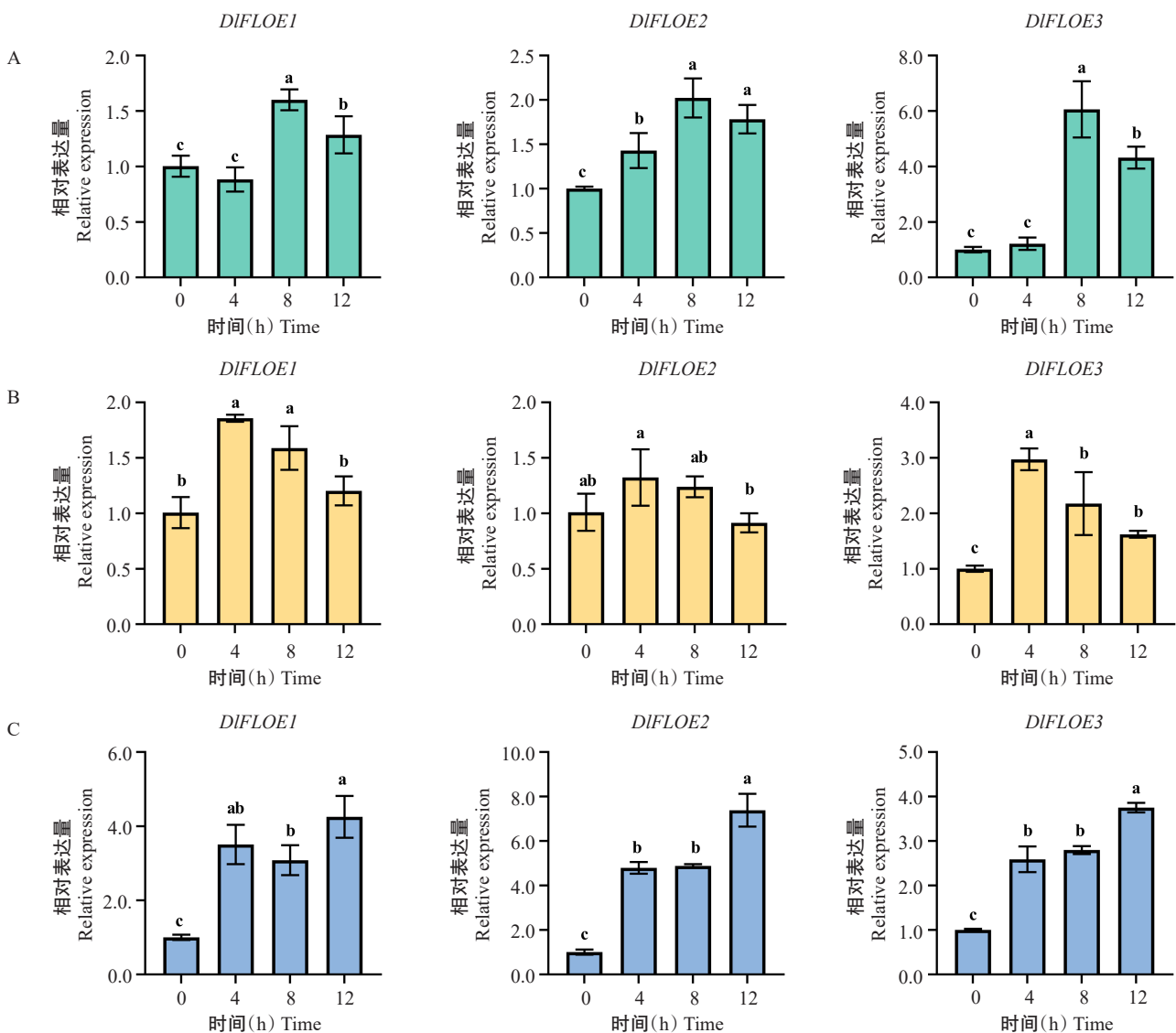


图9 龙眼 *DIFLOE* 基因家族成员在 ABA(A)、NaCl(B)和 PEG(C)处理下的相对表达量

Fig. 9 Relative expression of longan *DIFLOE* gene family members under treatments of ABA (A), NaCl (B), and PEG (C)

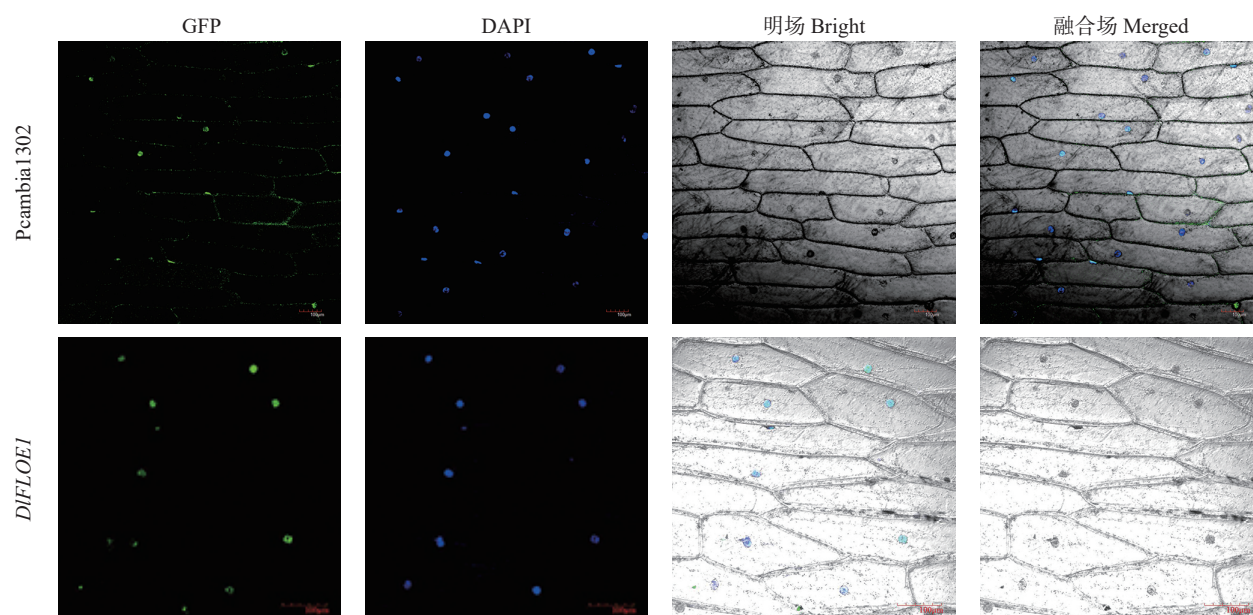


图10 龙眼 *DIFLOE1* 基因的亚细胞定位
Fig. 10 Subcellular localization of longan *DIFLOE1* gene

域在物种间高度保守。这一发现与拟南芥 *FLOE1* 通过相分离感知水分胁迫的机制相呼应(Dorone et al., 2021), 提示 *DIFLOE* 基因家族可能保留类似的环境响应功能。

为阐明 *DIFLOE* 基因家族的功能多样性, 本研究进一步分析了启动子顺式作用元件、基因结构、亚细胞定位、胁迫响应动态及进化关系。结果显示, 所有成员的启动子均含有光响应元件, 表明其可能参与光信号介导的生物学过程。其中, *DIFLOE2* 和 *DIFLOE3* 基因启动子区域富集脱落酸与乙烯响应元件, 而 *DIFLOE1* 基因则富集生长素和赤霉素调控元件, 暗示三者分别通过不同激素通路实现功能分化。生长素与赤霉素的协同作用调控植物生长发育已被广泛报道。研究表明, 生长素能够诱导赤霉素的生物合成, 而赤霉素则通过调节生长素的运输和分布增强其生理效应, 二者共同调控细胞分裂、分化及胚胎形态建成等过程, 对植物的生长发育起着至关重要的作用(杜晨曦等, 2019)。在拟南芥中, 生长素和赤霉素通过调控相关基因的表达, 协同影响胚胎的早期发育(王诗忆等, 2022)。此外, 生长素和赤霉素共同促进细胞分裂和增大, 在果实发育过程中发挥着关键的调控作用(He and Yamamuro, 2022)。

基因结构分析结果显示, 除 *DIFLOE2* 基因含 5 个内含子外, 其余成员均含 2 个内含子, 且内含子长度存在物种间差异。例如小麦 TraesCS1A02G394400.1 基因的内含子长度明显长于拟南芥 *AtFLOE1* 基因, 可能反映了单子叶与双子叶植物在基因调

控机制上的分化。此外, *DIFLOE1* 基因与拟南芥 *AtFLOE1* 基因不仅进化关系紧密, 且基序组成完全一致, 暗示二者在功能上具有保守性。胁迫试验结果显示, *DIFLOE3* 基因分别在 ABA 处理 8 h、NaCl 处理 4 h 被显著诱导, 表明其通过 ABA 途径响应早期胁迫; 而 *DIFLOE1* 和 *DIFLOE2* 基因在 PEG 处理后期被显著激活, 提示其可能参与长期渗透压适应。激素处理试验结果显示, *DIFLOE1* 基因对 MeJA 呈浓度依赖性正向响应, 且在 0.5 mg/L 2, 4-D 处理下被显著诱导, 暗示其可能通过生长素信号调控胚性细胞发育; 而 *DIFLOE3* 基因在 0.5 mg/L KT 处理下表达受抑制, 提示细胞分裂素对其功能存在拮抗调控。此外, 龙眼 *DIFLOE* 基因家族成员与荔枝、红毛丹存在直系同源基因对, 且 DUF1421 结构域高度保守, 证实了核心水分感知功能的进化保守性。

4 结论

从龙眼基因组中鉴定出的 3 个 *FLOE* 基因家族成员存在功能分化, 且具有明显的时空特异性, 在龙眼逆境响应和激素调节中发挥重要作用, 尤其是 *DIFLOE1* 基因对高浓度 PEG 表现出强烈的正向响应, 推测其参与抗旱相关通路。

参考文献(References):

- 邓左奇, 李英杰, 刘珂, 罗雪峰, 杨晓红. 2019. 龙眼根际微生物多样性研究进展[J]. 现代园艺, (15): 53-55. [Den Z Q, Li Y J, Liu K, Luo X F, Yang X H. 2019. Research progress on rhizosphere microbial diversity of longan[J]. Contemporary Horticulture, (15): 53-55.] doi: 10.14051/j.

- cnki.xdyy.2019.15.024.
- 杜晨曦,王金丽,周华坤,殷恒霞. 2019. 赤霉素对植物种子萌发及幼苗生长影响的研究进展[J]. 湖北农业科学, 58(22): 9-14. [Du C X, Wang J L, Zhou H K, Yin H X. 2019. Research progress on the effects of gibberellin on plant seed germination and seedling growth [J]. Hubei Agricultural Sciences, 58(22): 9-14.] doi: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2019.22.002.
- 韩婕,陈晓慧,申序,李晓斐,林玉玲,吴鹏飞,赖钟雄. 2022. 龙眼 SAP-PPD-KIX-TPL 信号途径基因家族的全基因组鉴定与表达模式[J]. 应用与环境生物学报, 28(2): 440-450. [Han J, Chen X H, Shen X, Li X F, Lin Y L, Wu P F, Lai Z X. 2022. Genome-wide identification and expression pattern of gene family of SAP-PPD-KIX-TPL signal pathway in *Dimocarpus longan* Lour. [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 28(2): 440-450.] doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2020.07024.
- 何海艳,邓文峰,余雪辉,郑元燕,王瑞,刘培. 2022. 龙眼晚熟产区疏花疏果实用方法[J]. 果农之友, (9): 58-59. [He H Y, Deng W F, She X H, Zheng Y Y, Wang R, Liu P. 2022. Practical methods of flower and fruit thinning in late-maturing longan production areas [J]. Fruit Growers' Friend, (9): 58-59.] doi: 10.3969/j.issn.1671-7759.2022.09.022.
- 胡漪文,陈丽娟,黄利,王光志. 2025. 药用植物中 bZIP 转录因子家族的研究进展[J]. 中药与临床, 16(2): 56-61. [Hu Y W, Chen L J, Huang L, Wang G Z. 2025. Research progress in the study of the bZIP transcription factor family in medicinal plants [J]. Pharmacy and Clinics of Chinese Materia Medica, 16(2): 56-61.] doi: 10.3969/j.issn.1674-926X.2025.02.011.
- 赖钟雄,潘良镇,陈振光. 1997. 龙眼胚性细胞系的建立与保持[J]. 福建农业大学学报, (2): 33-40. [Lai Z X, Pan L Z, Chen Z G. 1997. Establishment and maintenance of longan embryogenic cell lines [J]. Journal of Fujian Agricultural University, (2): 33-40.]
- 刘雅芝,邓惠敏,彭嘉慧,余义勋,刘娟旭. 2024. 铁十字秋海棠 R2R3-MYB 基因家族的鉴定及表达分析[J]. 南方农业学报, 55(9): 2665-2678. [Liu Y Z, Deng H M, Peng J H, Yu Y X, Liu J X. 2024. Identification and expression analysis of R2R3-MYB gene family in *Begonia masoniana* [J]. Journal of Southern Agriculture, 55(9): 2665-2678.] doi: 10.3969/j.issn.2095-1191.2024.09.012.
- 路保顺,张舒婷,赵桦,张梓浩,赖钟雄,林玉玲. 2022. 龙眼微管蛋白家族成员全基因组鉴定及其在龙眼体胚发生早期的表达模式[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 51(3): 329-338. [Lu B S, Zhang S T, Zhao H, Zhang Z H, Lai Z X, Lin Y L. 2022. Genome-wide identification and expression pattern of tubulin gene family during the early somatic embryogenesis of longan [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 51(3): 329-338.] doi: 10.13323/j.cnki.j. fafu (nat. sci.).2022.03.006.
- 吕艳贞,崔凯伦,张昭,闫慧芳. 2024. 转录因子 bZIP 调控种子发育与活力及植物非生物胁迫响应的研究进展[J]. 植物生理学报, 60(10): 1502-1513. [Lü Y Z, Cui K L, Zhang Z, Yan H F. 2024. Research progress on bZIP transcription factors in regulating seed development and vigor and plant abiotic stress response [J]. Plant Physiology Journal, 60(10): 1502-1513.] doi: 10.13592/j.cnki.ppj.300260.
- 钱超楠,徐孙然,李梦茹,邓明超,孙硕,刘国元,连博琳,张健,陈艳红. 2024. 旱柳 NAC 基因家族的全基因组鉴定及其在淹水和盐胁迫下的表达分析[J]. 南方农业学报, 55(10): 3056-3070. [Qian C N, Xu S R, Li M R, Deng M C, Sun S, Liu G Y, Lian B L, Zhang J, Chen Y H. 2024. Whole genomic identification of NAC gene family and expression analysis under flooding stress and salt stress in *Salix matsudana* [J]. Journal of Southern Agriculture, 55(10): 3056-3070.] doi: 10.3969/j.issn.2095-1191.2024.10.018.
- 童宁,张春渝,许小琼,陈晓慧,申序,赖钟雄. 2023. 龙眼 UBP 家族全基因组鉴定及其在外源胁迫下的表达分析[J]. 浙江大学学报(理学版), 50(3): 367-377. [Tong N, Zhang C Y, Xu X Q, Chen X H, Shen X, Lai Z X. 2023. Genome-wide identification and expression analysis of *Dimocarpus longan* UBP family and its expression analysis under drought stress [J]. Journal of Zhejiang University (Science Edition), 50(3): 367-377.] doi: 10.3785/j.issn.1008-9497.2023.03.015.
- 王诗忆,黄奕孜,李舟阳,黄华宏,林二培. 2022. 植物体细胞胚胎发生及其分子调控机制研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 39(1): 223-232. [Wang S Y, Huang Y Z, Li Z Y, Huang H H, Lin E P. 2022. Research progress in plant somatic embryogenesis and its molecular regulation mechanism [J]. Journal of Zhejiang A&F University, 39(1): 223-232.] doi: 10.11833/j.issn.2095-0756.20210141.
- 王晓菲,高利盈,刘宁,程钧,王伟,谭彬,郑先波,叶霞,冯建灿,张郎郎. 2024. 桃基因 *PpNAC* 的鉴定及其在不同发育时期的表达分析[J]. 河南农业大学学报, 58(3): 412-423. [Wang X F, Gao L Y, Liu N, Cheng J, Wang W, Tan B, Zheng X B, Ye X, Feng J C, Zhang L L. 2024. Identification and expression analysis of *PpNAC* genes during different development stages of peach fruit [J]. Journal of Henan Agricultural University, 58(3): 412-423.] doi: 10.16445/j.cnki.1000-2340.20240301.002.
- 王秀琪,罗再潜,李小孟,李于兴,李景明,丁晓波. 2024. 高温干旱天气对泸州龙眼产业的影响[J]. 中国果菜, 44(6): 71-75. [Wang X Q, Luo Z Q, Li X M, Li Y X, Li J M, Ding X B. 2024. Influences of high temperature and drought stress on the longan industry of Luzhou area [J]. China Fruit & Vegetable, 44(6): 71-75.] doi: 10.19590/j.cnki.1008-1038.2024.06.015.
- 张永福,陈泽斌,黄鹤平,任祺,韩丽. 2014. 龙眼育种研究进展[J]. 昆明学院学报, 36(3): 43-47. [Zhang Y F, Chen Z B, Huang H P, Ren Z, Han L. 2014. Advances in breeding of longan [J]. Journal of Kunming University, 36(3): 43-47.] doi: 10.14091/j.cnki.kmxyxb.2014.03.022.
- 赵同,张盛敏,曹杰,唐朝荣,刘开业. 2025. 橡胶草 bZIP 基因家族鉴定及胶乳高表达基因功能分析[J]. 南方农业学报, 56(9): 2723-2735. [Zhao T, Zhang S M, Cao J, Tang C R, Liu K Y. 2025. Identification of bZIP gene family of *Taraxacum kok-saghyz* Rodin and functional analysis of highly expressed genes in latex [J]. Journal of Southern Agriculture, 56(9): 2723-2735.] doi: 10.3969/j.issn.2095-1191.2025.09.003.
- 钟曼茜,刘伟,翟舒嘉,睢国祥,蔡素艳,从心黎. 2024. 基于产业化的热带水果贮藏保鲜技术特征、效果及应用前景

- [J]. 保鲜与加工, 24(2): 70-79. [Zhong M X, Liu W, Zhai S J, Sui G X, Cai S Y, Cong X L. 2024. Characteristics, effects and application prospects of storage and preservation technology for tropical fruit based on industrialization [J]. Storage and Process, 24(2): 70-79.] doi: 10.3969/j.issn.1009-6221.2024.02.011.
- 周恩强, 周瑶, 姚梦楠, 王学军, 赵娜, 缪亚梅, 王永强, 薛冬, 李波, 汪凯华, 顾春燕, 魏利斌. 2024. 基于全长转录组的蚕豆 WRKY 基因家族分析及耐盐胁迫相关候选基因挖掘[J]. 江苏农业学报, 40(1): 14-30. [Zhou E Q, Zhou Y, Yao M N, Wang X J, Zhao N, Miao Y M, Wang Y Q, Xue D, Li B, Wang K H, Gu C Y, Wei L B. 2024. Analysis of WRKY gene family based on full-length transcriptome and mining of salt stress candidate genes in *Vicia faba* [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 40(1): 14-30.] doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2024.01.002.
- 朱建华, 李鸿莉, 秦献泉, 徐宁, 李冬波, 邱宏业, 侯延杰, 张树伟, 房晨, 彭宏祥. 2022. 龙眼栽培的生态因子研究进展[J]. 安徽农业科学, 50(14): 1-3. [Zhu J H, Li H L, Qin X Q, Xu N, Li D B, Qiu H Y, Hou Y J, Zhang S W, Fang C, Peng H X. 2022. Research progress on ecological factors of longan cultivation[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 50(14): 1-3.] doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2022.14.001.
- 朱立飞, 王冕, 唐月异, 张初署, 陈静, 周海翔, 曹世宁, 张建成. 2025. 花生中镰刀菌抗性相关 WRKY 转录因子的挖掘及功能分析[J]. 花生理学报, 54(2): 117-124. [Zhu L F, Wang M, Tang Y Y, Zhang C S, Chen J, Zhou H X, Cao S N, Zhang J C. 2025. Mining and functional analysis of *Fusarium* resistance-related WRKY transcription factors in peanut [J]. Journal of Peanut Science, 54(2): 117-124.] doi: 10.14001/j.issn.1002-4093.2025.02.001.
- 朱永静, 路保顺, 张舒婷, 刘蒲东, 李小斐, 赖钟雄, 林玉玲. 2020. 龙眼纤维素合成酶基因家族成员鉴定及表达模式[J]. 应用与环境生物学报, 26(5): 1235-1243. [Zhu Y J, Lu B S, Zhang S T, Liu P D, Li X F, Lai Z X, Lin Y L. 2020. Identification and expression patterns of the cellulose synthase gene family in *Dimocarpus longan* Lour. [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 26(5): 1235-1243.] doi: 10.19675/j.cnki.1006-687x.2019.10009.
- Abdulla M F, Mostafa K, Aydin A, Kavas M, Aksoy E. 2024. GATA transcription factor in common bean: A comprehensive genome-wide functional characterization, identification, and abiotic stress response evaluation[J]. Plant Molecular Biology, 114(3): 43. doi: 10.1007/s11103-024-01443-y.
- Chen G W, Zhou Y X, Zhang D D, Chen F Y, Qin X Y, Cai H Y, Gu H, Yue Y Z, Wang L G, Liu G H. 2025. Analysis of WRKY gene family in *Acer fabri* and their expression patterns under cold stress[J]. Genes, 16(3): 344. doi: 10.3390/genes16030344.
- Chen Y, Ma X W, Ma W T, Xu L Z, Lai C W, Zhang X Y, Guan Q, Zhang Z H, Chen Y K, Lai Z X, Lin Y L. 2024. AGL61/80 regulates *BGAL9*, which participates in early somatic embryogenesis and increases longan resistance to heat stress[J]. Fruit Research, 4: e013. doi: 10.48130/fru-res-0024-0005.
- Dong R Q, Pei Y, Hong L Y, Nie J L, Chen Y H, Yan H L, Liu Y J. 2023. Tetraploid induction identification and transcriptome preliminary analysis of black currant (*Ribes rubrum* L.) [J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC), 155(3): 1-12. doi: 10.1007/s11240-023-02605-4.
- Dorone Y, Boeynaems S, Flores E, Jin B, Hateley S, Bossi F, Lazarus E, Pennington J G, Michiels E, De Decker M, Vints K, Baatsen P, Bassel G W, Otegui M S, Holehouse A S, Exposito-Alonso M, Sukenik S, Gitler A D, Rhee S Y. 2021. A prion-like protein regulator of seed germination undergoes hydration-dependent phase separation[J]. Cell, 184(16): 4284-4298. doi: 10.1016/j.cell.2021.06.009.
- He H, Yamamuro C. 2022. Interplays between auxin and GA signaling coordinate early fruit development[J]. Horticulture Research, 9: uhab078. doi: 10.1093/hr/uhab078.
- Li J L, Han G L, Sun C F, Sui N. 2019. Research advances of MYB transcription factors in plant stress resistance and breeding[J]. Plant Signaling & Behavior, 14(8): 1613131. doi: 10.1080/15592324.2019.1613131.
- Liu F, Xi M W, Liu T, Wu X Y, Ju L Y, Wang D J. 2024. The central role of transcription factors in bridging biotic and abiotic stress responses for plants' resilience [J]. New Crops, 1: 100005. doi: 10.1016/j.ncrops.2023.11.003.
- Liu R L, Feng Y Z, Li Q Y, Wu H, Guo S Z, Li J N, Liu X M, Zhang Y L, Tang X H, Cao S J. 2025. Genome-wide analysis of CPP transcription factor family in endangered plant *Phoebe bournei* and its response to adversity[J]. Plants, 14(5): 803. doi: 10.3390/plants14050803.
- Mao H D, Li S M, Chen B, Jian C, Mei F M, Zhang Y F, Li F F, Chen N, Li T, Du L Y, Ding L, Wang Z X, Cheng X X, Wang X J, Kang Z S. 2022. Variation in cis-regulation of a NAC transcription factor contributes to drought tolerance in wheat [J]. Molecular Plant, 15(2): 276-292. doi: 10.1016/j.molp.2021.11.007.
- Munir N. 2022. Genome-wide expression profiling of *D. longan*, and identification and expression analysis of NAC TF during somatic embryogenesis under drought stress conditions[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. doi: 10.27018/d.cnki.gfjnu.2022.000482.
- Zhang X Y, Zhang S T, Wang S J, Ma W T, Zhai T K, Gao J, Lai C W, Zhang Z H, Chen Y K, Lai Z X, Lin Y L. 2025. The ETHYLENE RESPONSE FACTOR6-GRETCHEN HAGEN3.5 module regulates rooting and heat tolerance in *Dimocarpus longan* [J]. Plant Physiology, 197(3): kiaf096. doi: 10.1093/plphys/kiaf096.

(责任编辑: 李洪艳, 庞 茜)