

芒果过氧化物酶基因家族鉴定与生物信息学分析

施绍璞^{1,2}, 钱敏杰^{1,2}, 周开兵^{1,2*}

1. 海南大学三亚南繁研究院, 海南三亚 572025; 2. 海南大学热带农林学院, 海南海口 570228

摘要: 植物过氧化物酶 (POD) 参与植物发育、激素信号传导和响应胁迫, 但鲜见芒果 *POD* 基因的研究报道。本研究以芒果基因组数据为参考, 利用生物信息学方法从蛋白质特性、系统进化关系、基因结构、启动子顺式作用元件、基因表达模式等多个方面鉴定 *POD* 基因家族成员, 通过转录组和实时荧光定量 PCR 分析 *POD* 基因家族成员在增强 UV-B 照射下的表达模式。芒果 *POD* (*MiPOD*) 基因家族共有 77 个家族成员, 分布于 20 条染色体与 2 个碎片片段中, 其编码的氨基酸数量为 206~500 aa, 稳定蛋白占多数, 大部分为亲水性蛋白; 预测大部分 *MiPOD* 亚细胞定位于叶绿体内; 根据进化关系分为 7 个亚组, 亚组成员间的基因结构相似; 共线性分析结果表明, *MiPOD* 基因参与片段复制的比例较高, 推测其可能与 *MiPOD* 家族的扩张有关; 选择压分析结果表明, 共线性基因 K_a/K_s 值均远小于 1, 说明 *MiPOD* 在进化过程中可能主要受到纯化选择作用; *MiPOD* 基因的启动区域包含大量光响应、激素响应与逆境响应元件; *MiPOD* 在增强 UV-B 照射下的果实生长发育过程中具有不同的表达模式, 其中高表达成员仅 *MiPOD7* 的表达量存在显著差异, *MiPOD7* 在 UV-B 胁迫下的表达量显著高于对照, 推测可能在芒果果实响应 UV-B 胁迫中发挥重要作用。综上所述, *MiPOD* 基因家族成员可能通过片段复制和内含子减少模式进化, 并通过感受不同种类的信号而行使不同的功能, 从而形成不同的表达模式。本研究为进一步研究芒果 *POD* 基因对不同信号的响应机制奠定基础。

关键词: 芒果; *POD* 基因家族; 生物信息学分析

中图分类号: S667.7 文献标志码: A

Identification and Bioinformatics Analysis of Mango Peroxidase Gene Family

SHI Shaopu^{1,2}, QIAN Minjie^{1,2}, ZHOU Kaibing^{1,2*}

1. Sanya Institute of Breeding and Multiplication, Hainan University, Sanya, Hainan 572025, China; 2. Tropical Agriculture and Forestry College, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China

Abstract: Plant peroxidase (POD) plays a role in plant development, hormone signaling, and stress response, but there are few research reports on the *POD* gene in mango. This study used mango genome data as a reference and employed bioinformatics methods to identify members of the *POD* gene family from multiple aspects, including protein characteristics, phylogenetic relationships, gene structure, promoter cis acting elements, and gene expression patterns. The expression patterns of *POD* gene family members under enhanced UV-B irradiation through transcriptome and quantitative real-time PCR (qPCR) experiments were analyzed. The mango *POD* (*MiPOD*) gene family had a total of 77 family members, and the genes were then mapped to 17 chromosomes and 2 scaffolds, encoding amino acids with a number of 206~500 aa. Stable proteins were accounted for the majority, most of them were hydrophilic proteins. Most *MiPOD* were predicted to localize in subcellular within chloroplasts, and classified into seven subgroups using phylogenetic analysis. The gene structure among members of the subgroup were similar. The results of collinearity analysis indicated that the proportion of *MiPOD* genes involved in segmental duplication was relatively high. It was speculated that it may be related to the expansion of the *MiPOD* family. The selection pressure analysis indicated that the K_a/K_s values of collinear genes were far less than 1, indicating that *MiPODs* may be mainly subjected to purifying selection during the

收稿日期 2024-07-08; 修回日期 2024-07-30

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 321RC465)。

作者简介 施绍璞 (1999—), 男, 硕士研究生, 研究方向: 热带果树生理与栽培。*通信作者 (Corresponding author): 周开兵 (ZHOU Kaibing), E-mail: zkb@hainanu.edu.cn。

evolutionary process. The *MiPODs* promoter region contained a large number of light responsive, hormone responsive, and stress responsive elements. *MiPOD* had different expression patterns, which may be related to its different protein functions. *MiPOD* exhibited different expression patterns during fruit growth and development under enhanced UV-B irradiation, with only *MiPOD7* showing significant differences in expression levels among the highly expressed members. *MiPOD7* expression levels were significantly higher than those of the control under UV-B stress, suggesting that it may play an important role in the response of mango fruit to UV-B stress. In summary, members of the *MiPOD* gene family may have evolved through segmental duplication and intron reduction patterns, and perform different functions by sensing different types of signals, thus forming different expression patterns. This research would lay the foundation for further studying the response mechanism of mango *POD* genes to different signals.

Keywords: mango; *POD* gene family; bioinformatics analysis

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.12.002

过氧化物酶 (EC 1.11.1.X, *POD*) 可以定义为通过将过氧化氢还原为水来催化各种底物氧化的酶。根据辅基的种类不同, 这些蛋白质可分为血红素酶或非血红素酶。大多数血红素 *POD* 属于两大家族: 动物 *POD* 和非动物 *POD*^[1]。非动物 *POD* 超家族可分为 I、II 和 III 类, 即细菌 *POD* (I 类)、分泌性 *POD* (II 类) 和分泌性植物 *POD* (III 类)^[2]。

III 类 *POD* 作为植物特异性氧化还原酶, 其功能众多, 参与木质化、细胞伸长、种子萌发和胁迫防御^[3-4], III 类 *POD* 几乎参与了植物生长发育的各个环节。在介导木质合成方面, 拟南芥缺失 *AtPRX2* 和 *AtPRX25* 的突变体的总木质素含量显著降低, *AtPRX2*、*AtPRX25* 和 *AtPRX71* 的缺失甚至引发了木质素结构的改变^[5], 对 *AtPRX71* 功能的进一步探究发现, *AtPRX71* 有助于加强细胞壁, 从而限制细胞的生长^[6]; 杨树组织内木质素含量随着 III 类 *POD* 的 *CWPO-C* 基因表达量的改变而变化, 抑制 *CWPO-C* 的表达, 杨树中木质素含量降低了约 45%^[7]。在调节青蒿素合成方面, 除了发现了与青蒿素含量变化呈正相关的 *POD* 基因 *Aa528* 和 *Aa540*, 也发现了对青蒿素含量负向调节的 *POD* 基因 *Aa547*, 但 *Aa547* 的表达量与木质素含量正向相关^[8]。拟南芥 *PRX2*、*PRX8*、*PRX35* 和 *PRX73* 正向调节拟南芥根的伸长与营养生长^[9]; 小麦中的一个 III 类 *POD* 基因 *TaPer12-3A* 参与了小麦的萌发与休眠; *TaPer12-3A* 参与赤霉素和脱落酸的生物合成和分解代谢途径, 其表达量的下降促进了小麦种子的休眠, 上调表达促进小麦的发芽^[10]。

植物遭受生物胁迫与非生物胁迫时, *POD* 基因会被诱导表达, 参与植物胁迫响应。73 个已鉴定的拟南芥 III 类 *POD*, 有 38.4% 的基因参与了逆

境胁迫的响应过程^[11-12], 例如 *AtPrx64* 在铝胁迫中上调表达, 增强植株对铝胁迫的耐受性^[13]; 当杨树受到病原体感染时, *PdePrx12* 的表达受到抑制, 导致 H_2O_2 含量增加, 从而增强抗病性^[14]; 过表达 *CsPrx25* 重新构建植株的 ROS 平衡, 提高过氧化氢含量, 并促进细胞壁木质素积累, 从而增强了柑橘对溃疡病的抗性水平^[15]; 在水稻中, 抑制 *OsPrx30* 的表达有助于提高对细菌性枯萎病的抗性^[16]; 过表达 *GsPOD40* 增强了大豆植株的抗旱性, 其在干旱胁迫下表现出增强的光合作用和抗氧化酶活性, 从而减轻 ROS 诱导的氧化损伤^[17]; 在小麦中 *TaPRX-2A* 在干旱胁迫与盐胁迫诱导下均呈现上调表达, 过表达 *TaPRX-2A*, 相关过氧化酶活性上升, ROS 含量与膜脂过氧化程度下降, 提高了小麦对干旱与盐胁迫的抗性^[18-19]。

芒果 (*Mangifera indica* L.) 为漆树科 (*Anacardiaceae* R. Br.) 芒果属果树, 分布于 90 多个国家, 在热带与亚热带地区栽培芒果具有重要的经济价值^[20], 但生物胁迫与非生物胁迫都严重影响芒果的产量与品质。在干旱胁迫下, 芒果叶片光合速率随干旱胁迫的程度加剧而下降^[21], 果实的大小与果实的坐果率随着下降^[22-24]; 低温胁迫下的芒果叶片膜透性不断上升, 叶片损伤明显, 同时抑制叶片的光合作用, 进而对果实品质与产量造成不利影响^[25-26]; 芒果果实在感病后导致的内源乙烯含量大幅上升, 进而引起叶片、枝条、花序的畸形生长, 造成大幅减产^[27]; 芒果果实组织中较低的抗氧化酶活性易导致芒果果肉中形成“海绵组织”而影响品质, 使芒果果实失去商品价值^[28]; 在模拟增强 UV-B 照射下, 芒果果实的品质下降, 果肉细胞的膜脂过氧化加剧, 同时在处理前期增强了 *POD* 的酶活性^[29]。由于 *POD* 基因家族 III 类成员的表达在芒果遭遇上述逆境时

发挥着重要的主动防御作用,因此,系统鉴定和分析芒果 POD 基因家族 III 类成员将为芒果抗逆生理机制与抗逆品种选育等研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

实验地点为海南省三亚市海棠区升昌村芒果园,柑果园年平均降水量约 1700 mm,年平均气温约 25 °C,花园土壤为砖砂土。选择 10 棵生长稳定茁壮的成熟台农 1 号柑果树作为试验材料。实验组于距树冠 40 cm 高度处均匀交叉安装 4 个 UV-B 灯,人工模拟光照强度为 96 J/(m²·d) 的增强 UV-B 照射处理,对照组为自然光照射。单株小区,重复 5 次。选择 2023 年花后 30、50、91 d 进行取样,在每棵树的中部外围四周选择 5 个大小一致且适中的果实作为取样果,取完样后及时放入液氮中速冻,带回实验室于超低温冰箱(-80 °C)中保存备用。

芒果(*Mangifera indica* L.) 基因组及注释数据下载于 NCBI(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/taxonomy/29780/>) 数据库,拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.]POD (AtPOD) 基因家族序列下载于 tair (<https://www.arabidopsis.org/>) 数据库。

1.2 方法

1.2.1 芒果 POD 基因家族成员鉴定 以 AtPOD 基因家族成员蛋白序列作为参考,利用 TBtools 软件,运行本地 Blast,与芒果蛋白序列进行比对检索,得到 103 条蛋白序列,将其作为芒果过氧化物酶(MiPOD) 候选序列。登录 NCBI 数据库,利用在线工具 NCBI blastp (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>),以 Swiss-Prot 数据库(<http://www.gpmaw.com/html/swissprot.html>) 作为参考,对 MiPOD 候选序列进行比对,去除多余基因。利用 InterPro (<https://www.ebi.ac.uk/interpro/>) 和 NCBI batch wab CD-search tool (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 在线分析工具,与已知 POD 保守结构域(PF00141) 进行比对,剔除保守结构域不相符的基因,从而获得正确的 MiPOD 基因家族成员,并对已筛选出的基因进行重命名。

1.2.2 蛋白质特性分析 利用在线工具 ProtParam (<http://web.expasy.org/protparam/>) 预测 MiPOD 蛋白特性,包括氨基酸数、分子量(MW)、等电点(pI) 等,利用 WoLF PSORT 软件([\[wolfpsort.hgc.jp/\]\(https://wolfpsort.hgc.jp/\)\) 进行亚细胞定位预测。](https://</p></div><div data-bbox=)

1.2.3 芒果 POD 家族基因结构和保守结构域分析 将筛选后 MiPOD 蛋白序列提交到 NCBI batch wab CD-search tool (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 进行保守结构域分析,使用 MEME (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 在线工具分析 MiPOD 蛋白的保守基序,设置分析 motif 数值为 6;利用 TBtools 软件进行可视化处理。

1.2.4 MiPOD 蛋白系统发育树的构建 使用 MEGA 11 软件,以 neighbor-joining (NJ) 方法创建 MiPOD 蛋白序列的系统发育树,Bootstrap 值为 1000。

1.2.5 MiPOD 基因家族启动子顺式作用元件分析及功能预测 根据芒果基因组序列信息,利用 TBtools 软件提取 MiPOD 基因家族序列上游长度为 2000 bp 的启动子序列,并将其上传到 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 进行预测分析,通过 TBtools 软件进行可视化处理。

1.2.6 染色体分布和物种内共线性、选择压分析 使用 TBtools 软件进行芒果物种内共线性分析。利用芒果全基因组注释信息获取所有基因密度信息和 MiPOD 家族成员在染色上的位置,使用基因组全序列文件,计算染色体 GC 值与 gap 位置,使用自然梯度(natural gradient descent, NG) 法计算同源基因对的 K_a 和 K_s 值,并进行选择压分析。

1.2.7 MiPOD 家族成员的表达模式分析 根据本实验室所测的芒果转录组数据,提取花后 30、50、91 d 果肉的 RNA 进行转录组测序,每个时期各 3 个生物学重复。RNA 经纯化并检验合格后建立 cDNA 文库。库检合格后,不同文库按照目标下机数据量进行 pooling,使用 Illumina 平台进行测序。将测序后的原始数据 raw data 过滤后得到 clean reads,与参考基因组对比后,进行基因表达定量分析。差异基因的筛选条件为 $|\log_2 \text{Fold Change}| \geq 1$,且 $\text{FDR} < 0.05$ 。使用 Clusters of Orthologous Groups of proteins (COG)、Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes (KEGG)、nonredundant protein sequences (NR)、SwissProt 和 Gene Ontology (GO) 等 5 个主要数据库进行基因功能注释,并从中提取 MiPOD 基因的 FPKM 值,利用 TBtools 软件绘制基因在不同生长发育阶段的表达热图。选取 MiPOD4、MiPOD7、

MiPOD63 进行 qPCR 分析, 用 Prime 3 (<https://bioinfo.ut.ee/primer3-0.4.0>) 在线工具设计 qRT-PCR 特异性引物(表 1), 由铂尚生物技术(上海)有限公司合成引物。使用 SteadyPure 植物 RNA 提取试剂盒(杭州艾科瑞生物科技有限公司)提

取果肉 RNA, 使用 Evo M-MLV 反转录预混型试剂盒(杭州艾科瑞生物科技有限公司)完成逆转录, 操作按照试剂盒说明书进行。用 2×Q3 SYBR qPCR Master mix (Universal) (TOLOBIO) 和德国耶拿的 qTOWER3 仪器进行 qRT-PCR 验证。使用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法计算基因的相对表达量。

表 1 杧果 *MiPOD* 及内参基因引物序列
Tab. 1 Primer sequences of mango *MiPOD* and reference genes

基因名称 Gene name	上游引物序列 (5'-3') Forward primer sequence (5'-3')	下游引物序列 (5'-3') Reverse primer sequence (5'-3')
<i>MiPOD4</i>	TGGAGCTGATGCGCT GAG	AGGAGTCCTGCTG CGAGA
<i>MiPOD7</i>	GGCGATGAAGACCCG TCT	ACTCCCGGGGTCC ATCTC
<i>MiPOD63</i>	AGGGGGTCCAACCTG GGA	GGGGCAGGCAAGC TTGTA
<i>Actin7</i>	ATCTGCTGGAAGGTG CTGAG	CCAAGCAGCATGA AGATCAA

2 结果与分析

2.1 *MiPOD* 基因家族成员鉴定及系统进化分析

利用 *AtPOD* 基因家族的氨基酸序列在杧果蛋白全序列中初步筛选出 103 条候选序列, 通过 NCBI 数据库进行 Blastp 分析, 结合保守结构域分析, 去除不含 PF00141 与 secretory_peroxidase 结构域的序列后, 最终获得 77 个 *MiPOD* 基因家族成员, 命名为 *MiPOD1-77* (表 2)。

表 2 *MiPOD* 蛋白基本信息
Tab. 2 Basic information of *MiPOD* proteins

基因 Gene	基因编号 Gene ID	氨基酸长度 Amino acids length/aa	分子量 Mw/Da	等电点 pI	不稳定系数 Instability index	脂肪系数 Aliphatic index	平均亲 水系数 GRAVY	亚细胞定位 Subcellular localization
<i>MiPOD1</i>	LOC123210304.1	332	36 686.96	9.16	32.77	83.40	-0.201	chlo
<i>MiPOD2</i>	LOC123192310.1	319	35 234.33	9.03	36.89	86.87	-0.187	vacu
<i>MiPOD3</i>	LOC123205166.1	319	34 318.33	9.19	30.14	89.66	0.001	extr
<i>MiPOD4</i>	LOC123213782.1	316	34 590.35	5.64	34.88	77.18	-0.156	extr
<i>MiPOD5</i>	LOC123199508.1	298	32 410.85	9.06	47.66	83.15	-0.159	chlo
<i>MiPOD6</i>	LOC123218004.1	344	37 771.41	8.69	44.88	83.08	-0.128	extr
<i>MiPOD7</i>	LOC123195912.1	327	35 848.81	6.53	39.22	85.90	-0.098	chlo
<i>MiPOD8</i>	LOC123198670.1	327	36 320.70	5.22	44.27	89.11	-0.081	chlo
<i>MiPOD9</i>	LOC123198727.1	326	35 747.82	9.49	50.35	81.41	-0.278	extr
<i>MiPOD10</i>	LOC123230089.1	345	37 469.95	8.34	34.65	91.33	-0.032	extr
<i>MiPOD11</i>	LOC123192273.1	308	33 044.47	9.42	33.14	81.72	-0.147	chlo
<i>MiPOD12</i>	LOC123229404.1	324	34 440.87	9.07	41.61	78.64	-0.113	chlo
<i>MiPOD13</i>	LOC123206033.1	319	34 372.01	8.65	37.43	86.65	-0.047	extr
<i>MiPOD14</i>	LOC123202461.1	319	35 009.11	8.07	40.17	94.8	-0.056	extr
<i>MiPOD15</i>	LOC123218182.1	329	37 249.80	8.34	47.17	85.65	-0.332	extr
<i>MiPOD16</i>	LOC123226583.1	327	35 820.14	8.72	40.06	86.79	-0.056	mito
<i>MiPOD17</i>	LOC123207067.1	318	34 336.33	8.39	52.44	88.40	0.001	plas
<i>MiPOD18</i>	LOC123198011.1	354	39 089.83	8.67	41.66	94.52	-0.11	chlo
<i>MiPOD19</i>	LOC123193658.1	319	35 255.27	8.35	40.70	85.92	-0.195	chlo
<i>MiPOD20</i>	LOC123203066.1	318	34 354.36	8.39	52.83	87.17	-0.007	plas
<i>MiPOD21</i>	LOC123197035.1	327	35 701.97	8.96	30.63	87.98	-0.067	extr
<i>MiPOD22</i>	LOC123214042.1	332	36 813.30	9.47	55.56	80.84	-0.255	chlo
<i>MiPOD23</i>	LOC123219743.1	364	40 631.72	5.12	31.00	83.35	-0.332	extr
<i>MiPOD24</i>	LOC123202454.1	327	35 444.22	8.38	42.32	79.88	-0.133	chlo
<i>MiPOD25</i>	LOC123222918.1	316	33 806.12	8.81	43.60	85.03	-0.011	chlo
<i>MiPOD26</i>	LOC123219578.1	500	53 555.21	4.90	56.39	85.08	-0.048	chlo
<i>MiPOD27</i>	LOC123198397.1	331	37 024.18	8.52	40.98	82.27	-0.207	chlo
<i>MiPOD28</i>	LOC123206675.1	362	40 143.47	6.07	47.04	85.41	-0.235	vacu

续表 2 MiPOD 蛋白基本信息
Tab. 2 Basic information of MiPOD proteins (continued)

基因 Gene	基因编号 Gene ID	氨基酸长度 Amino acids number/aa	分子量 Mw/Da	等电点 pI	不稳定系数 Instability index	脂肪系数 Aliphatic index	平均亲 水系数 GRAVY	亚细胞定位 Subcellular localization
MiPOD29	LOC123216573.1	324	35 850.02	4.87	38.94	85.46	-0.109	extr
MiPOD30	LOC123225298.1	362	40 258.65	6.22	47.11	85.41	-0.235	vacu
MiPOD31	LOC123199034.1	326	35 561.02	6.31	32.47	77.82	-0.207	chlo
MiPOD32	LOC123192578.1	319	34 991.90	8.51	35.87	85.36	-0.176	chlo
MiPOD33	LOC123209793.1	317	33 970.84	4.40	38.48	89.56	-0.071	chlo
MiPOD34	LOC123227058.1	326	35 337.80	5.51	35.12	89.23	-0.049	extr
MiPOD35	LOC123209542.1	317	33 850.52	4.25	37.28	86.47	-0.074	plas
MiPOD36	LOC123209512.1	319	34 329.40	9.51	31.87	86.58	-0.048	vacu
MiPOD37	LOC123214866.1	338	37 559.81	5.03	30.48	92.01	0.001	chlo
MiPOD38	LOC123202443.1	319	35 008.01	6.99	32.45	92.66	-0.066	chlo
MiPOD39	LOC123229397.1	324	34 302.51	8.74	41.17	78.95	-0.127	chlo
MiPOD40	LOC123212289.1	331	36 322.44	5.77	37.59	84.26	-0.139	extr
MiPOD41	LOC123218050.1	320	34 294.18	9.57	32.23	83.81	-0.155	chlo
MiPOD42	LOC123223873.2	333	37 489.88	6.26	42.80	94.26	-0.157	cyto
MiPOD43	LOC123209747.1	327	35 655.41	7.54	38.70	87.03	-0.116	chlo
MiPOD44	LOC123209501.1	319	34 287.31	9.26	30.98	89.97	0.009	extr
MiPOD45	LOC123206024.1	319	34 350.21	9.35	36.35	87.55	-0.066	extr
MiPOD46	LOC123199152.1	295	31 997.35	9.33	47.93	83.02	-0.221	chlo
MiPOD47	LOC123205164.1	319	34 485.52	9.10	31.24	86.02	-0.01	extr
MiPOD48	LOC123229388.1	324	34 240.36	8.08	42.24	79.23	-0.095	chlo
MiPOD49	LOC123227347.1	336	35 268.25	4.90	42.00	82.53	0.038	chlo
MiPOD50	LOC123209792.1	346	37 468.45	5.16	30.41	89.34	0.01	plas
MiPOD51	LOC123195865.1	326	35 226.11	6.20	36.15	81.10	-0.001	chlo
MiPOD52	LOC123194338.1	326	36 009.08	8.97	33.58	83.50	-0.185	E.R.
MiPOD53	LOC123207412.1	363	39 765.76	9.42	29.08	80.08	-0.282	vacu
MiPOD54	LOC123208596.1	327	35 713.38	6.21	42.66	85.26	-0.121	chlo
MiPOD55	LOC123228403.1	333	36 304.47	5.83	40.99	88.50	0.007	chlo
MiPOD56	LOC123204277.1	332	36 542.9	5.80	37.08	85.54	-0.039	extr
MiPOD57	LOC123220857.1	216	24 005.27	9.64	56.46	76.30	-0.512	chlo
MiPOD58	LOC123203600.1	323	34 745.63	5.20	38.22	94.49	0.051	chlo
MiPOD59	LOC123220169.1	336	36 101.69	4.50	45.24	92.08	-0.009	extr
MiPOD60	LOC123201256.1	319	35 120.13	7.03	32.91	92.66	-0.087	chlo
MiPOD61	LOC123200207.1	319	34 323.3	9.26	29.18	87.84	-0.009	extr
MiPOD62	LOC123224408.1	324	35 668.16	9.14	32.63	86.14	-0.113	extr
MiPOD63	LOC123209320.1	313	34 095.8	9.07	42.49	81.98	-0.18	extr
MiPOD64	LOC123198833.1	332	36 254.84	5.59	33.94	80.78	-0.162	extr
MiPOD65	LOC123217588.1	330	36 050.65	5.83	31.90	103.73	0.212	extr
MiPOD66	LOC123196052.1	326	35 493.48	5.69	38.04	84.69	-0.002	plas
MiPOD67	LOC123220530.1	322	35 430.7	8.78	38.93	86.02	-0.089	chlo
MiPOD68	LOC123221202.1	258	28 599.13	5.63	34.30	79.73	-0.416	nucl
MiPOD69	LOC123209791.1	346	36 809.02	4.33	27.21	88.53	0.008	vacu
MiPOD70	LOC123200306.2	332	35 716.64	5.45	38.08	90.72	0.133	chlo
MiPOD71	LOC123193664.1	328	37 120.65	8.33	46.66	88.29	-0.331	cyto
MiPOD72	LOC123217656.1	338	37 121.3	5.54	33.75	89.44	0.033	chlo
MiPOD73	LOC123208597.1	333	37 293.84	9.13	35.91	83.42	-0.295	chlo
MiPOD74	LOC123216867.1	324	34 362.67	8.74	46.07	78.64	-0.102	chlo
MiPOD75	LOC123202551.1	370	40 646.18	5.73	45.03	87.57	-0.173	E.R.
MiPOD76	LOC123210958.1	328	36 885.5	5.31	40.05	82.59	-0.362	chlo
MiPOD77	LOC123216420.1	337	36 331.72	8.96	34.00	87.42	-0.025	chlo

全部 MiPOD 家族成员编码氨基酸数量在 206~500 aa 之间, 相对分子质量介于 24 005.27~53 555.21 Da 之间, 等电点 (pI) 介于 4.25~9.64 之间, 因而编码的肽链长度、大小和电离性质等差异明显。不稳定系数介于 27.21~56.46 之间, 有 44 个成员不稳定系数小于 40, 属于稳定蛋白, 其余 33 个成员属于不稳定蛋白。12 个 MiPOD 的平均亲水系数大于 0, 属于疏水蛋白; 其余家族成员的平均亲水系数均小于 0, 属于亲水性蛋白。37 个 MiPOD 定位于叶绿体内, 2 个 MiPOD 定位于细胞质内, 2 个 MiPOD 定位于内质网内, 23 个 MiPOD 定位于细胞壁中, 1 个 MiPOD 定位于线粒

体中, 1 个 MiPOD 定位于细胞核内, 5 个 MiPOD 定位于质膜上, 另外 6 个 MiPOD 定位于液泡膜上。

基于 NJ 法构建 MiPOD 基因家族进化树 (图 1), 该基因家族分为 7 亚组, 将其命名为 A~G 组。A 组中包含 *MiPOD77/58* 两个基因, B 组包含 *MiPOD26/28/30/53/58/68* 六个基因, 且 A 组与 B 组首先从进化树中分离出来。G 组中包含的 MiPOD 家族成员最多, 共有 23 个 *MiPOD* 基因; D 组次之, 共有 17 个 *MiPOD* 基因。A 组的基因数量较之其他亚组的基因数量差距较大, 说明杧果中存在多样化的 POD 家族, 也可能是杧果在进化过程中存在基因丢失。

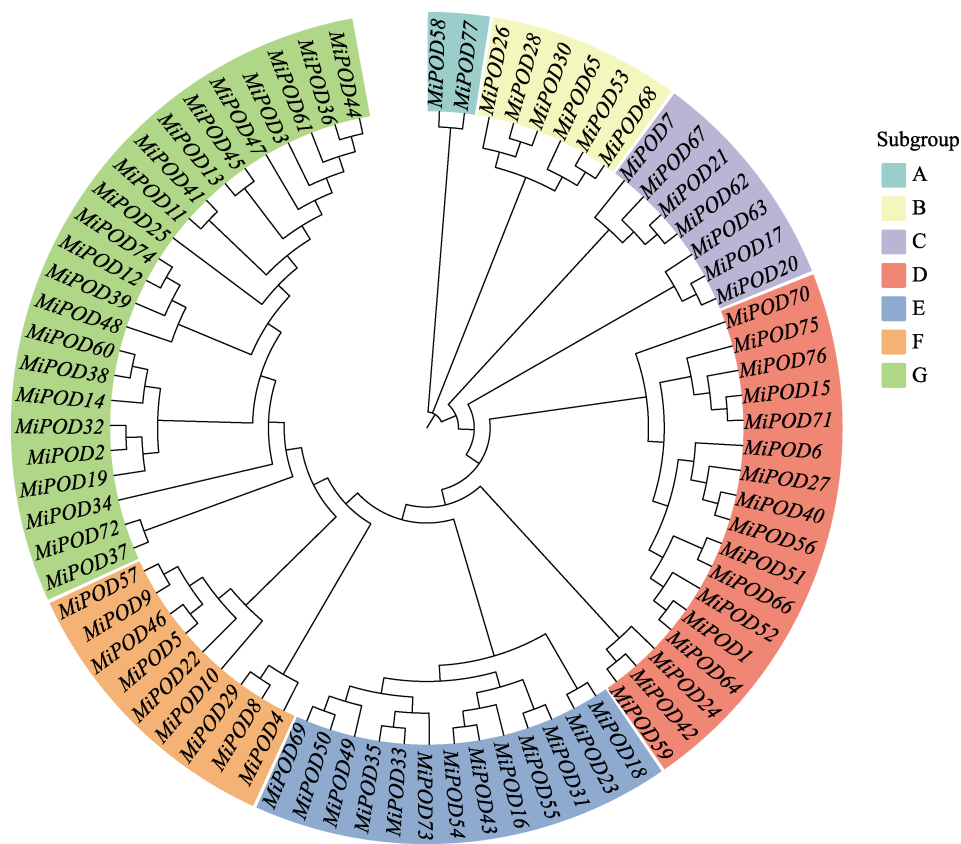


图 1 杧果 POD 基因家族系统发育树
Fig. 1 Phylogenetic tree of POD gene family in *M. indica L.*

2.2 MiPOD 基因结构、保守基序及保守结构域分析

基因结构可视化分析结果如图 2 所示。MiPOD 基因家族成员所含外显子与内含子的数量并不均一, 家族成员含有 0~6 个不等的内含子, 但进化关系相近的成员间趋于相同。A 组的 *MiPOD58* 含有 4 个外显子与 3 个内含子, *MiPOD77* 仅含有 2 个外显子与 1 个内含子; B、E、F 组均含有 4 个

外显子, 3 个内含子; C 组均含有 4 个外显子, 3 个内含子; D 组含有 0~6 个内含子, 其中多为 4 个外显子, 3 个内含子; G 组含有 3 个外显子, 但 *MiPOD11* 含有 7 个外显子。总之, 77 个 *MiPOD* 基因中, 有 37 个 (48.1%) 家族成员的基因结构为 4 个外显子与 3 个内含子。

保守基序分析结果如图 3 所示。亲缘关系越近的成员其基序结构越相似, 绝大部分的 MiPOD

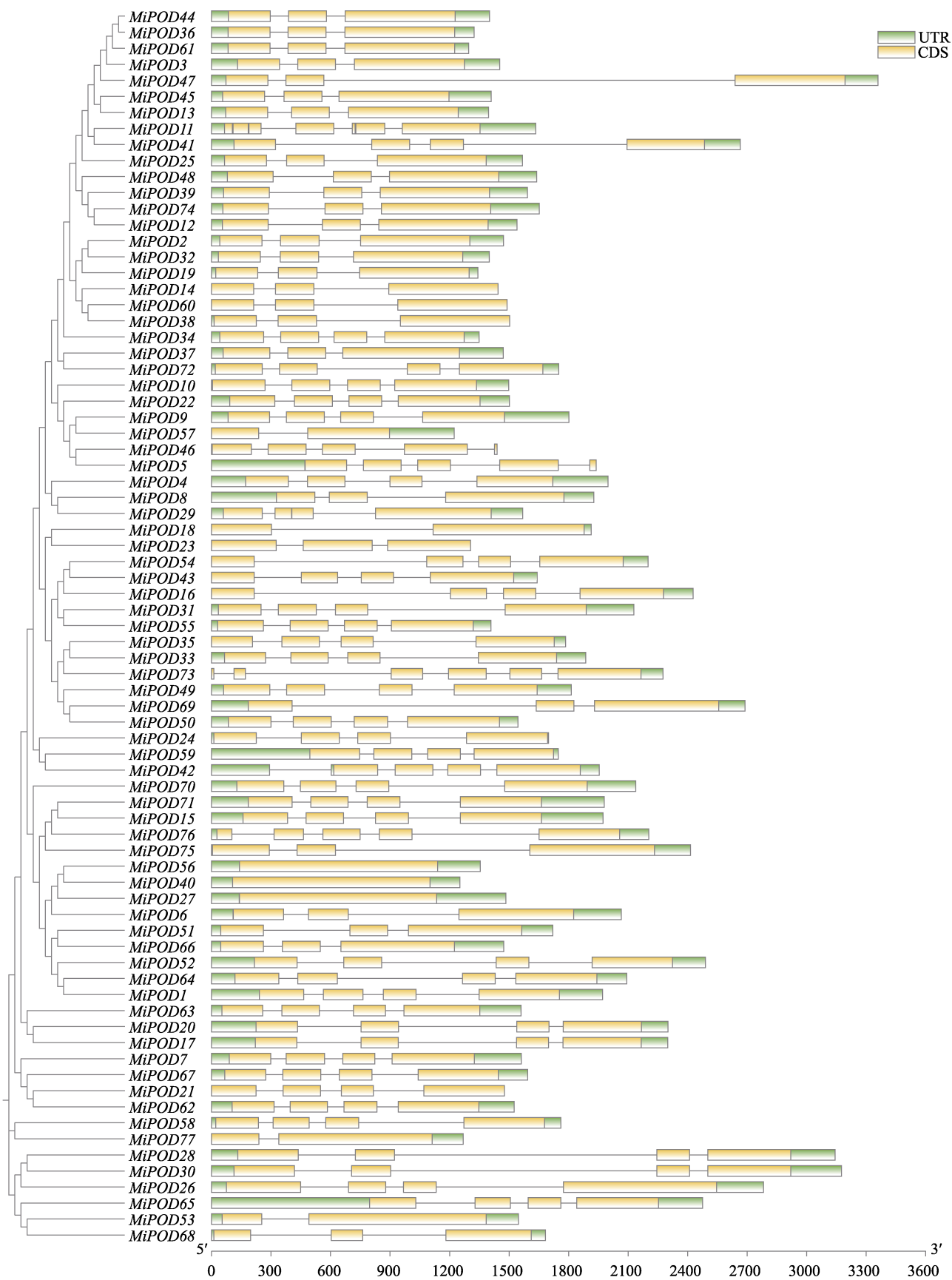


图 2 杠果 *POD* 基因结构分析

Fig. 2 Analysis of *POD* gene structure in *M. indica* L.

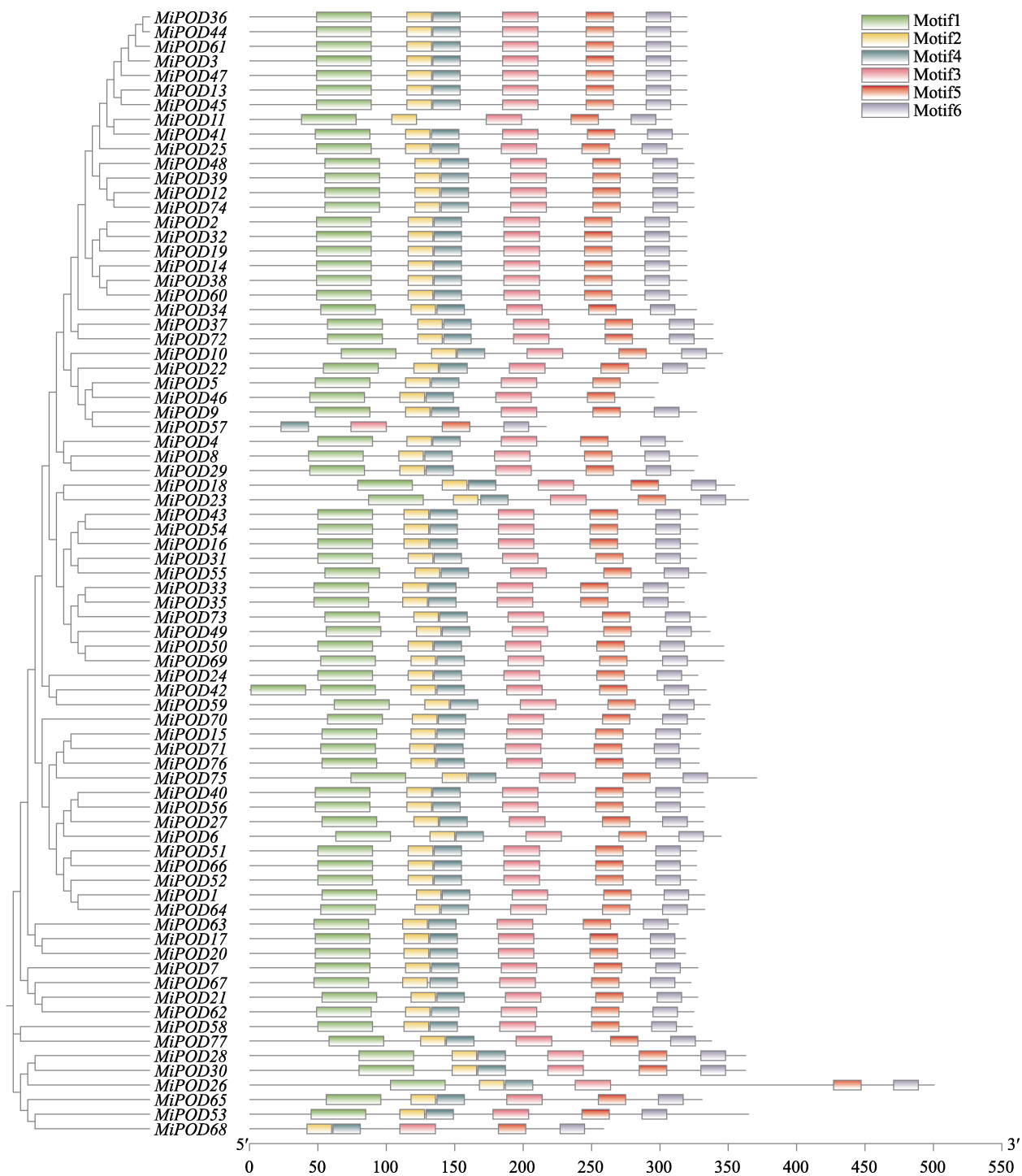


图 3 杧果 *POD* 基因保守基序分析

Fig. 3 Analysis of conserved motifs of *POD* genes in *M. indica* L.

基因家族成员均包含 motif1-6,且均以 N→C 端按序排列,但 *MiPOD57* 缺失 motif1 与 motif2, *MiPOD11* 缺失 motif3, *MiPOD42* 存在 2 个 motif1, *MiPOD68* 缺失 motif1; motif4-6 在 *MiPOD* 更为保守,这可能表明 motif4-6 在 *POD* 蛋白功能中有更为重要的作用。

保守结构域作为蛋白质三级结构的基本结构单位,是蛋白功能的重要单元。杧果 *POD* 家族成员蛋白保守结构域分析结果如图 4 所示,所有的杧果 *POD* 家族成员均包含 1 个共同的结构域,在进化过程中并没有出现变化,由此表明 secretory_peroxidase 结构域决定了 *POD* 蛋白的功能。

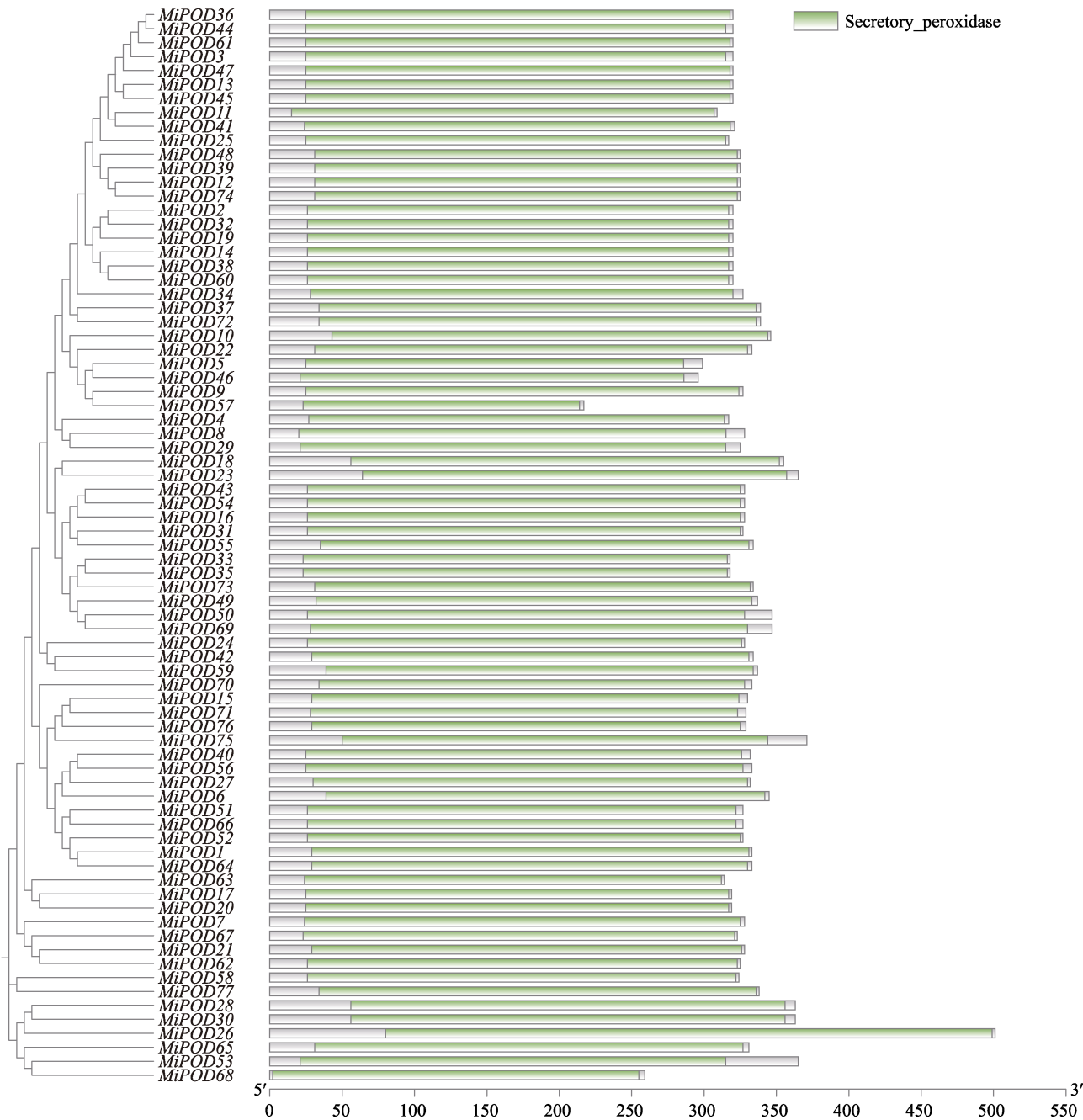


图 4 杧果 POD 蛋白保守结构域分析

Fig. 4 Analysis of conserved domains of POD proteins in *M. indica* L.

2.3 MiPOD 家族成员染色体分布、物种内共线性和选择压分析

染色体定位分析表明, MiPODs 分布在 20 条不同染色体与 2 条碎片片段上。MiPOD 家族成员在染色体上的分布并不均匀, Chr1、Chr2 上集中了大量的 MiPOD 基因, 而在 Chr3、Chr4、Chr11、Chr13、Chr17、Chr20 和 2 条碎片片段的基因密度较高的区域中仅包含 1 个 MiPOD 基因。

共线性分析表明, 27 个 MiPOD 基因 (35%)

参与了串联复制, 共产生了 7 个串联复制基因簇, 分布于 Chr1、Chr2、Chr14、Chr16、Chr18 等 5 个染色体上; 33 个基因 (42.8%) 间共发现了 26 对同源基因, 这些基因分布于 18 条染色体与 2 条碎片片段上 (图 5)。说明除了 Chr7 与 Chr13 外的片段复制在杧果 POD 基因家族进化复制的过程中起主导作用。

同源基因间的 K_a/K_s 值均远小于 1 (表 2), 说明进化过程中主要受到纯化选择压力的影响。

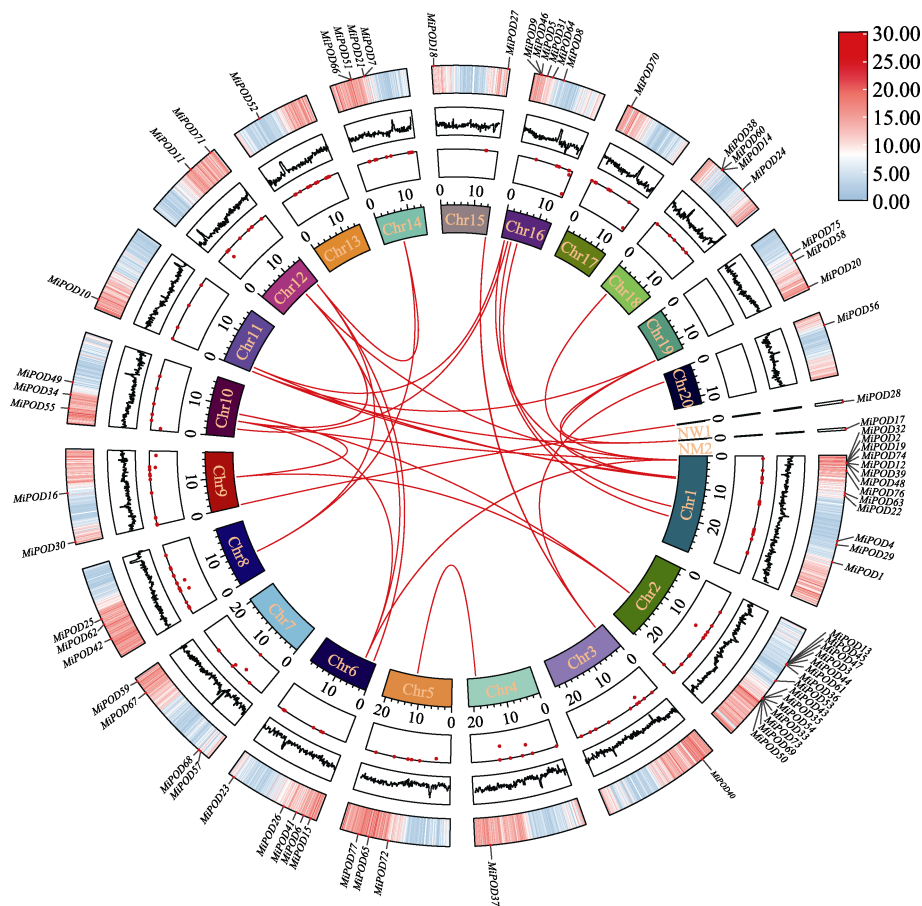


图 5 杧果 *POD* 基因的共线性分析

Fig. 5 Collinearity analysis of *POD* genes in *M. indica* L.

表 2 杧果 *POD* 复制基因对的 K_a 、 K_s 分析

Tab. 2 K_a and K_s analysis of *POD* replication gene pairs in *M. indica* L.

同源基因对 Homologous gene pairs	K_a	K_s	K_a/K_s	同源基因对 Homologous gene pairs	K_a	K_s	K_a/K_s
MiPOD1-MiPOD64	0.110 485 696	0.396 608 790	0.278 576 015	MiPOD62-MiPOD21	0.177 426 929	0.867 003 815	0.204 643 770
MiPOD29-MiPOD8	0.062 280 782	0.446 430 781	0.139 508 261	MiPOD71-MiPOD21	0.678 326 907	3.459 458 093	0.196 078 949
MiPOD22-MiPOD9	0.059 334 456	0.501 415 705	0.118 333 860	MiPOD40-MiPOD27	0.403 654 055	2.424 788 844	0.166 469 776
MiPOD10-MiPOD9	0.280 094 078	2.698 917 612	0.103 780 151	MiPOD30-MiPOD28	0.003 627 577	0.007 822 757	0.463 721 005
MiPOD22-MiPOD10	0.296 061 575	—	—	MiPOD55-MiPOD31	0.265 556 568	1.557 210 910	0.170 533 463
MiPOD74-MiPOD11	0.307 184 882	2.333 449 192	0.131 644 127	MiPOD32-MiPOD38	0.099 218 297	0.419 437 768	0.236 550 697
MiPOD41-MiPOD11	0.207 223 874	1.814 371 518	0.114 212 482	MiPOD74-MiPOD34	0.314 930 444	—	—
MiPOD34-MiPOD11	0.335 617 419	—	—	MiPOD41-MiPOD34	0.318 098 426	3.253 800 002	0.097 762 132
MiPOD15-MiPOD71	0.020 716 319	0.211 246 521	0.098 067 029	MiPOD37-MiPOD72	0.075 223 331	0.345 009 416	0.218 032 690
MiPOD43-MiPOD16	0.118 546 668	0.372 057 251	0.318 624 802	MiPOD40-MiPOD56	0.128 669 061	0.677 209 451	0.189 998 915
MiPOD16-MiPOD49	0.427 998 985	2.465 920 939	0.173 565 575	MiPOD74-MiPOD41	0.291 442 294	—	—
MiPOD20-MiPOD17	0.001 375 201	—	—	MiPOD43-MiPOD49	0.414 263 453	3.461 702 532	0.119 670 437
MiPOD63-MiPOD20	0.236 277 571	2.819 182 529	0.083 810 668	MiPOD62-MiPOD71	0.706 101 134	2.213 947 238	0.318 933 135

2.4 顺式作用元件分析

对 MiPOD 基因家族成员启动子中与光响应、激素响应和逆境响应相关的顺式作用元件进行可

视化分析，结果如图 6 所示。每一个 MiPOD 家族成员启动子均包含大量的光响应元件（ARE、GT1-motif、TCT-motif、TCCC-motif、AT1-motif、

G-Box、Box 4、MRE、ATC-motif、AE-box、ACE、I-box、GATA-motif、chs-CMA1a、chs-Unit 1 ml、ATCT-motif、LAMP-element、GA-motif、Gap-box、chs-CMA2a、LS7、Box II、Sp1、3-AF1 binding site、TGGCA、P-box、CAG-motif、ACA-motif、GGA-motif、L-box、GTGGC-motif、GATT-motif)。

58 个 *MiPOD* 基因的启动子上存在脱落酸响应元件 (ABRE), 37 个 *MiPOD* 基因启动子序列存在生长素响应元件 (TGA-element、Aux RR-core、TGA-box), 43 个 *MiPOD* 基因启动子序列存在赤霉素响应元件 (GARE-motif、P-box、TATC-box), 50 个 *MiPOD* 基因启动子序列存在茉莉酸甲酯响应元件 (CGTCA-motif、TGACG-motif), 37 个 *MiPOD* 基因启动子序列存在水杨酸响应元件 (TCA-element)。

67 个 *MiPOD* 基因的启动子序列存在抗氧化

反应元件 (ARE), 仅有 *MiPOD8*、*MiPOD27* 启动子序列上存在厌氧诱导的类增强子元件 (GC-motif), 31 个 *MiPOD* 基因的启动子序列存在防御与逆境应答元件 (TC-rich repeats), 40 个 *MiPOD* 基因的启动子序列中存在干旱胁迫应答元件 (MBS), 27 个 *MiPOD* 基因的启动子序列中存在冷害胁迫应答元件 (LTR), 5 个 *MiPOD* 基因的启动子序列中存在机械伤害反应元件 (WUN-motif)。

综上, 不同 *MiPOD* 基因家族成员启动子区域所含的顺式作用元件类型差异较大, *MiPOD60* 的启动子序列中所含元件数目最多, 包括脱落酸、水杨酸、赤霉素、茉莉酸甲酯、抗氧化、防御与逆境应答等 34 个顺式作用元件, 说明其功能较多, 可能在杧果生长发育过程中发挥重要的作用。

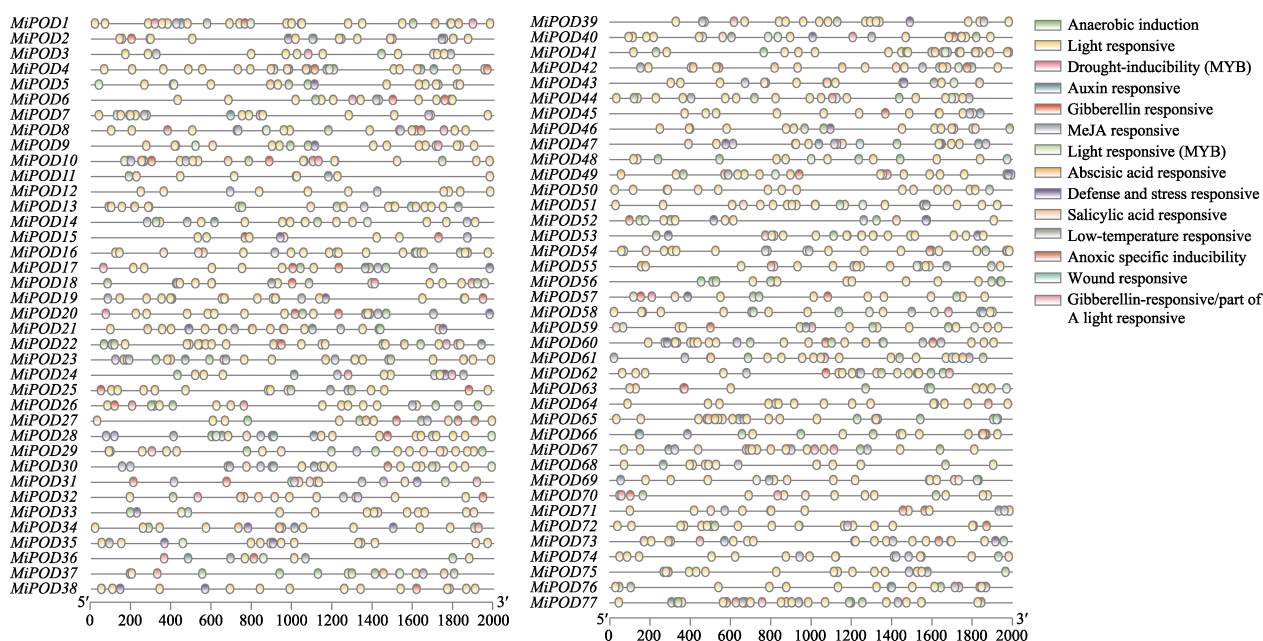


图 6 杧果 *POD* 启动子顺式作用元件分析

Fig. 6 Analysis of *cis* acting elements of *POD* promoter of *M. indica* L.

2.5 *MiPOD* 基因表达模式分析

根据转录组 FPKM 值绘制的热图 (图 7) 发现, 19 个 *MiPOD* 基因在杧果果实生长发育与增强 UV-B 照射下均无表达, 41 个 *MiPOD* 基因在杧果果实生长发育与增强 UV-B 照射下的表达量较低, 其余 17 个 *MiPOD* 基因在增强 UV-B 照射下呈现不同的表达模式。*MiPOD1*、*MiPOD8*、*MiPOD42*、*MiPOD63* 在增强 UV-B 照射下的表达无明显变化。与对照相比, *MiPOD7*、*MiPOD15*、

MiPOD22、*MiPOD25*、*MiPOD27*、*MiPOD30*、*MiPOD48*、*MiPOD64*、*MiPOD71* 在花后 50 d 上调表达, *MiPOD7* 的表达量较高且显著高于对照, *MiPOD4*、*MiPOD41*、*MiPOD52*、*MiPOD75* 在花后 50 d 下调表达, *MiPOD52* 在花后 91 d 下调表达。

为了进一步验证 *MiPOD* 基因在增强 UV-B 照射下的表达模式, 选择 *MiPOD4*、*MiPOD7*、*MiPOD63* 进行 qPCR 分析, 结果如图 8 所示。在

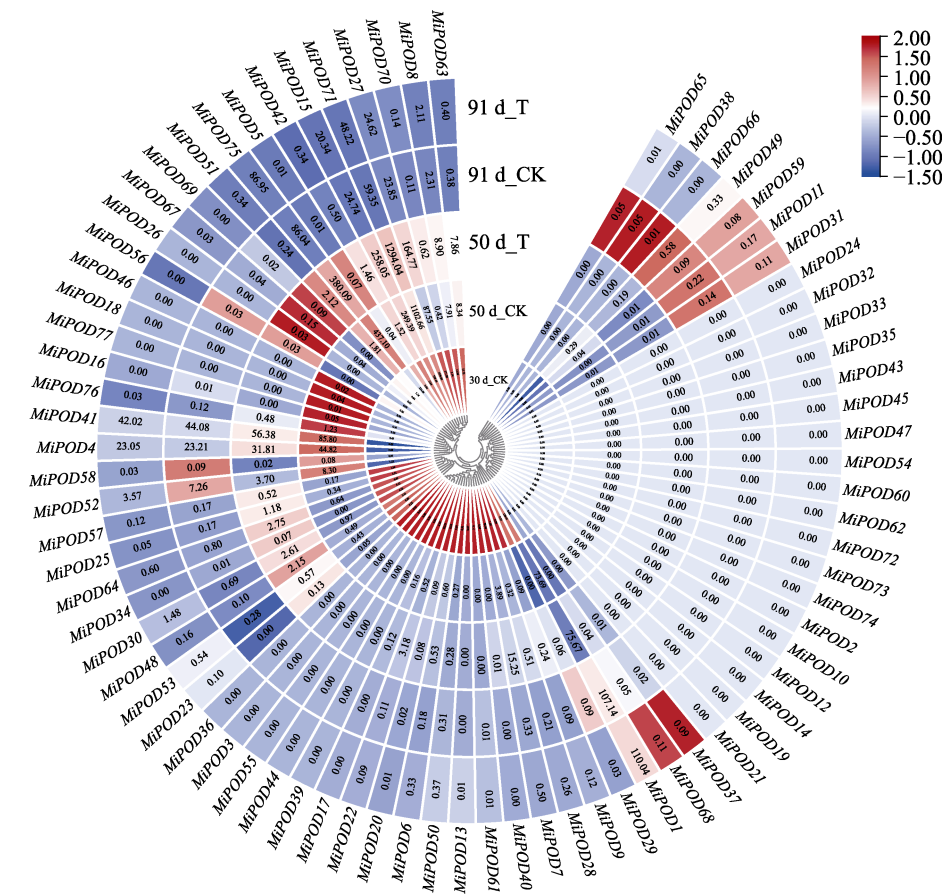


图 7 杧果 *POD* 基因在果肉不同时期的表达模式

Fig. 7 Expression patterns of *POD* genes of *M. indica* L. at different stages

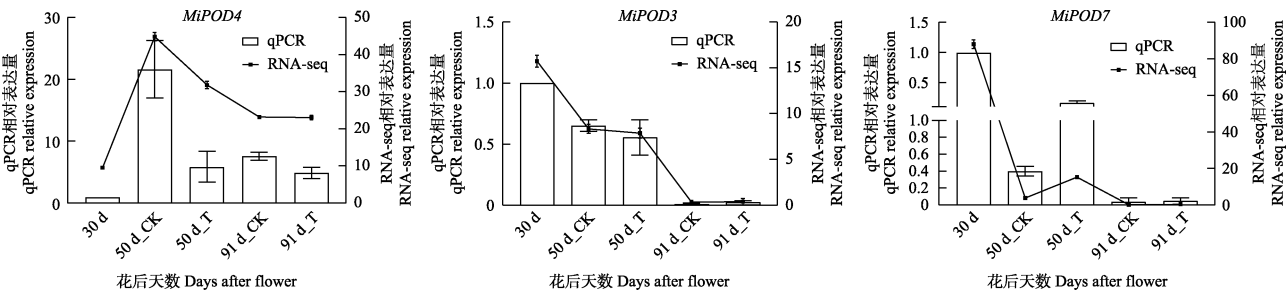


图 8 *MiPOD4*、*MiPOD7*、*MiPOD63* 基因的 qPCR 验证

Fig. 8 qPCR validation of *MiPOD4*, *MiPOD7* and *MiPOD63* genes

增强 UV-B 照射下，*MiPOD4* 在花后 50 d 下调表达（与对照相比），在花后 91 d 的表达量与对照无显著差异；与对照相比，*MiPOD7* 在花后 50 d 上调表达且差异显著，而花后 90 d 的表达量无显著差异；*MiPOD63* 的表达量随生长周期下降，且与对照无显著差异。3 个基因的相对表达模式与转录组较为相符。

3 讨论

本研究在杧果的基因组中鉴定出 77 个杧果

POD 基因家族成员，其编码的氨基酸数量、相对分子量和等电点等理化性质差异明显，与前人对本薯 *POD* 基因的研究相似^[30]。*MiPOD* 基因家族成员数量与拟南芥（73）和菠萝（78）相似^[12, 31]，少于木薯（91）、大豆（124）、马铃薯（124）^[17, 30, 32]，远少于烟草（210）^[33]，这表明与其他植物相比，*MiPOD* 基因家族并没有较大的扩张。基因家族扩展主要通过 3 种模式：多个基因的片段复制、单个基因的串联复制和全基因组复制，本研究鉴定出 33 个 *MiPOD* 基因家族成员参与片段复制，多

于参与串联复制的基因,推测片段复制在 MiPOD 基因家族的进化扩增过程中发挥重要作用。

拟南芥与马铃薯 POD 家族成员的内含子与外显子模式中,占比较大的均为 3 个内含子、4 个外显子^[12, 32]。本研究结果表明,48.1%的 MiPOD 基因的结构与其一致,其余的绝大部分家族成员基因的内含子数量小于 3。因此,推测原始 MiPOD 的基因结构为 3 个内含子、4 个外显子模式,内含子数量减少是 MiPOD 基因进化的主要模式。

脱落酸、生长素、油菜素内酯、细胞分裂素等植物激素在植物响应逆境胁迫的过程起到信号传导的作用,介导响应逆境胁迫的代谢物质合成^[34], 芒果与大豆的 POD 基因家族启动子含有相似的激素与逆境响应元件^[17], 激素响应元件中包含多种介导逆境胁迫的植物激素,推测 MiPOD 基因家族成员会在不同类型逆境条件下被诱导表达,响应逆境胁迫,行使抗氧化功能。

MiPOD 家族成员在增强 UV-B 照射下具有不同的表达模式,77.9% (60) 的基因不表达或表达量极低,这些基因可能受其他胁迫的调控,剩余 22.1% (17) 基因的表达受 UV-B 胁迫的影响。在花后 50 d 上调或下调表达,在花后 91 d,除 MiPOD25 下调表达外,其余基因均无明显变化; MiPOD7、MiPOD15、MiPOD22、MiPOD25、MiPOD27、MiPOD30、MiPOD48、MiPOD64、MiPOD71 在花后 50 d 时与对照相比呈现上调表达, MiPOD7 显著上调,可能在芒果果实响应 UV-B 胁迫中起到重要作用。结合启动子顺式作用元件分析,呈现上调表达的基因启动子中包含最多的分别是脱落酸响应元件 (10)、茉莉酸甲酯响应元件 (20),在响应 UV-B 胁迫中, MiPOD 基因可能强烈响应脱落酸和茉莉酸甲酯的诱导。

qPCR 相对定量结果验证了 MiPOD4、MiPOD7、MiPOD63 的表达模式,进一步说明了 MiPOD7 在响应 UV-B 胁迫中发挥重要作用。部分相对定量结果与转录组结果不一致,可能是存在 MiPOD 特异的时空表达。

本研究从芒果全基因组中鉴定到 77 个 MiPOD 基因,分析其理化性质、保守结构域、保守基序、系统进化、同源关系、顺式作用元件及在 UV-B 胁迫下的表达模式,初步筛选出 MiPOD7 可能在芒果果实响应 UV-B 胁迫中具有重要作用,本研究为进一步研究芒果 POD 基因对不同信号的响应机制奠定基础。

参考文献

- [1] MATHÉ C, BARRE A, JOURDA C, DUNAND C. Evolution and expression of class III peroxidases[J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2010, 500(1): 58-65.
- [2] WELINDER K G. Superfamily of plant, fungal and bacterial peroxidases[J]. Current Opinion in Structural Biology, 1992, 2(3): 388-393.
- [3] SHIGETO J, TSUTSUMI Y. Diverse functions and reactions of class III peroxidases[J]. New Phytologist, 2016, 209(4): 1395-1402.
- [4] PASSARDI F, COSIO C, PENEL C, DUNAND C. Peroxidases have more functions than a Swiss army knife[J]. Plant Cell Reports, 2005, 24: 255-265.
- [5] SHIGETO J, KIYONAGA Y, FUJITA K, KONDO R, TSUTSUMI Y. Putative cationic cell-wall-bound peroxidase homologues in *Arabidopsis*, AtPrx2, AtPrx25, and AtPrx71, are involved in lignification[J]. Journal of Agricultural and food chemistry, 2013, 61(16): 3781-3788.
- [6] RAGGI S, FERRARINI A, DELLEDONNE M, DUNAND C, RANOCIA P, DE LORENZO G, CERVONE F, FERRARI S. The *Arabidopsis thaliana* class III peroxidase AtPRX71 negatively regulates growth under physiological conditions and in response to cell wall damage[J]. Plant Physiology, 2015, 169(4): 2513-2525.
- [7] YOSHIKAY-BENITEZ D A, YOKOYAMA Y, OHIRA K, FUJITA K, TOMIIE A, KIJIDANI Y, SHIGETO J, TSUTSUMI Y. *Populus alba* cationic cell-wall-bound peroxidase (CWPO-C) regulates the plant growth and affects auxin concentration in *Arabidopsis thaliana*[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2022, 28(9): 1671-1680.
- [8] NAIR P, MALL M, SHARMA P, KHAN F, NAGEGOWDA D A, ROUT P K, GUPTA M M, PANDEY A, SHASANY A K, GUPTA A K, SHUKLA A K. Characterization of a class III peroxidase from *Artemisia annua*: relevance to artemisinin metabolism and beyond[J]. Plant Molecular Biology, 2019, 100(4/5): 527-541.
- [9] JEONG Y J, KIM Y C, LEE J S, KIM D G, LEE J H. Reduced expression of PRX2/ATPRX1, PRX8, PRX35, and PRX73 affects cell elongation, vegetative growth, and vasculature structures in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plants, 2022, 11(23): 3353.
- [10] GAO W, JIANG Y, YANG X, LI T, ZHANG L, YAN S, CAO J, LU J, MA C, CHANG C, ZHANG H. Functional analysis of a wheat class III peroxidase gene, TaPer12-3A, in seed dormancy and germination[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 318.
- [11] COSIO C, DUNAND C. Specific functions of individual class III peroxidase genes[J]. Journal of Experimental Bot-

- any, 2009, 60(2): 391-408.
- [12] TOGNOLLI M, PENEL C, GREPPIN H, SIMON P. Analysis and expression of the class III peroxidase large gene family in *Arabidopsis thaliana*[J]. Gene, 2002, 288(1/2): 129-138.
- [13] WU Y, YANG Z, HOW J, XU H, CHEN L, LI K. Overexpression of a peroxidase gene (*AtPrx64*) of *Arabidopsis thaliana* in tobacco improves plant's tolerance to aluminum stress[J]. Plant Molecular Biology, 2017, 95: 157-168.
- [14] CAI G, ZHANG Y, HUANG L, WANG N. Uncovering the role of PdePrx12 peroxidase in enhancing disease resistance in poplar trees[J]. Journal of Fungi, 2023, 9(4): 410.
- [15] LI Q, QIN X, QI J, DOU W, DUNAND C, CHEN S, HE Y. CsPrx25, a class III peroxidase in *Citrus sinensis*, confers resistance to citrus bacterial canker through the maintenance of ROS homeostasis and cell wall lignification[J]. Horticulture Research, 2020, 1: 130-140.
- [16] LIU H, DONG S, LI M, GU F, YANG G, GUO T, CHEN Z, WANG J. The class III peroxidase gene OsPrx30, transcriptionally modulated by the AT-hook protein OsATH1, mediates rice bacterial blight-induced ROS accumulation[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2021, 63(2): 393-408.
- [17] ALEEM M, RIAZ A, RAZA Q, ALEEM M, ASLAM M, KONG K, ATIF R M, KASHIF M, BHAT J A, ZHAO T. Genome-wide characterization and functional analysis of class III peroxidase gene family in soybean reveal regulatory roles of GsPOD40 in drought tolerance[J]. Genomics, 2022, 114(1): 45-60.
- [18] SU P, YAN J, LI W, WANG L, ZHAO J, MA X, LI A, WANG H, KONG L. A member of wheat class III peroxidase gene family, TaPRX-2A, enhanced the tolerance of salt stress[J]. BMC Plant Biology, 2020, 20: 1-15.
- [19] SU P, SUI C, NIU Y, LI J, WANG S, SUN F, YAN J, GUO S. Comparative transcriptomic analysis and functional characterization reveals that the class III peroxidase gene *TaPRX-2A* regulates drought stress tolerance in transgenic wheat[J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1119162.
- [20] 王宇婷, 周新, 王喆, 王军. 热带水果生产与保鲜以及加工现状[J]. 热带农业科学, 2023, 43 (10): 80-88.
- WANG Y T, ZHOU X, WANG Z, WANG J. Current status of tropical fruit production, preservation, and processing[J]. Tropical Agricultural Science, 2023, 43(10): 80-88. (in Chinese)
- [21] 宋舒婷. 芒果生理参数对干旱胁迫的响应研究[J]. 农业灾害研究, 2023, 13(2): 111-113.
- SONG S T. Study on the response of mango physiological parameters to drought stress[J]. Agricultural Disaster Research, 2023, 13(2): 111-113. (in Chinese)
- [22] ZUAZO V H D, GARCÍA-TEJERO I F, RODRÍGUEZ B C, TARIFA D F, RUIZ B G, SACRISTÁN P C. Deficit irrigation strategies for subtropical mango farming. a review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2021, 41(1): 13.
- [23] LÉCHAUD M, JOAS J. An overview of preharvest factors influencing mango fruit growth, quality and postharvest behaviour[J]. Brazilian Journal of Plant Physiology, 2007, 19: 287-298.
- [24] 刘志田, 罗关兴, 王军, 陈艳琼. 水分对芒果果实生长及品质的影响[J]. 中国热带农业, 2007(1): 32-33.
- LIU Z T, LUO G X, WANG J, CHEN Y Q. The effect of moisture on the growth and quality of mango fruits[J]. Tropical Agriculture in China, 2007(1): 32-33. (in Chinese)
- [25] 余文琴, 刘星辉. 低温胁迫下杧果叶片若干生理生化变化[J]. 福建农业大学学报, 2001, 30(2): 180-184.
- SHE W Q, LIU X H. Several physiological and biochemical changes in mango leaves under low temperature stress[J]. Journal of Fujian Agricultural University, 2001, 30(2): 180-184. (in Chinese)
- [26] SUKHVIBUL N, WHILEY A W, SMITH M K, HETHERINGTON S E. Susceptibility of mango (*Mangifera indica* L.) to cold-induced photoinhibition and recovery at different temperatures[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 2000, 51(4): 503-513.
- [27] ANSARI M W, RANI V, SHUKLA A, BAINS G, PANT R C, TUTEJA N. Mango (*Mangifera indica* L.) malformation: a malady of stress ethylene origin[J]. Physiology & Molecular Biology of Plants, 2015, 21(1): 1-8.
- [28] NAGAMANI J E, SHIVASHANKARA K S, ROY T K. Role of oxidative stress and the activity of ethylene biosynthetic enzymes on the formation of spongy tissue in 'Alphonso' mango[J]. Journal of Food Science and Technology, 2010, 47(3): 295-299.
- [29] 陈甜甜, 税贤, 钱敏杰, 施绍璞, 柳凤, 周开兵. 增强 UV-B 辐射对“台农一号”杧果果实品质及其抗氧化酶防御系统的影响[J/OL]. 中国南方果树, (2024-03-29)[2024-07-28]. <https://doi.org/10.13938/j.issn.1007-1431.20230425>.
- CHEN T T, SHUI X, QIAN M J, SHI S P, LIU F, ZHOU K B. Effects of enhanced UV-B radiation on the quality and antioxidant enzyme defense system of "Tainong-1" mango [J/OL]. Southern China Fruit Tree, (2024-03-29)[2024-07-28]. <https://doi.org/10.13938/j.issn.1007-1431.20230425>. (in Chinese)
- [30] WU C, DING X, DING Z, TIE W, YAN Y, WANG Y, YANG H, HU W. The class III peroxidase (POD) gene family in cassava: identification, phylogeny, duplication, and expression[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(11): 2730.

- [31] HOU X, LU Z, HONG K, SONG K, GU H, HU W, YAO Q. The class III peroxidase gene family is involved in ascorbic acid induced delay of internal browning in pineapple[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 953623.
- [32] YANG X, YUAN J, LUO W, QIN M, YANG J, WU W, XIE X. Genome-wide identification and expression analysis of the class III peroxidase gene family in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *Frontiers in Genetics*, 2020, 11: 593577.
- [33] CHENG L, MA L, MENG L, SHANG H, CAO P, JIN J. Genome-wide identification and analysis of the class III peroxidase gene family in tobacco (*Nicotiana tabacum*)[J]. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 916867.
- [34] WAADT R, SELLER C A, HSU P K, TAKAHASHI Y, MUNEMASA S, SCHROEDER J I. Plant hormone regulation of abiotic stress responses[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022, 23(10): 680-694.