

割手密 SsPYL 基因家族的全基因组鉴定及干旱胁迫下的表达模式分析

徐屈楠茜^{1,2}, 王誉洁^{1,2}, 陈疏影^{1,2,3}, 何丽莲^{1,2,3*}, 李富生^{1,2,3*}

1. 云南农业大学农学与生物技术学院, 云南昆明 650201; 2. 云南农业大学甘蔗研究所, 云南昆明 650201; 3. 云南省作物生产与智慧农业重点实验室, 云南昆明 650201

摘要: PYR/PYL/RCAR (PYL) 基因家族作为脱落酸 (ABA) 的核心受体, 在植物响应干旱等非生物胁迫的信号通路中发挥关键调控作用。割手密 (*Saccharum spontaneum* L.) 作为甘蔗抗逆育种的重要野生近缘种, 蕴藏丰富的抗旱遗传资源, 但目前其 PYL 基因家族的系统鉴定与功能分析尚未见报道。本研究基于割手密基因组数据 (*Saccharum spontaneum* Np-X 2021), 通过生物信息学方法鉴定 SsPYL 基因家族成员, 系统解析其理化性质、染色体定位、进化关系、基因结构、保守基序及启动子顺式作用元件, 并结合实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 技术分析其核心成员在干旱胁迫下的表达模式。结果显示, 在割手密基因组中鉴定到 32 个 SsPYL 基因, 命名为 SsPYL1~SsPYL32, 其编码蛋白氨基酸长度为 149~385 个, 多数为酸性亲水性蛋白, 主要定位于细胞质, 二级结构以 α -螺旋和无规则卷曲为主。此外, SsPYLs 在染色体上呈不均匀分布, 片段重复是其家族扩张的主导机制, 且与水稻 OsPYL 基因家族存在 54 对共线性基因, 体现单子叶植物中该家族的进化保守性。系统进化分析结果显示, 32 个 SsPYL 分为 3 个亚家族, 同一亚家族成员具有相似的保守基序组成和基因结构, 所有成员均含 PYR_PYL_RCAR_like 标志性结构域。SsPYL 基因启动子区富含 ABRE、ARE、LTR 等激素响应和非生物胁迫相关顺式作用元件; 干旱胁迫下, 8 个 SsPYL 基因 SsPYL1、SsPYL3、SsPYL4、SsPYL6、SsPYL8、SsPYL14、SsPYL19 和 SsPYL24 的表达量极显著上调 ($P<0.01$), 其中 SsPYL8、SsPYL14、SsPYL19 上调幅度超过 5 倍, 推测其为割手密抗旱调控的关键候选基因。本研究系统解析割手密 SsPYL 基因家族的分子特征与干旱响应模式, 为深入探究其在 ABA 介导的抗旱信号通路中的功能机制提供理论依据, 同时为甘蔗抗旱性遗传改良提供重要基因靶点。

关键词: 甘蔗; 割手密; PYL 家族; 抗旱性; 表达分析

中图分类号: S566.1 文献标志码: A

Genome-wide Identification of the SsPYL Gene Family and Analysis of the Expression Patterns under Drought Stress in *Saccharum spontaneum* L.

XU-QU nanxi^{1,2}, WANG Yujie^{1,2}, CHEN Shuying^{1,2,3}, HE Lilian^{1,2,3*}, LI Fusheng^{1,2,3*}

1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201, China; 2. Sugarcane Research Institute, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan 650201, China; 3. Key Laboratory for Crop Production and Smart Agriculture of Yunnan Province, Kunming, Yunnan 650201, China

Abstract: The PYR/PYL/RCAR (PYL) gene family (Pyrabactin Resistance 1/PYR1-Like/Regulatory Component of ABA Receptor), as core receptors of abscisic acid (ABA), play a pivotal regulatory role in the signaling pathways of

收稿日期 2025-11-27; 接受日期 2025-12-09

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31960451); 云南省重大科技专项 (No. 202202AE090021); 云南省省级甘蔗昆明种质资源圃建设项目 (2025—2026 年)。

作者简介 徐屈楠茜 (2001—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 甘蔗资源研究与利用。*通信作者 (Corresponding author): 何丽莲 (HE Lilian), E-mail: helilian905@sohu.com; 李富生 (LI Fusheng), E-mail: Lfs810@sina.com。

plant responses to abiotic stresses such as drought. *Saccharum spontaneum* L. (wild sugarcane), an important wild relative for sugarcane stress-resistant breeding, harbors abundant drought-tolerant genetic resources. However, systematic identification and functional analysis of its *PYL* gene family remain unreported to date. Based on the *S. spontaneum* genome data (*Saccharum spontaneum* Np-X2021), the study identified members of the *SsPYL* gene family using bioinformatics approaches, and systematically analyzed the physicochemical properties, chromosomal localization, phylogenetic relationships, gene structures, conserved motifs, and *cis*-acting elements in promoters. Additionally, quantitative real-time PCR (qRT-PCR) was employed to investigate the expression patterns of core members under drought stress. The results showed that 32 *SsPYL* genes, designated as *SsPYL1* to *SsPYL32*, were identified in the *S. spontaneum* genome. The encoded proteins ranged in length from 149 to 385 amino acids, with most being acidic and hydrophilic proteins primarily localized in the cytoplasm. The secondary structure was dominated by α -helices and random coils. Furthermore, *SsPYLs* exhibited uneven distribution across chromosomes, and segmental duplication was the dominant mechanism driving family expansion. A total of 54 pairs of syntenic genes were identified between *SsPYLs* and rice *OsPYL* genes, reflecting the evolutionary conservation of this family among monocotyledonous plants. Phylogenetic analysis clustered the 32 *SsPYLs* into three subfamilies, with members of the same subfamily sharing similar conserved motif compositions and gene structures. All *SsPYL* proteins contained the signature PYR_PYL_RCAR_like domain. The promoter regions of *SsPYL* genes were enriched in hormone-responsive and abiotic stress-related *cis*-acting elements, such as ABRE (ABA-responsive element), ARE (anaerobic responsive element), and LTR (low-temperature responsive element). Under drought stress, the expression levels of eight *SsPYL* genes (*SsPYL1*, *SsPYL3*, *SsPYL4*, *SsPYL6*, *SsPYL8*, *SsPYL14*, *SsPYL19* and *SsPYL24*) were extremely significantly upregulated ($P < 0.01$), among which *SsPYL8*, *SsPYL14* and *SsPYL19* showed more than 5-fold upregulation. The genes are thus speculated to be key candidate genes regulating drought tolerance in *S. spontaneum*. The study represents the first systematic characterization of the molecular features and drought-responsive patterns of the *SsPYL* gene family in *S. spontaneum*. It would provide a theoretical basis for further exploring the functional mechanisms in ABA-mediated drought stress signaling pathways and offer important gene targets for the genetic improvement of drought tolerance in sugarcane.

Keywords: sugarcane; *Saccharum spontaneum* L.; *PYL* family; drought resistance; expression analysis

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2026.03.001

脱落酸 (abscisic acid, ABA) 是植物生长发育过程中的关键激素, 不仅广泛参与调控植物生长发育的多个环节, 还在植物响应高温、低温、高盐、干旱等非生物胁迫时发挥核心调控作用^[1-2]。ABA 信号转导途径依赖受体与信号传导通路关键成员的协同互作, 其中 PYR/PYL/RCAR (pyrabactin resistance 1/pyr1-like/regulatory component of ABA receptor, PYL) 蛋白是 ABA 的主要受体家族。该类蛋白与蛋白磷酸酶 2C (protein phosphatase 2C, PP2C)、蔗糖非发酵相关蛋白激酶家族 2 (sucrose non-fermenting-related protein kinase 2, SnRK2) 及下游转录因子等, 共同构成 ABA 信号转导途径的核心调控模块^[3-4]。正常生理条件下, 植物体内 ABA 含量维持在较低水平, PP2C 与 SnRK2 特异性结合并抑制 SnRK2 激酶活性, 从而导致下游 ABA 信号通路关闭; 当植物感知内部发育信号或遭遇外界非生物胁迫时, 体内 ABA 含量升高, ABA 与 PYL 蛋白结合引发其构象改变, 进而促进 PYL-PP2C 复合物形成, 从而解除 PP2C 对 SnRK2 的抑制作用, 磷酸化的 SnRK2 激

活 ABA 反应元件结合因子 (ABF), 并启动对胁迫的下游反应^[5-8]。近年来, PYL 基因家族在不同植物中被陆续鉴定和分析, 为揭示 ABA 信号通路的进化与功能提供了重要线索。

目前, 模式植物拟南芥的 PYL 家族已经得到了较为全面的研究。在拟南芥中已鉴定出 14 个高度保守的 PYL 蛋白^[9], 研究发现 *AtPYL1*、*AtPYL2* 和 *AtPYL3* 基因的过表达可以提高拟南芥的抗旱性和水分利用效率^[10]。在干旱胁迫下, *AtPYL5* 的过表达降低蒸腾速率, 减少水分损失和氧化应激损伤, 提高光合作用速率^[11]。过表达 *AtPYL4*、*AtPYL8* 和 *AtPYL13* 基因可以提高拟南芥的抗旱性^[12-15]。此外, 研究表明在水稻中过表达 *OsPYL5* 基因, 显著增强水稻抗旱性^[16], 而将 *OsPYL3* 转入拟南芥中发现, 转基因拟南芥的抗旱性显著提高^[17]。在玉米中, 过表达 *ZmPYL8* 能提高转基因拟南芥对 ABA 的敏感性, 具有更高的脯氨酸积累和更低的丙二醛含量, 增强植株的耐旱性^[18]。REN 等^[19]的研究表明, 山葡萄 *VaPYL4* 基因的过表达极显著地提高转基因拟南芥株系在干旱 18 d

后复水的存活率。WANG 等^[20]研究发现, 敲除 *GhPYL9* 基因的棉花植株对 20% 聚乙二醇 6000 (PEG) 诱导的干旱的耐受性明显降低, 施加外源 PEG 可促进棉花中 *GhPYL9* 基因的高表达, 且其与氧化还原信号元件和转录因子共表达, 表明 *GhPYL9* 可能通过影响棉花中多个下游胁迫相关基因的表达, 使其对渗透胁迫的耐受性起到积极地调控作用。上述结果均表明植物 PYL 基因家族对植物的抗逆育种具有重要意义。

甘蔗 (*Saccharum officinarum* L.) 是我国食糖生产的第一大原料, 其高产稳产对我国糖料产业和食糖安全稳定具有重要作用^[21]。目前, 随着极端气候的频繁出现, 干旱已成为制约我国甘蔗高产的主要限制因素^[22]。割手密 (*Saccharum spontaneum* L.) 作为甘蔗杂交育种中核心的野生近缘种, 积累了丰富的优异抗逆遗传资源, 是挖掘抗逆功能基因的重要基因库^[23]。系统解析干旱胁迫下割手密抗旱相关基因的表达调控模式与分子机制, 可为甘蔗抗旱性遗传改良提供关键理论依据与基因靶点, 具有重要的理论价值与实践意义。然而目前关于割手密 PYL 基因家族的鉴定和表达模式分析尚未见系统报道。鉴于此, 本研究以割手密基因组数据为基础, 采用生物信息学方法系统鉴定 SsPYL 基因家族成员, 解析其基因结构、染色体定位、进化关系及启动子顺式作用元件等核心特征; 同时结合实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 技术, 进一步对鉴定到的 SsPYL 基因在干旱胁迫下的表达情况进行检测, 以期筛选出与干旱胁迫密切相关的 SsPYL 基因, 为后续开展基因功能验证、分子标记开发及甘蔗抗旱分子育种提供理论支撑与技术参考。

1 材料与方法

1.1 基因家族鉴定与序列分析

从割手密基因组数据库 (<https://sugarcane.gxu.edu.cn/scdb/download>) 中下载割手密的基因组数据 (版本号: *Saccharum spontaneum* Np-X, 2021), 从 TAIR (<https://www.arabidopsis.org>) 数据库中下载拟南芥 PYL 家族蛋白序列, 从 EnsemblPlants (<https://plants.ensembl.org/index.html>) 数据库中下载水稻 PYL 家族蛋白序列。利用 TBtools-II 软件将割手密所有蛋白质序列与拟南芥和水稻 PYL 家族成员进行 Blast, 再利用 Pfam (<http://pfam.xfam.org/search#tabview=tab1>) 数据库和 NCBI-

CDD (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd>) 数据库对候选基因序列的结构域进行验证 (Pfam: PF10604)。利用 TBtools 软件的 Protein parameter Calc 工具分析 PYL 蛋白的理化性质, 包括氨基酸数目、分子质量、等电点、不稳定性指数、脂肪族指数和亲水性。利用 DeepLoc 2.0 (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/DeepLoc-2.0>) 在线软件预测亚细胞定位, 利用 SOPMA (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=NPSA/npsa_sopma_f.html) 在线软件预测蛋白质二级结构。

1.2 染色体定位与共线性分析

从割手密基因组注释文件中提取 PYL 基因家族成员的染色体定位信息, 对 SsPYL 基因家族成员进行系统命名, 明确各基因在染色体上的具体位置, 并利用 TBtools 软件绘制染色体定位图谱。利用 TBtools 软件中的 Advanced Circos 功能对 SsPYL 在进化过程中可能发生的基因复制事件进行预测, 并根据基因复制对信息将预测结果可视化。同时, 利用 TBtools 软件中的 Dual Systemy Plot 功能对割手密和水稻基因组的共线性结果进行可视化分析。

1.3 系统进化分析

利用 MEGA 11 软件将拟南芥和水稻的 PYL 家族的蛋白序列, 与割手密 SsPYL 蛋白序列进行多重序列比对, 使用最大似然法构建系统进化树。根据进化树拓扑结构将 SsPYLs 划分为不同的亚家族, 利用 iTOL (<https://itol.embl.de>) 在线软件对进化树进行美化。

1.4 基因结构、保守基序解析及启动子顺式作用元件预测

从割手密基因组注释文件中检索并提取 SsPYL 基因家族成员的基因结构特征信息, 利用 Gene Structure Display Server (GSDS, <http://gsds.gao-lab.org>) 在线软件解析基因结构。借助 MEME (<https://meme-suite.org>) 在线软件对 SsPYL 基因家族编码蛋白的保守基序进行鉴定与分析, 最大预测基序数设置为 10。利用 TBtools 软件的 Gene Structure View 功能对 SsPYL 基因家族的基因结构特征及保守基序分布模式进行联合可视化分析。此外, 以 SsPYL 基因起始密码子上游 2 kb 的基因组序列作为候选启动子区域, 利用 PlantCARE 数据库对该区域的顺式作用元件进行系统预测与分析, 重点关注激素应答相关、非生物胁迫响应相关及光反应相关顺式作用元件的种

类与分布特征。

1.5 干旱胁迫下割手密 PYL 家族成员表达模式分析

供试材料选取经吕绍芝等^[24]鉴定为强抗旱性的割手密种质无性系 90-53,该材料来源于云南省省级甘蔗昆明种质资源圃(云南农业大学校园内,海拔 1950 m)。将材料以盆栽的方式种植于云南农业大学甘蔗研究所的温室大棚,当供试材料处于苗期(大部分割手密幼苗具 5~6 个叶片)时采用自然干旱法进行干旱胁迫处理。使用烘干法于每日 10:00 测定土壤相对含水量。参照沈庆庆等^[25]的方法,当盆内土壤相对含水量降至 7.5%~10.0%时定义为重度干旱。设定重度干旱为起始时间点(记为胁迫 0 d),继续维持干旱胁迫至 2 d。分别于胁迫 0、2 d 时对+1 叶组织进行采样,迅速置于液氮中,转移至-80℃冰箱保存,用于后续 RNA 的提取和实时荧光定量 PCR 分析。试验设置 3 个生物学重复。

用 Trizol 法提取叶片总 RNA,1.0%琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 的完整性。以总 RNA 为模板,使用逆转录试剂盒(天根,北京)逆转录合成 cDNA,作为实时荧光定量 PCR 的模板,置于-20℃冰箱保存备用。

使用 Primer 5.0 软件设计荧光定量分析的引物(表 1),选用割手密的 *GAPDH* 为内参基因。使用 2×Real Star SYBR Mixture 试剂盒(GenStar,北京)进行 qRT-PCR。基因的相对表达量采用 2^{-ΔΔCt} 法计算,每个样品设置 3 次重复。

2 结果与分析

2.1 SsPYL 基因家族的鉴定与蛋白理化性质分析

经筛选鉴定,在割手密基因组中共获得 32 个 PYL 基因,依次命名为 SsPYL1~SsPYL32。SsPYL 蛋白的理化性质分析结果(表 2)显示:SsPYL 蛋白的氨基酸长度介于 149~385 个之间,理论分子量为 16567.7~42011.02 kDa;等电点(pI)为 4.46~9.93,大部分成员的 pI<7,属于酸性蛋白;不稳定系数为 17.68~62.51,其中 SsPYL8、SsPYL9、SsPYL17、SsPYL18、SsPYL20、SsPYL21、SsPYL26 和 SsPYL32 的不稳定系数<40,为稳定蛋白;脂溶系数介于 66.13~95.30 之间,亲水性指数为-0.590~0.047,表明割手密 PYL 蛋白家族整

表 1 qRT-PCR 引物	
Tab. 1 Primers used for qRT-PCR analysis	
引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence(5'-3')
SsPYL1-F	TCGGCGATGTAGGTG
SsPYL1-R	GCATTGACGGGAGG
SsPYL3-F	GCGATGTAGGTGGCTCAA
SsPYL3-R	TCGTTTCGTGGTTCGATGTG
SsPYL4-F	ACGGTGAGGATGGAGGAGT
SsPYL4-R	TGAGATTGGTAGTGTTCAGGGAG
SsPYL5-F	CATTGACCTCCCTGACACTA
SsPYL5-R	CGTCGCCAAGCACATC
SsPYL6-F	CACATCGACCACGAACGACT
SsPYL6-R	CCACCGCTCCAGAACTAC
SsPYL8-F	TCCTCCTCGGTGTTGCCCTC
SsPYL8-R	CCGCCACATCCTCAGCTTCC
SsPYL14-F	CGTGTCCTCCTCCGTGTT
SsPYL14-R	TCACCGAGTTCACCACC
SsPYL16-F	GGTGTGTCCTCGGTGTTGC
SsPYL16-R	CCAGGGTCTTCGGCTTCTCC
SsPYL19-F	CGTGTCCTCCTCCGTGTT
SsPYL19-R	TCACCGAGTTCACCACC
SsPYL22-F	GGGTGTCGTCCTCGGTGTT
SsPYL22-R	AGGGTCTTCGGCTTCTCCA
SsPYL23-F	CGTGTCCTCCTCCGTGTT
SsPYL23-R	TCACCGAGTTCACCACC
SsPYL24-F	CGCAAGGGAGGCGAAGATAA
SsPYL24-R	CTTTCCGCACGCAACGAG
SsPYL31-F	CATTGACCTCCCTGACACTA
SsPYL31-R	CGTCGCCAAGCACATC
SsPYL32-F	CGACGGTCTCGATGCTC
SsPYL32-R	ATGGCGTCCAAGGCTGAG

体表现为亲水性特征。亚细胞定位预测结果显示,SsPYL8 定位在细胞膜上,SsPYL12 定位在细胞核上,5 个 SsPYLs(SsPYL2、SsPYL15、SsPYL18、SsPYL24、SsPYL29)定位在质体上,其余 25 个 SsPYLs 均定位在细胞质上。蛋白质二级结构预测结果(表 3)显示,SsPYL 家族由 α-螺旋、延伸链、β-转角和无规则卷曲组成。其中,SsPYL1、SsPYL2、SsPYL3、SsPYL6、SsPYL12、SsPYL15、SsPYL16、SsPYL22、SsPYL24、SsPYL25、SsPYL29 等 11 个 SsPYL 蛋白的二级结构组成中无规则卷曲占比最多,其余 SsPYL 蛋白的二级结构的主要组成均为 α-螺旋。

表 2 蛋白质理化性质分析

Tab. 2 Analysis of physicochemical properties of proteins

基因名称 Gene name	基因号 Gene ID	氨基酸数量 Number of amino acid	分子量 Molecular weight/kDa	等电点 pI	不稳定系数 Instability index	脂溶系数 Aliphatic index	亲水性指数 Hydrophilicity index
SsPYL1	Npp.09A008280.1.t1	197	21712.55	5.69	45.07	93.35	-0.254
SsPYL2	Npp.03B029190.1.t1	264	28875.46	8.90	52.35	73.86	-0.423
SsPYL3	Npp.09D008430.1.t1	149	16567.70	4.71	42.69	95.30	-0.237
SsPYL4	Npp.10A002590.1.t1	211	23769.03	6.07	54.04	87.16	-0.404
SsPYL5	Npp.04C009900.1.t1	211	23769.03	6.07	54.04	87.16	-0.404
SsPYL6	Npp.09C009000.1.t1	197	21712.55	5.69	45.07	93.35	-0.254
SsPYL7	Npp.07B006010.1.t1	220	22843.81	6.40	45.28	85.59	0.021
SsPYL8	Npp.10D015610.1.t1	241	25531.62	6.67	38.91	76.93	-0.200
SsPYL9	Npp.10D015610.1.t2	210	22353.04	6.08	37.03	82.67	-0.076
SsPYL10	Npp.01B039890.1.t1	220	22876.86	6.24	43.84	85.14	0.036
SsPYL11	Npp.09A015920.1.t1	208	21910.83	9.22	40.79	90.53	0.024
SsPYL12	Npp.09B008370.1.t1	300	33583.43	9.93	62.51	84.03	-0.504
SsPYL13	Npp.04D009400.1.t1	211	23769.03	6.07	54.04	87.16	-0.404
SsPYL14	Npp.04D008280.1.t1	204	22208.84	6.06	49.44	77.35	-0.351
SsPYL15	Npp.03A029510.1.t1	385	42011.02	8.88	60.68	66.13	-0.590
SsPYL16	Npp.01D017190.1.t1	211	22623.41	5.12	41.26	88.77	-0.191
SsPYL17	Npp.09D007960.1.t1	187	19696.03	4.46	36.48	83.16	-0.014
SsPYL18	Npp.10C014420.1.t1	285	30234.00	6.51	36.52	81.47	-0.108
SsPYL19	Npp.04A009460.1.t1	204	22171.79	5.89	50.28	76.86	-0.329
SsPYL20	Npp.06C012240.1.t1	158	17276.65	4.82	17.68	85.82	-0.233
SsPYL21	Npp.06D011020.1.t1	158	17276.65	4.82	17.68	85.82	-0.233
SsPYL22	Npp.01B029960.1.t1	211	22595.35	5.12	41.57	87.87	-0.202
SsPYL23	Npp.04C008410.1.t1	204	22238.87	6.06	48.84	77.35	-0.353
SsPYL24	Npp.03C033700.1.t1	331	36315.07	8.99	53.01	79.52	-0.246
SsPYL25	Npp.01A028100.1.t1	211	22623.41	5.12	41.26	88.77	-0.191
SsPYL26	Npp.06A010190.1.t1	158	17276.65	4.82	17.68	85.82	-0.233
SsPYL27	Npp.01A039010.1.t1	220	22846.83	6.24	43.84	85.59	0.047
SsPYL28	Npp.01C036270.1.t1	220	22843.81	6.40	45.28	85.59	0.021
SsPYL29	Npp.03D031070.1.t1	301	32606.51	7.28	48.23	76.48	-0.329
SsPYL30	Npp.04B009430.1.t1	204	22266.92	5.89	50.28	78.33	-0.325
SsPYL31	Npp.04B010900.1.t1	211	23740.98	6.07	54.04	86.26	-0.415
SsPYL32	Npp.06B010280.1.t1	158	17276.65	4.82	17.68	85.82	-0.233

表 3 SsPYL 蛋白二级结构分析及亚细胞定位预测

Tab. 3 Secondary structure analysis and subcellular localization prediction of SsPYL proteins

蛋白名称 Protein name	亚细胞定位 Subcellular location	α -螺旋 α -helix/%	延伸链 Extended strand/%	β -转角 β -turn/%	无规则卷曲 Random coil/%
SsPYL1	细胞质	0.3553	0.2132	0.0558	0.3756
SsPYL2	质体	0.3409	0.1553	0.0758	0.4280
SsPYL3	细胞质	0.3490	0.2148	0.0403	0.3960
SsPYL4	细胞质	0.4171	0.1991	0.0521	0.3318
SsPYL5	细胞质	0.4171	0.1991	0.0521	0.3318
SsPYL6	细胞质	0.3553	0.2132	0.0558	0.3756

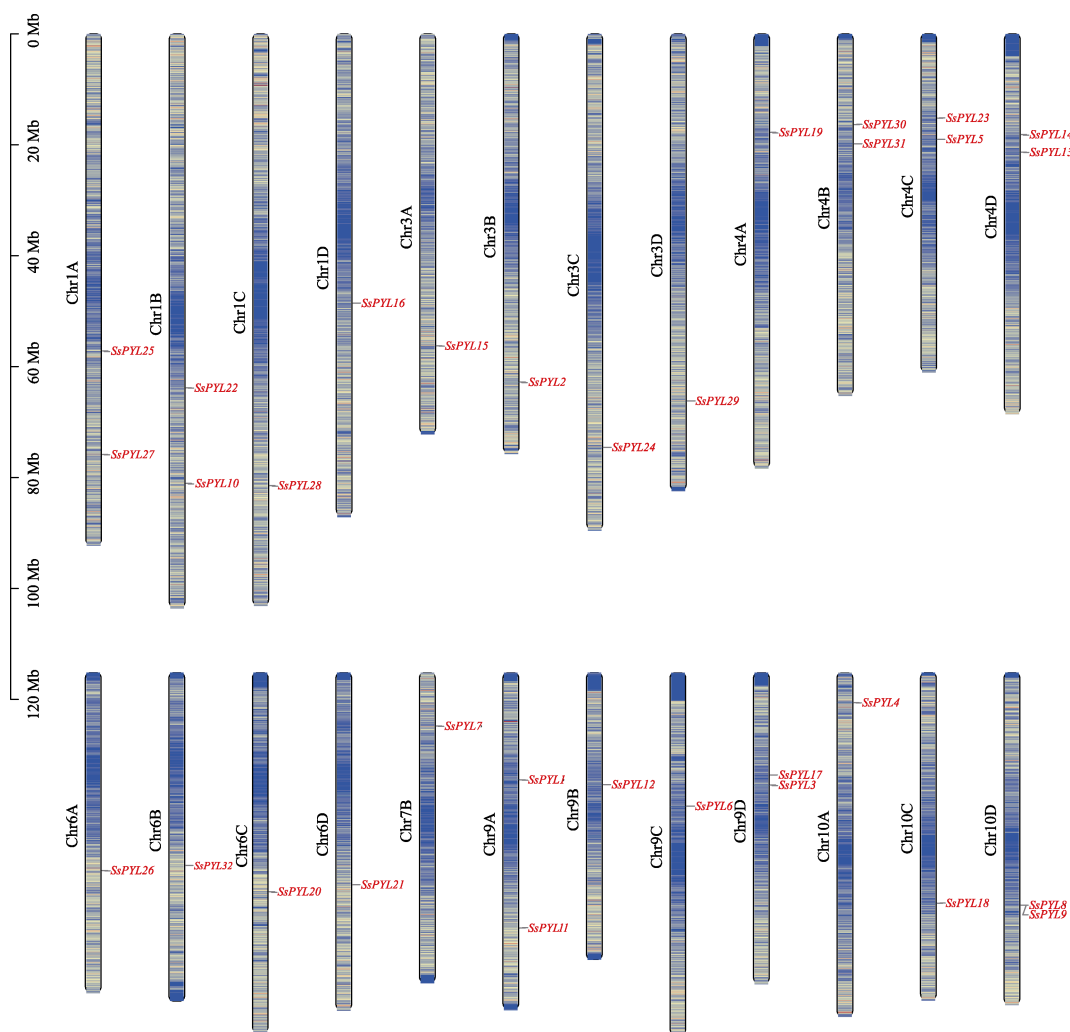
续表 3 SsPYL 蛋白二级结构分析及亚细胞定位预测
Tab. 3 Secondary structure analysis and subcellular localization prediction of SsPYL proteins (continued)

蛋白名称 Protein name	亚细胞定位 Subcellular location	α -螺旋 α -helix/%	延伸链 Extended strand/%	β -转角 β -turn/%	无规则卷曲 Random coil/%
SsPYL7	细胞质	0.4136	0.1545	0.0682	0.3636
SsPYL8	细胞膜	0.4191	0.1535	0.0539	0.3734
SsPYL9	细胞质	0.4619	0.1571	0.0476	0.3333
SsPYL10	细胞质	0.4273	0.1500	0.0682	0.3545
SsPYL11	细胞质	0.4423	0.2019	0.0625	0.2933
SsPYL12	细胞核	0.2800	0.2067	0.0600	0.4533
SsPYL13	细胞质	0.4171	0.1991	0.0521	0.3318
SsPYL14	细胞质	0.4118	0.1618	0.0392	0.3873
SsPYL15	质体	0.2675	0.1740	0.0883	0.4701
SsPYL16	细胞质	0.3602	0.1991	0.0521	0.3886
SsPYL17	细胞质	0.4973	0.1711	0.0481	0.2834
SsPYL18	质体	0.4561	0.1368	0.0456	0.3614
SsPYL19	细胞质	0.4265	0.1765	0.0441	0.3529
SsPYL20	细胞质	0.4304	0.2089	0.0886	0.2722
SsPYL21	细胞质	0.4304	0.2089	0.0886	0.2722
SsPYL22	细胞质	0.3649	0.1659	0.0664	0.4028
SsPYL23	细胞质	0.4216	0.1716	0.0441	0.3627
SsPYL24	质体	0.3293	0.1722	0.0574	0.4411
SsPYL25	细胞质	0.3602	0.1991	0.0521	0.3886
SsPYL26	细胞质	0.4304	0.2089	0.0886	0.2722
SsPYL27	细胞质	0.4182	0.1545	0.0773	0.3500
SsPYL28	细胞质	0.4136	0.1545	0.0682	0.3636
SsPYL29	质体	0.3355	0.1794	0.0631	0.4219
SsPYL30	细胞质	0.4412	0.1618	0.0392	0.3578
SsPYL31	细胞质	0.4171	0.1943	0.0521	0.3365
SsPYL32	细胞质	0.4304	0.2089	0.0886	0.2722

2.2 SsPYL 基因家族染色体定位与共线性分析

SsPYL 基因的染色体定位分析结果显示，SsPYLs 在染色体上不均匀分布（图 1）。其中 SsPYL8 和 SsPYL9 串联分布于染色体 10D 上，表明该基因家族在进化过程中可能发生了基因自我复制事件，进而导致家族基因数量增加。为了深入探究 SsPYL 基因家族的扩增机制，本课题组对割手密基因组中的片段重复和串联重复进行了研究。基因复制事件分析结果显示，SsPYL 基因家族不存在串联重复基因对，片段重复基因对则为 47 对，这表明片段重复是 SsPYL 基因家族扩张的主导机制。为明确基因组结构特征及基因家族的染色体分布与共线性关系，本研究构建了环形可

视化图谱。由图 2 可知，不同染色体间存在显著的共线性关联，表明该基因家族在进化过程中经历了片段复制或染色体重排事件。此外，SsPYL 家族共存在 47 对共线性基因，表明存在基因复制。从基因密度的局部特征来看，各染色体上的 SsPYL 基因呈现出非均匀的分布模式，部分染色体区域（如 Chr7A、Chr7B 等）的基因密度较高，而其他区域相对稀疏，这可能与该家族基因的功能分化或表达调控需求有关。此外，本研究还探究了水稻和割手密之间的同源性，结果显示（图 3）割手密 SsPYL 基因与水稻 OsPYL 家族之间存在 54 对共线性基因，表明割手密和水稻在基因层面具有高度的同源性。

图 1 *SsPYL* 基因家族染色体定位分析Fig. 1 Chromosomal localization analysis of *SsPYL* gene family

2.3 *SsPYL* 基因家族进化树分析

为进一步了解割手密 *SsPYL* 基因功能及其系统进化关系，利用 MEGA 11 软件采用最大似然法，将鉴定获得的 32 个割手密 PYL 蛋白序列与拟南芥、水稻的 PYL 家族蛋白序列构建系统进化树。结果显示，32 个 *SsPYL* 蛋白可划分为 3 个亚家族，其中亚家族 I 包括 *SsPYL8*、*SsPYL9*、*SsPYL14*、*SsPYL17*、*SsPYL18*、*SsPYL19*、*SsPYL23* 和 *SsPYL30*，亚家族 II 包括 *SsPYL1*、*SsPYL3*、*SsPYL4*、*SsPYL5*、*SsPYL6*、*SsPYL12*、*SsPYL13*、*SsPYL31*，亚家族 III 包括 *SsPYL2*、*SsPYL7*、*SsPYL10*、*SsPYL11*、*SsPYL15*、*SsPYL16*、*SsPYL20*、*SsPYL21*、*SsPYL22*、*SsPYL24*、*SsPYL25*、*SsPYL26*、*SsPYL27*、*SsPYL28*、*SsPYL29* 和 *SsPYL32* (图 4)。

2.4 *SsPYL* 基因家族成员的结构、保守基序解析

SsPYL 家族成员氨基酸序列的保守基序分析

结果 (图 5A) 显示，所有基因都包含 Motif3，表明该基序在进化过程中高度保守。多数 *SsPYL* 基因都具有 Motif1、Motif2、Motif5 等核心基序，表明这些基序可能是 PYL 家族执行 ABA 受体功能的结构基础。同时，部分基因 (如 *SsPYL4*、*SsPYL5*、*SsPYL13* 和 *SsPYL31*) 含特有 Motif9，推测其可能存在功能分化。此外，进化亲缘关系较近的基因具有相似的基序排列模式，反映出基序组成与基因进化的协同性。*SsPYLs* 编码蛋白的功能结构域预测结果 (图 5B) 显示，所有成员均含有 Bet v I-like 结构域和 PYR_PYL_RCAR_like 结构域，这是 PYL 家族作为 ABA 受体的标志性结构。*SsPYL12* 还含有 petA 超家族结构域，推测其可能参与特殊的蛋白互作或结构维持过程。结构域长度的差异分析表明，多数基因的核心结构域长度集中在 200~300 个氨基酸区间，而 *SsPYL15*

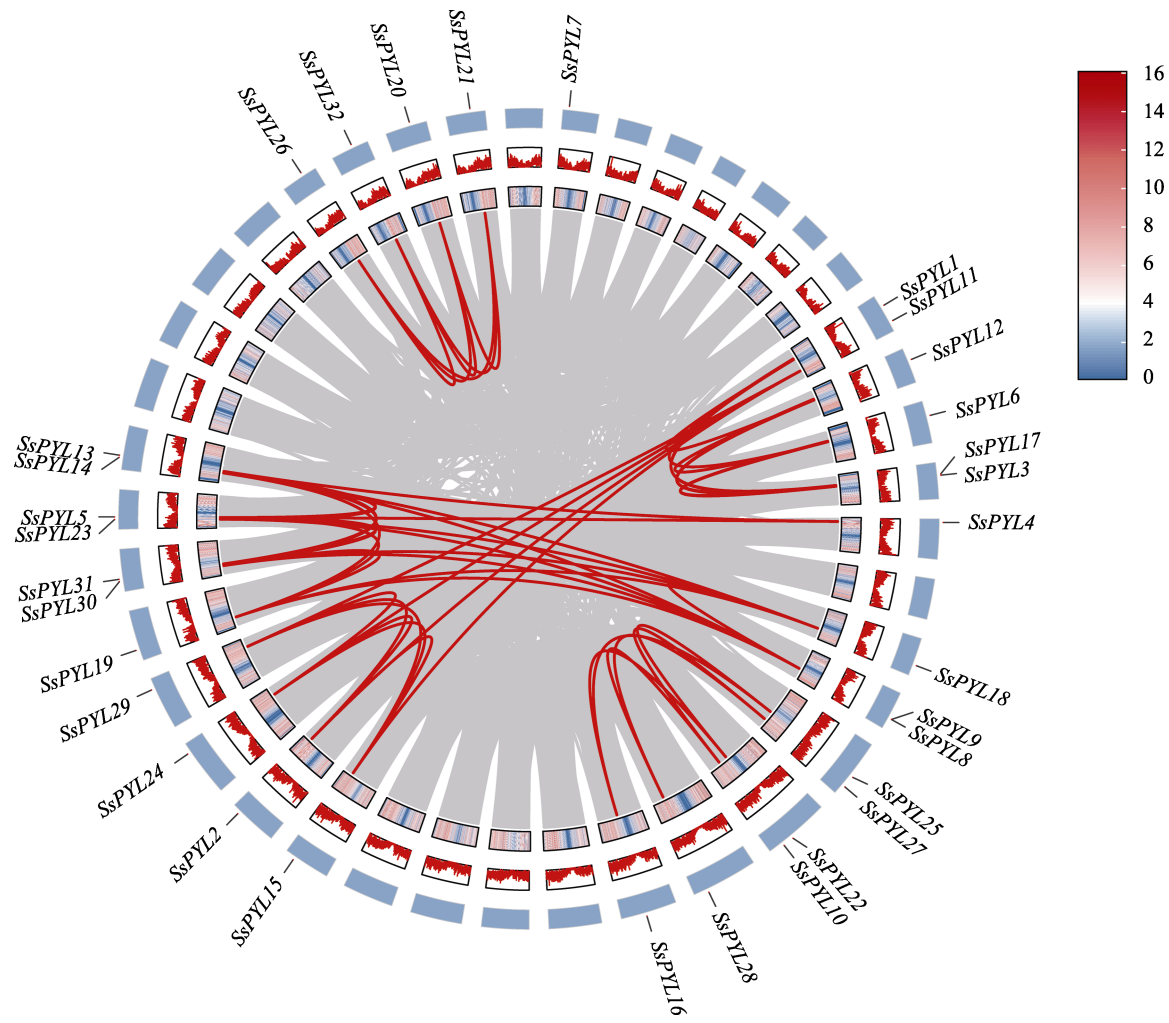


图 2 SsPYL 基因家族共线性分析
Fig. 2 Covariance analysis of SsPYL gene family

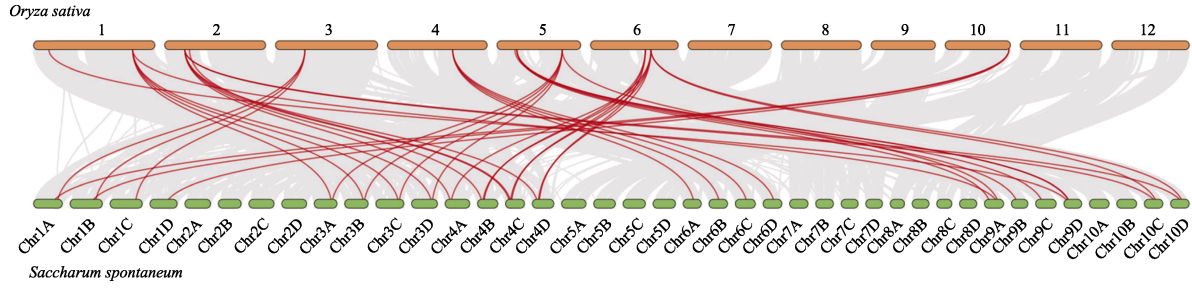


图 3 割手密与水稻 PYL 基因家族成员的同源性分析
Fig. 3 Homology analysis of PYL gene family members between *S. spontaneum* and rice

结构域延伸至 400 个氨基酸以上。通过 GSDS 工具解析 *SsPYL* 基因的结构，发现其基因序列长度差异显著，其中 20 个 *SsPYL* 基因缺乏非编码区，且外显子数量、长度及内含子分布存在分化；部分基因（如 *SsPYL25*、*SsPYL16*）外显子数量少且结构紧凑，而 *SsPYL13*、*SsPYL15* 等基因外显子数量多且结构复杂（图 5C）。

2.5 SsPYL 基因家族成员的启动子区顺式作用元件预测

为探究 *SsPYL* 基因家族的转录调控机制，本研究对其启动子区域的顺式作用元件进行系统分析。结果显示，*SsPYL* 家族 32 个成员的启动子区域分布有多种功能各异的顺式作用元件（图 6）。在非生物胁迫响应元件中，与厌氧诱导相关的

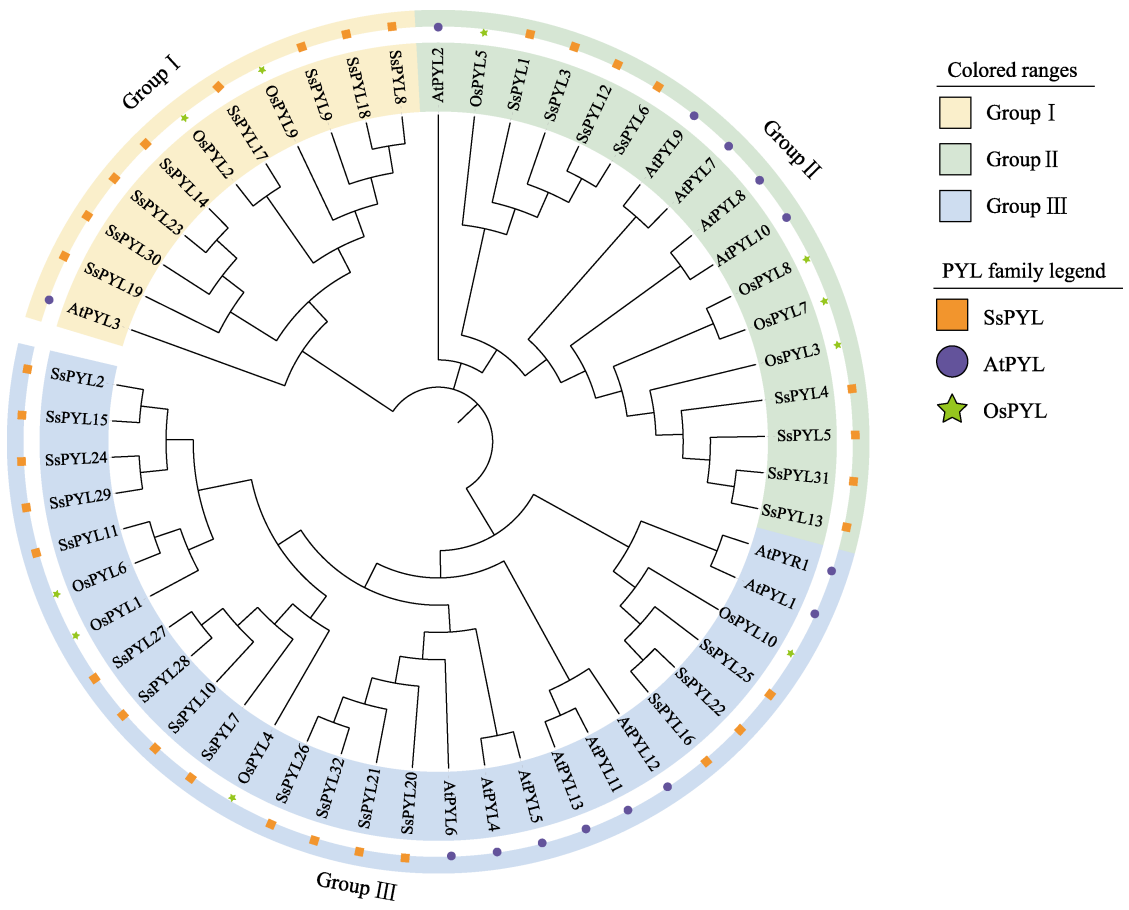


图 4 割手密与拟南芥、水稻 *PYL* 家族进化树

Fig. 4 Phylogenetic tree of *PYL* Family of *S. spontaneum*, *A. thaliana* and *O. sativa*

ARE 元件数量最多,其次为低温响应元件(LTR)。激素相关元件共有 5 种,分别为脱落酸响应元件(ABRE)、生长素响应元件(AuxRR-core)、赤霉素响应元件(GARE-motif)、水杨酸响应元件(TGA-element)和茉莉酸甲酯响应元件(CGTC A-motif、TGACG-motif)。这一结果表明 ABA 信号通路也受到其他植物激素的调控。

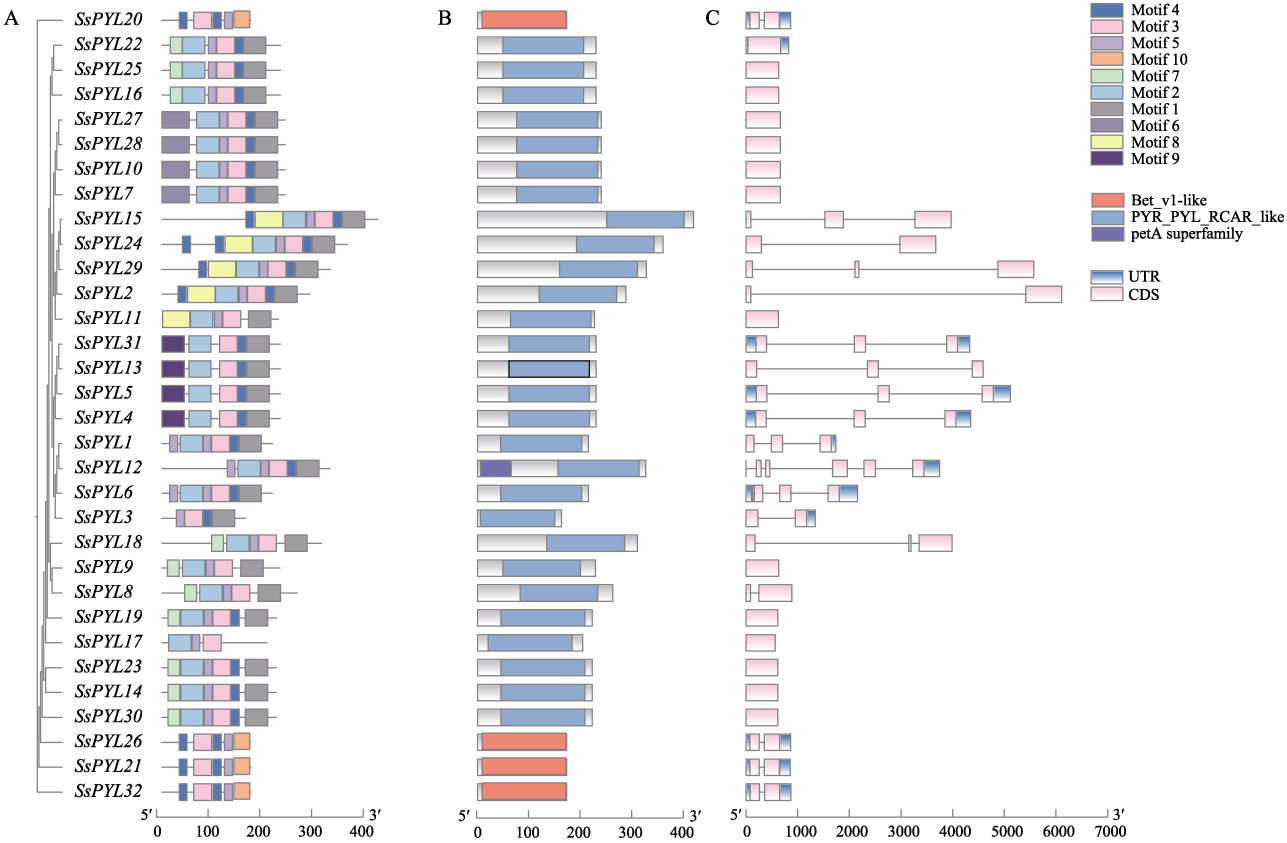
2.6 *SsPYL* 基因在干旱胁迫下的表达分析

采用 qRT-PCR 技术检测干旱胁迫下各 *SsPYL* 基因的相对表达量,分析其表达特征变化,结果如图 7 所示。在干旱胁迫 2 d 后,有 11 个 *SsPYL* 基因的表达量相较于对照呈上升趋势,其中 8 个基因(*SsPYL1*、*SsPYL3*、*SsPYL4*、*SsPYL6*、*SsPYL8*、*SsPYL14*、*SsPYL19* 和 *SsPYL24*)的表达量极显著上升($P<0.01$)。此外,另有 3 个基因(*SsPYL22*、*SsPYL31*、*SsPYL32*)的表达量较对照呈下降趋势。进一步分析各亚家族成员的整体表达特征发现:上调表达的 *SsPYL* 基因中,亚家族 I 所有成员的表达量相较于对照均呈显著上升趋势,且整体上

升幅度较大;亚家族 II 成员的表达量整体呈上升趋势,其中 *SsPYL6* 的表达量最高,仅 *SsPYL31* 的表达量较对照下降;亚家族 III 成员的表达量整体波动幅度较小,仅 *SsPYL24* 的表达量在干旱胁迫后发生显著变化。

3 讨论

ABA 是控制许多重要农艺性状的重要调节剂之一,如种子成熟和萌发、从营养生长到生殖生长的转变以及对非生物和生物胁迫的生理反应^[26-32]。*PYL* 基因家族作为 ABA 受体,是 ABA 信号转导途径的重要组成部分,在植物生长发育中起着不可或缺的作用。本研究通过多种生物信息学方法,在割手密基因组中鉴定到 32 个 *SsPYL* 基因,数量显著多于拟南芥^[9]、水稻^[33]和玉米^[34]等模式植物,这一差异可能与割手密作为甘蔗近缘野生种的强抗逆特性密切相关。对 *SsPYL* 家族进行理化性质分析发现,*SsPYL* 蛋白氨基酸长度介于 149~385 个之间,分子量为 16.6~42.0 kDa,与水稻 *OsPYL*



A: 基因 motif 分布; B: 蛋白结构域; C: 基因结构。

A: Motif distribution of genes; B: Proteins domain; C: Gene structure.

图 5 SsPYL 家族基因保守基序和结构分析

Fig. 5 Conservative motifs and gene structure of SsPYL family genes

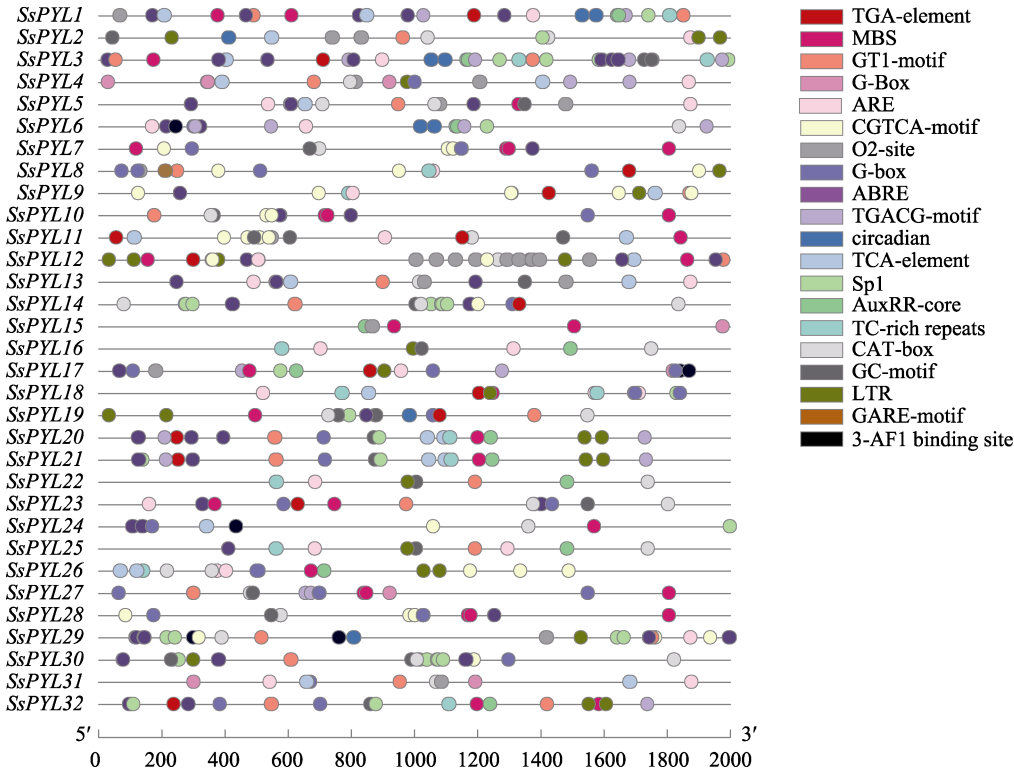
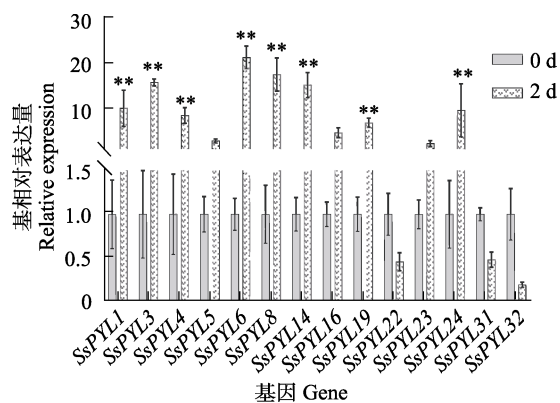


图 6 SsPYL 基因家族启动子顺式作用元件分析

Fig. 6 Analysis of ciselements in promoter regions of SsPYL family genes



**表示差异极显著 ($P < 0.01$)。

** indicates extremely significant difference ($P < 0.01$).

图 7 *SsPYL* 家族基因的表达分析

Fig. 7 Relative expression of *SsPYL* family genes of

蛋白家族的分子量范围基本吻合, 但存在部分大分子成员 (如 *SsPYL15*, 42.0 kDa), 推测其额外的氨基酸序列可能参与特殊的调控过程。本研究发现割手密与水稻之间存在 54 对共线性 *PYL* 基因, 且不同染色体间的共线性关联显著, 表明 *PYL* 家族在单子叶植物进化过程中具有高度的保守性。此外, *SsPYL* 基因在染色体上不均匀分布且存在 47 对片段重复基因, 表明片段重复是其家族扩张的主导机制, 这与禾本科模式植物水稻 *PYL* 基因家族扩张的方式类似。水稻基因组中 *OsPYL* 基因的扩张同样以片段重复为主, 而串联重复贡献较小, 这种保守的扩张模式暗示片段重复在维持 *SsPYL* 家族功能稳定性的同时, 为其功能分化提供遗传素材^[33]。

32 个 *SsPYL* 基因可划分为 3 个亚家族, 这一结果与拟南芥^[9]、水稻^[33]、高粱^[35]和烟草^[36]等的结果一致。进化树分析发现, *SsPYL* 基因家族的 3 个亚家族都与同为禾本科的水稻 *OsPYL* 更为接近, 但 *SsPYL* 大部分亚家族 II 的成员在进化上相对独立。这一结果也与高粱中得到的结果类似, 表明亚家族 II 成员可能为割手密形成后自身进化分化而来, 这些 *SsPYL* 基因可能是割手密为适应环境而分化形成的特有 *PYL* 基因, 对割手密的生长发育具有独特的作用^[35]。基因结构和保守基序往往作为重要特征, 揭示各基因的进化关系和功能差异。Motif3 在所有成员中的普遍存在, 表明其是 *PYL* 家族功能行使的核心基序, 而 Motif9 在 *SsPYL4*、*SsPYL5* 等基因中的特异性分布, 可能是这些基因在 ABA 信号通路中产生功能分化

的结构基础。此外, *SsPYL12* 特有的 *petA* 超家族结构域, 可能使其参与叶绿体呼吸链与 ABA 信号的交叉调控, 这一推测与该基因定位于细胞核且二级结构中无规则卷曲占比最高的特征相符, 表明其可能通过独特的结构参与多元调控网络。基因结构分析显示, *SsPYLs* 含有 1~6 个外显子, 其中 14 个基因只有 1 个外显子, 除 *SsPYL22* 有 1 个非编码区外, 其余基因没有非编码区, 表明其高度保守。部分基因的外显子数量少且结构紧凑, 可能属于进化保守型; 而 *SsPYL12*、*SsPYL31* 等基因的外显子数量多且结构复杂, 推测其可能经历了更多的选择压力或基因重组事件, 为功能分化提供遗传基础。

植物通过感知外部刺激来应对非生物胁迫, 然后激活信号通路, 诱导胁迫相关基因的表达。分析 *PYLs* 基因启动子上的顺式作用元件, 可以更加准确地预测该基因家族成员的功能^[37-38]。本研究发现 *SsPYL* 基因启动子区富含多种激素响应和逆境相关顺式作用元件, 揭示其复杂的转录调控机制。ABRE 元件的广泛分布表明 *SsPYL* 基因的表达受到 ABA 信号的直接调控。此外, MBS 元件是 MYB 转录因子的结合位点, 参与干旱等胁迫响应, 说明相关 *SsPYL* 基因可能在干旱胁迫应答中发挥作用。此外, GT1-motif 和 G-Box 参与光信号调控, 这可能为 *SsPYL* 基因的光响应表达提供分子基础。本研究发现, 8 个 *SsPYL* 基因在干旱胁迫下极显著上调, 其中 *SsPYL8*、*SsPYL14*、*SsPYL19* 的上调幅度超过 5 倍, 推测其为割手密抗旱调控的关键候选基因。研究发现水稻 *OsPYL9* 和拟南芥 *AtPYL3* 过表达株系的抗旱性显著增强, 表明与其处于同一分支上的 *SsPYL8* 等基因可能通过类似的分子机制发挥作用^[10, 39]。此外, *SsPYL22*、*SsPYL31*、*SsPYL32* 的表达量较对照下降, 这可能是由于 *PYL* 基因家族在不同植物组织中的表达水平存在差异^[35, 40]。

本研究通过多种生物信息学方法, 在割手密基因组中鉴定到 32 个 *SsPYL* 基因, 划分为 3 个亚家族。染色体共线性分析和系统发育树分析表明 *PYL* 家族在单子叶植物进化过程中具有高度的保守性。本研究发现 8 个割手密 *SsPYL* 基因在干旱胁迫下极显著上调, 其中 *SsPYL8*、*SsPYL14*、*SsPYL19* 的上调幅度超过 5 倍, 推测其为割手密抗旱调控的关键候选基因。

参考文献

- [1] VERSLUES P E, ZHU J K. Before and beyond ABA: upstream sensing and internal signals that determine ABA accumulation and response under abiotic stress[J]. *Biochemical Society Transactions*, 2005, 33(Pt 2): 375-379.
- [2] FUJII H, VERSLUES P E, ZHU J K. Identification of two protein kinases required for abscisic acid regulation of seed germination, root growth, and gene expression in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(2): 485-494.
- [3] 胡帅, 王芳展, 刘振宁, 刘亚培, 余小林. PYR/PYL/RCAR 蛋白介导植物 ABA 的信号转导[J]. *遗传*, 2012, 34(5): 560-572.
HU S, WANG F Z, LIU Z N, LIU Y P, YU X L. PYR/PYL/RCAR proteins mediate signaling in plant ABA[J]. *Heredity*, 2012, 34(5): 560-572. (in Chinese)
- [4] UMEZAWA T, YOSHIDA R, MARUYAMA K S, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, SHINOZAKI K. SRK2c, a SNF1-related protein kinase 2, improves drought tolerance by controlling stress-responsive gene expression in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(49): 17306-17311.
- [5] ZHANG Z, ALI S, ZHANG T, WANG W, XIE L. Identification, evolutionary and expression analysis of PYL-PP2C-SnRK2s gene families in soybean[J]. *Plants*, 2020, 9(10): 1356.
- [6] LENG P, YUAN B, GUO Y. The role of abscisic acid in fruit ripening and responses to abiotic stress[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(16): 4577-4588.
- [7] GEIGER D, SCHERZER S, MUMM P, STANGE A, MARTEN I, BAUER H, ACHE P, MATSCHI S, LIESE A, ALRASHEID K A S, ROMEIS T, HEDRICH R. Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinase-phosphatase pair[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(50): 21425-21430.
- [8] SOON F F, NG L M, ZHOU X E, WEST G M, KOVACH A, TAN M H E, SUINO-POWELL K M, HE Y, XU Y, CHALMERS M J, MELCHER K, CARROLL A J, SHEN Y, WONG H, ADAMS J J, COBB R E, WONG S, MICKELSON J R, LI J, WANG Y, WEI Y, KIM S-H, CHEN L, KLEMM R D, KIM K-H, GRUISSEM W, ASSMANN S M, SCHROEDER J I, ARMSTRONG D A, RAJAGOPALAN S, MEYEROWITZ E M, RUSSELL R, PICKER D, GONG F, JIN J, TANG H, ZHANG X, HARRIS S Y, DESAI J, THAKUR J, BHATNAGAR S, GILES J, CHEN Y, TANG C, HURLEY J H, SCHULTZ J B, TIAN X, KLIMKE W, MONTMINY M, WONG S H, WANG J, YE H. Molecular mimicry regulates ABA signaling by SnRK2 kinases and PP2C phosphatases[J]. *Science*, 2011, 335(6068): 85-88.
- [9] FUJII H, ZHU J K. *Arabidopsis* mutant deficient in 3 abscisic acid-activated protein kinases reveals critical roles in growth, reproduction, and stress[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(20): 8380-8385.
- [10] LI X Y, LI G M, LI Y, KONG X G, ZHANG L, WANG J M, LI X F, YANG Y. ABA receptor subfamily III enhances abscisic acid sensitivity and improves the drought tolerance of *Arabidopsis*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(6): 1938.
- [11] QUAN W L, HU Y L, MU Z X, SHI H T, CHAN Z L. Overexpression of AtPYL5 under the control of guard cell specific promoter improves drought stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 129: 150-157.
- [12] PIZZIO G A, RODRIGUEZ L, ANTONI R, GONZALEZ-GUZMAN M, YUNTA C, MERILO E, KOLLIST H, ALBERT A, RODRIGUEZ P L. The PYL4 A194T mutant uncovers a key role of PYR1-LIKE4/PROTEIN PHOSPHATASE 2CA interaction for abscisic acid signaling and plant drought resistance[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(2): 441-455.
- [13] SANTIAGO J, RODRIGUES A, SAEZ A, RUBIO S, ANTONI R, DUPEUX F, PARK S Y, MÁRQUEZ J A, CUTLER S R, RODRIGUEZ P L. Modulation of drought resistance by the abscisic acid receptor PYL5 through inhibition of clade A PP2Cs[J]. *The Plant Journal*, 2009, 60(4): 575-588.
- [14] FUCHS S, TISCHER S V, WUNSCHER C, CHRISTMANN A, GRILL E. Abscisic acid sensor RCAR7/PYL13, specific regulator of protein phosphatase coreceptors[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(15): 5741-5746.
- [15] ALI S, HAYAT K, IQBAL A, XIE L. Implications of abscisic acid (ABA) in the drought stress tolerance of plants[J]. *Agronomy*, 2020, 10(9): 1323.
- [16] KIM H M, LEE K Y, HWANG H S, BHATNAGAR N, KIM D Y, YOON I S, BYUN M O, KIM S T, JUNG K H, KIM B G. Overexpression of PYL5 in rice enhances drought tolerance, inhibits growth, and modulates gene expression[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(2): 453-464.
- [17] LENKA S K, MUTHUSAMY S K, CHINNUSAMY V, BANSAL K C. Ectopic expression of rice PYL3 enhances cold and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Molecular Biotechnology*, 2018, 60(5): 350-361.
- [18] HE Z H, ZHONG J W, SUN X P, WANG B C, TERZAGHI W, DAI M Q. The maize ABA receptors ZmPYL8, 9, and 12

- facilitate plant drought resistance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 422.
- [19] REN C, KUANG Y F, LIN Y P, GUO Y C, LI H Y, FAN P G, LI S H, LIANG Z C. Over expression of grape ABA receptor gene VaPYL4 enhances tolerance to multiple abiotic stresses in *Arabidopsis*[J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 271.
- [20] WANG Y B, ZHANG G F, ZHOU H M, YIN S S, LI Y X, MA C X, CHEN P Y, SUN L R, HAO F S. GhPYL9-5D and GhPYR1-3A positively regulate *Arabidopsis* and cotton responses to ABA, drought, high salinity and osmotic stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 310.
- [21] 张跃彬. 我国蔗糖产业安全问题与发展对策[J]. *中国糖料*, 2019, 41(1): 66-68.
ZHANG Y B. Food security issues and development strategies for China's sugar industry[J]. *Sugar Crops of China*, 2019, 41(1): 66-68. (in Chinese)
- [22] 蒋洪涛, 蒋夏兰, 商贺阳, 李安贵, 张木清. 利用多元统计分析方法评价甘蔗新品系的抗旱性[J]. *中国糖料*, 2021, 43(3): 1-7.
JIANG H T, JIANG X L, SHANG H Y, LI A G, ZHANG M Q. Evaluation of the drought tolerance of new sugarcane varieties using multivariate statistical analysis methods[J]. *Sugar Crops of China*, 2021, 43(3): 1-7. (in Chinese)
- [23] 赵小坤, 毛钧, 字秋艳, 徐超华, 李旭娟, 刘洪博, 陆鑫, 刘新龙. 割手密野生资源抗逆性研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2020, 21(2): 287-295.
ZHAO X K, MAO J, ZI Q Y, XU C H, LI X J, LIU H B, LU X, LIU X L. Research progress on the stress resistance of wild *Saccharum spontaneum* L.[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(2): 287-295. (in Chinese)
- [24] 吕绍芝, 沈庆庆, 饶席兵, 钱祺锋, 张蓉琼, 何丽莲, 李富生. 30 份割手密种质资源苗期抗旱性综合评价[J]. *西南农业学报*, 2024, 37(2): 233-241.
LYU S Z, SHEN Q Q, RAO X B, QIAN Z F, ZHANG R Q, HE L L, LI F S. Comprehensive evaluation on drought resistance of thirty *Saccharum spontaneum* L. accessions in seedling stage[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 37(2): 233-241. (in Chinese)
- [25] 沈庆庆, 钱祺锋, 谷书杰, 吕绍芝, 赵雪婷, 何丽莲, 李富生. 割手密干旱响应 NAC 转录因子的克隆及表达分析[J]. *植物遗传资源学报*, 2022, 23(3): 906-916.
SHEN Q Q, QIAN Z F, GU S J, LYU S Z, ZHAO X T, HE L L, LI F S. Cloning and expression analysis of drought-responsive NAC transcription factors in *Saccharum spontaneum*[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(3): 906-916. (in Chinese)
- [26] XIONG L, SCHUMAKER K S, ZHU J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(Suppl. 1): S165-S183.
- [27] FINKELSTEIN R R, GAMPALA S S L, ROCK C D. Absciscic acid signaling in seeds and seedlings[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(Suppl. 1): S15-S45.
- [28] LUMBA S, CUTLER S, MCCOURT P. Plant nuclear hormone receptors: a role for small molecules in protein-protein interactions[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2010, 26: 445-469.
- [29] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313-324.
- [30] SCHROEDER J I, NAMBARA E. A quick release mechanism for abscisic acid[J]. *Cell*, 2006, 126(6): 1023-1025.
- [31] NAMBARA E, MARION-POLL A. Absciscic acid biosynthesis and catabolism[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2005, 56: 165-185.
- [32] CUTLER S R, RODRIGUEZ P L, FINKELSTEIN R R, ABRAMS S R. Absciscic acid: emergence of a core signaling network[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61: 651-679.
- [33] YADAV S K, KUMAR V V S, VERMA R K, YADAV P, SAROHA A, WANKHEDE D P, CHAUDHARY B, CHINNUSAMY V. Genome-wide identification and characterization of ABA receptor PYL gene family in rice[J]. *BMC Genomics*, 2020, 21(1): 676.
- [34] 李鸿杰, 王盈阁, 张夏伟, 付凤玲, 李晚忱. 玉米脱落酸受体基因家族的生物信息学分析[J]. *核农学报*, 2015, 29(9): 1657-1667.
LI H J, WANG Y G, ZHANG X W, FU F L, LI W C. Bioinformatic analysis of the abscisic acid receptor gene family in maize[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2015, 29(9): 1657-1667. (in Chinese)
- [35] 薛国兴. 高粱 PYL 基因家族生物信息学分析及 SbPYL15 的抗旱功能研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2025.
XUE G X. Bioinformatics analysis of the PYL gene family and drought resistance function study of SbPYL15 in sorghum[D]. Guiyang: Guizhou University, 2025. (in Chinese)
- [36] 扈佳慧, 徐腾航, 刘杰, 王雨果, 刘红峰, 王世泽, 余世洲, 王丰. 普通烟草 PYL 基因家族成员鉴定及干旱胁迫下基因表达分析[J]. *核农学报*, 2025, 39(1): 47-58.
HU J H, XU T H, LIU J, WANG Y G, LIU H F, WANG S Z, YU S Z, WANG F. Identification of PYL gene family members in *Nicotiana tabacum* and analysis of gene expression under drought stress[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2025, 39(1): 47-58. (in Chinese)
- [37] CUI Y X, XU Z C, CHEN X L, NIE L P, WU L W, WANG Y, SONG J Y, YAO H. Genome-wide identification of abscisic acid (ABA) receptor pyrabactin resistance 1-like pro-

- tein (PYL) family members and expression analysis of PYL genes in response to different concentrations of ABA stress in *Glycyrrhiza uralensis*[J]. Chinese Journal of Natural Medicines, 2020, 18(8): 606-611.
- [38] DI F F, JIAN H J, WANG T Y, CHEN X P, DING Y R, DU H, LU K, LI J A, LIU L Z. Genome-wide analysis of the PYL gene family and identification of PYL genes that respond to abiotic stress in *Brassica napus*[J]. Genes, 2018, 9(3): 156.
- [39] ZHAO Y, CHAN Z L, GAO J H, XING L, CAO M J, YU C M, HU Y L, YOU J, SHI H T, ZHU Y F, GONG Y H, MU Z X, WANG H Q, DENG X, WANG P C, BRESSAN R A, ZHU J K. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(7): 1949-1954.
- [40] 贾小霞, 齐恩芳, 马胜, 黄伟, 郑永伟, 白永杰, 文国宏. 马铃薯 PYL 基因家族的全基因组鉴定及表达分析[J]. 作物学报, 2022, 48(10): 2533-2545.
- JIA X X, QI E F, MA S, HUANG W, ZHENG Y W, BAI Y J, WEN G H. Genome-wide identification and expression analysis of the PYL gene family in *Solanum tuberosum*[J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(10): 2533-2545. (in Chinese)