

DOI:10.3969/j.issn.1003-5060.2025.12.009

藜麦 *NBS-LRR* 基因的比较基因组学研究

刘 洋¹, 蒋礼玲², 孙珂嵘¹, 陈思宇¹, 杨宇若¹, 黄胜雄¹

(1. 合肥工业大学 食品与生物工程学院, 安徽 合肥 230601; 2. 青海大学 农林科学院, 青海 西宁 810016)

摘要:文章利用生物信息方法对藜麦 *NBS-LRR* 基因进行全基因组范围的挖掘、系统进化树的构建、进化动力的解析、不同器官和非生物逆境胁迫下的表达模式阐述和编码蛋白互作网络的构建。在藜麦基因组中共鉴定出 304 个 *NBS-LRR* 基因, 其中 67 个 *NBS-LRR* 基因涉及串联倍增; 系统进化树将藜麦 *NBS-LRR* 基因聚成 10 个大组, 串联倍增与全基因组倍增事件被证明是藜麦 *NBS-LRR* 基因家族成员扩张的重要动力。转录组数据表明: 44 个 *NBS-LRR* 基因在藜麦花簇、叶片和茎中呈现出组织特异性的表达模式; 在干旱、高温、低磷、盐胁迫下, 大量 *NBS-LRR* 基因的表达水平显著升高或被抑制。构建的蛋白互作网络显示, AUR62035654 和 AUR62029339 是藜麦抗逆反应中重要的调控因子。文章研究结果可为藜麦 *NBS-LRR* 基因的深入研究以及藜麦育种提供优良的 *NBS-LRR* 候选基因和可靠的数据参考。

关键词:藜麦; *NBS-LRR* 基因; 比较基因组学; 转录组; 蛋白互作网络

中图分类号:Q311.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1003-5060(2025)12-1638-08

A comparative genomics study of *NBS-LRR* genes in *Chenopodium quinoa*

LIU Yang¹, JIANG Liling², SUN Kerong¹, CHEN Siyu¹, YANG Yuruo¹, HUANG Shengxiong¹

(1. School of Food and Biological Engineering, Hefei University of Technology, Hefei 230601, China; 2. Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China)

Abstract: In this study, based on the systematic bioinformatics methods, gene identification, phylogenetic tree construction, evolution power elucidation, demonstration of expression profiles in different organs and under multiple abiotic stresses, and encoded protein-protein interaction network construction of *NBS-LRR* genes in *Chenopodium quinoa* were performed. Totally, 304 *NBS-LRR* genes were identified, with 67 genes related to tandem duplication. In the phylogenetic tree, *NBS-LRR* genes in *C. quinoa* could be clustered into ten groups. The tandem duplication and whole genome duplication were proved as important powers of the expansion of *NBS-LRR* genes in *C. quinoa*. The RNA-seq data demonstrated that 44 *NBS-LRR* genes showed tissue-specific expression profiles in stem, leaf and inflorescence, respectively. Additionally, under drought, heat, salt and low Pi stresses, the expression levels of abundant *NBS-LRR* genes were significantly induced or repressed. The protein-protein interaction network demonstrated that AUR62035654 and AUR62029339 were key regulators of stress response in *C. quinoa*. The results can provide good *NBS-LRR* gene candidates and solid data reference for further functional studies of *NBS-LRR* genes and genetic breeding of *C. quinoa*.

Key words: *Chenopodium quinoa*; *NBS-LRR* gene; comparative genomics; transcriptome; protein-protein interaction network

为了识别和防御病原菌的侵染, 植物进化出了其特有的免疫系统^[1]。植物免疫系统有 2 个层

次: 第 1 层免疫系统是由细胞膜定位的模式识别受体 (pattern-recognition receptors, PRRs) 直接

收稿日期: 2023-07-04; 修回日期: 2023-08-30

基金项目: 农业农村部农业资源环境保护资助项目 (125A0605)

作者简介: 刘 洋 (1997—), 男, 安徽六安人, 合肥工业大学硕士生;

黄胜雄 (1983—), 男, 四川眉山人, 博士, 合肥工业大学副教授, 硕士生导师, 通信作者, E-mail: hsx926@hfut.edu.cn.

识别病原菌的病原相关分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMPs)而触发的植物免疫,称为 PTI(pattern-triggered immunity);第 2 层免疫系统是由位于胞内的 NLR(nucleotide-binding, leucine-rich repeat)受体蛋白直接或间接地感知病原菌的效应因子(effectors)而触发的,称为 ETI(effector-triggered immunity)^[2]。第 2 层免疫系统可以激活更强烈的防御反应,包括植物细胞程序性死亡,在植物抵御病原菌侵染过程中发挥着重要作用,植物抗性基因(R 基因)在这一过程中起着关键作用^[3]。NBS-LRR 基因是植物中成员数目最多的抗性基因家族^[4]。

NBS-LRR 蛋白通常包含 N 端结构域、NBS 结构域和 C 端的 LRR 结构域^[5]。依据 N 端结构域中是否存在 Toll/白细胞介素-1 受体(Toll/interleukin-1 receptor, TIR)结构域,将 NBS-LRR 成员划分为 TIR-NBS-LRR (TNL)型和 CC-NBS-LRR (CNL)型^[6]2 个亚家族。前者含有 TIR 结构域,后者不包含 TIR 结构域,但通常具有卷曲螺旋结构(coiled-coil, CC)^[7]。此外,部分 CNL 型 NBS-LRR 蛋白的 N 端存在抗白粉病 8 结构域(resistance to powdery mildew 8, RPW8),被称为 RPW8-NBS-LRR(RNL)型^[8]。另外,相当数量的 NBS-LRR 蛋白不含有 N 端结构域。

目前,水稻、玉米、小麦、大豆、苹果、棉花等植物中大量的 NBS-LRR 基因被证明参与了植物的抗病反应。水稻 NBS-LRR 蛋白 PID3 与 OsRac1 相互作用,抵御稻瘟菌(*Magnaporthe oryzae*)的侵袭^[9]。玉米 NBS-LRR 基因 *ZmNBS25* 在水稻和拟南芥中过表达,导致水杨酸(SA)水平的升高,增强了水稻和拟南芥对丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000)的抗性^[10]。小麦 NBS-LRR 基因 *TaRCR1* 可以调节活性氧(reactive oxygen species, ROS)合成和清除相关基因的表达,维持 ROS 平衡,进而调节防御基因的表达,增强小麦对谷类根瘤菌(*Rhizoctonia cerealis*)的抗性^[11]。大豆的 TNL 类 NBS-LRR 基因 *GmKR3* 的过表达通过刺激脱落酸(ABA)的积累和启动宿主对病原体感染的防御反应来增强大豆对大豆花叶病毒的抗性^[12]。苹果的 TNL 类 NBS-LRR 基因 *MdTNL1-1* 通过增强 ROS 能力、调节茉莉酸(JA)和 SA 信号通路基因以及 PR 基因表达,正向调节苹果对苹果炭疽叶枯病致病真菌果生炭疽菌(*Colletotrichum fructicola*)的抗性^[13]。棉花的 CNL 类 NBS-

LRR 基因 *gbCNL130* 通过激活 JA 依赖性防御反应途径,导致 ROS 强烈积累和致病相关基因表达上调,从而提高对棉花黄萎病致病真菌大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)的抗性^[14]。通过 CRISPR/Cas9 编辑系统对番茄 CNL 类 NBS-LRR 基因 *Rx3* 的编辑,发现突变体降低了对黄单胞菌(*Xanthomonas euvesicatoria* pv. *euvesicatoria*)的抗性^[15]。

藜麦(*Chenopodium quinoa*)属于苋科(Amaranthaceae)藜属(*Chenopodium*)的一种古老粮食作物,其种子营养均衡,且在盐、干旱等胁迫环境中表现出良好的耐受性。鉴于 NBS-LRR 基因在植物抗病方面的重要作用,本文对藜麦的 NBS-LRR 基因家族进行了系统的比较基因组学研究,以为藜麦育种研究提供优良的候选抗病基因。

1 材料与方法

1.1 藜麦、藜麦祖先二倍体基因组和转录组数据

从藜麦基因组数据库(<https://www.cbrc.kaust.edu.sa/chenopodiumdb>)下载藜麦 *Chenopodium quinoa*、藜麦祖先种 *Chenopodium pallidicaule* 和 *Chenopodium suecicum* 的基因组序列、基因注释文件、蛋白序列。藜麦不同器官(花簇、叶、茎)的转录组(编号 PRJNA394651)和非生物胁迫(干旱、高温、盐和低磷胁迫)处理藜麦幼苗的转录组(编号 PRJNA306026)从美国国立生物技术信息中心(National Center for Biotechnology Information, NCBI)的 Bioproject 数据库下载。

1.2 藜麦 NBS-LRR 基因的鉴定和染色体定位

从 Pfam 数据库(pfam.xfam.org)下载 NBS-LRR 蛋白中 NB-ARC 保守域的 HMM 文件,编号 PF00931。基于 HMMER 3.0 软件和 NB-ARC 保守域的 HMM 文件,利用 Hmmssearch 程序对藜麦基因组编码蛋白序列进行扫描,获取 NBS-LRR 候选蛋白序列。利用 InterPro 数据库(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/search/sequence>)和 NCBI 的 CDD 数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/cdd.shtml>)对候选序列中的 NB-ARC 保守域进一步鉴定,去除不可信的序列,确定最后的藜麦 NBS-LRR 家族成员。

结合藜麦基因组序列和基因注释文件,提取藜麦 NBS-LRR 基因在染色体上的位置信息。利用 MapChart 软件绘制基因染色体定位图。藜麦染色体按照 A、B 型亚基因组进行分类。

1.3 藜麦 NBS-LRR 基因的系统进化树构建

利用 MAFFT 程序,对藜麦 NBS-LRR 基因编码的全长蛋白序列进行多序列比对。基于比对结果,利用 IQ-TREE 程序构建系统进化树,最适建树模型由内置的 ModelFinder 检测设定,自展值设置为 7 000。

1.4 藜麦 NBS-LRR 基因的保留与丢失

利用本地 BLASTP 程序,将藜麦基因组编码所有蛋白序列分别与祖先二倍体 *C. pallidicaule* 和 *C. suecicum* 基因组编码所有蛋白序列进行全基因组范围的序列比对, E 值不大于 1×10^5 。利用 JCVI 程序,鉴定物种间的同源线性基因组模块。利用 Circos 软件可视化 NBS-LRR 基因所在的物种间同源线性基因组模块。

1.5 藜麦 NBS-LRR 基因的表达模式

基于藜麦不同器官和非生物胁迫下的转录组数据,在任意样本中表达值大于 5(单位:TPM)的 NBS-LRR 基因予以保留。基于对照组表达值的

1.5 倍选出差异基因,利用 t 检验确认其显著性 ($P < 0.05$)。通过 R 包 Pheatmap 将藜麦转录组中的 NBS-LRR 基因表达数据进行聚类分析,参数设置如下:距离衡量标准为欧几里得距离;聚类方法为中位数法。

1.6 藜麦 NBS-LRR 蛋白的互作网络构建

基于非生物胁迫转录组中胁迫条件下相对于对照组的差异表达基因,提取基因编码的蛋白序列。将蛋白序列文件上传 String 数据库 (<https://cn.string-db.org>),比对搜索同源基因,进一步定位其互作关系。参数设置如下:可信度为 90%;错误发现率为 1%。最后通过 Cytoscape 程序进行蛋白互作网络的可视化。

2 结果与分析

2.1 藜麦 NBS-LRR 基因及其染色体定位分析

藜麦基因组中总共鉴定得到 304 个 NBS-LRR 基因,如图 1 所示。

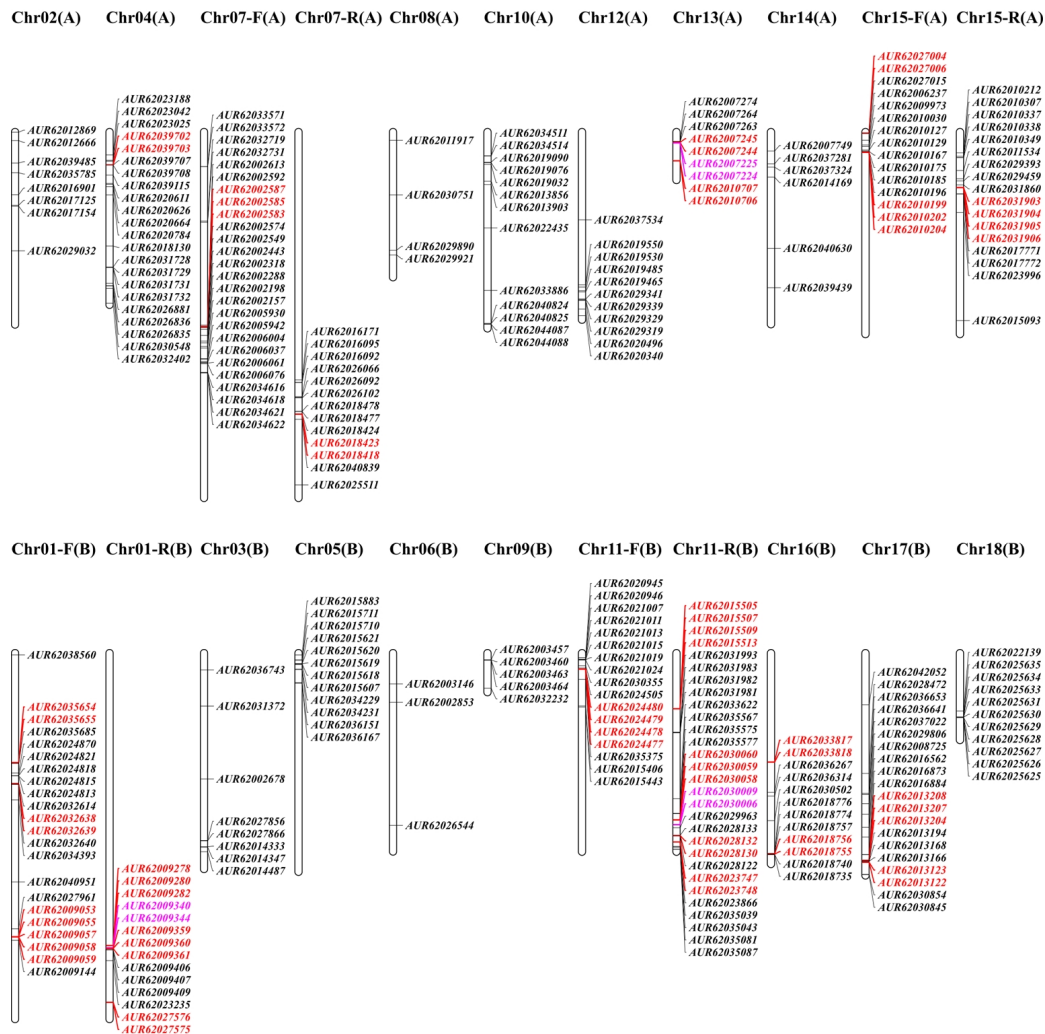


图 1 藜麦 NBS-LRR 基因的染色体定位

由图 1 可知,136 个和 161 个基因可以分别定位到 A、B 亚基因组的 9 条染色体上,然而, *AUR62017643*、*AUR62033932*、*AUR62043355*、*AUR62017552*、*AUR62044595*、*AUR62041385*、*AUR62029137* 共 7 个 *NBS-LRR* 基因在基因组中定位不到染色体。A、B 亚基因组中, *NBS-LRR* 基因呈现出染色体特异的分布。A 亚基因组中:7 号染色体上分布的基因最多,共有 39 个;8 号、9 号染色体上分布最少,分别有 4 个和 5 个。B 亚基因组中:11 号染色体上分布的基因最多,共有 46 个;6 号染色体上分布最少,只有 3 个。

此外,基于 *NBS-LRR* 基因的位置关系(100 kbp 以内)和序列相似性(50%以上),发现藜麦 *NBS-LRR* 基因中发生了相当规模的串联倍

增事件,产生了 26 个基因簇,涉及 67 个基因,占整个基因家族成员的 22%(67/304)。图 1 中,连续红色或紫色标记表示一个串联倍增基因簇,1、4、7、11、13、15、16、17 号染色体上都存在串联倍增事件。13 号染色体上 9 个基因有 3 处串联倍增产生的基因簇,共 6 个基因,占 13 号染色体上分布 *NBS-LRR* 基因的 66.7%;1 号染色体上有 7 处串联倍增产生的基因簇,共 19 个基因,占 1 号染色体上 *NBS-LRR* 基因的 52.8%。

2.2 藜麦 *NBS-LRR* 基因的系统进化树

67 个 *NBS-LRR* 基因编码蛋白序列长度偏短(≤ 500 aa),为了避免其影响建树的准确度,构建进化树时进行了剔除。藜麦 *NBS-LRR* 基因的系统进化树如图 2 所示。

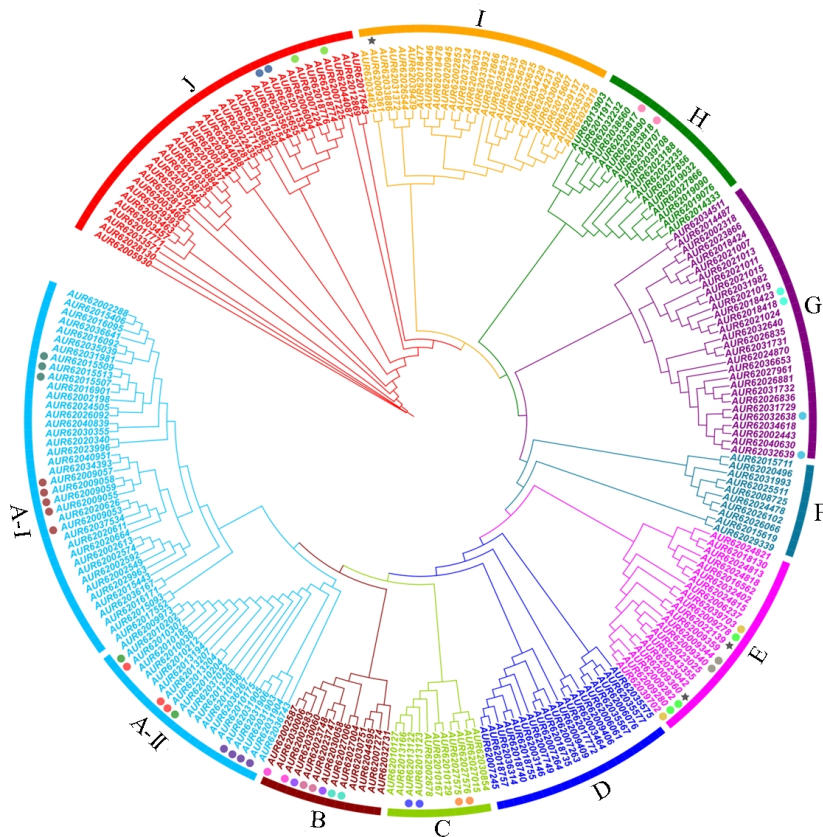


图 2 藜麦 *NBS-LRR* 基因的系统进化树

由图 2 可知:系统进化树将藜麦 240 个 *NBS-LRR* 基因聚为 10 个大组,分别用不同的颜色表示,A 组中的成员最多,又分为 2 个小组,其次为 G 组和 J 组;其余 *NBS-LRR* 基因分散在 7 个组中,聚类不明显,呈现明显的散在分布,显示该基因具有明显的趋异分化特点。

位于进化树同一分支上的基因潜在具有相似的功能。本文分析了串联倍增产生的 *NBS-LRR*

基因在进化树中的位置分布,如图 2 所示,不同颜色圆表示串联倍增产生的不同基因簇。进化树中,除了被筛选剔除的 6 个基因簇,剩下的 20 个基因簇中有 19 个簇聚在同一分支中,潜在地行使相似的功能。另外 1 个 *NBS-LRR* 基因簇(图 2 中黑色五角星标记)包括 *AUR62009359*、*AUR62009360*、*AUR62009361*,分布在 E 组和 I 组,表明在进化过程中上述基因的功能可能发生了改变。

2.3 NBS-LRR 基因的继承与丢失分析

藜麦为异源四倍体植物,来源于 A 型基因组和 B 型基因组祖先二倍体的杂交。为了研究藜麦 NBS-LRR 基因在藜麦物种形成过程中所发生的基因继承和丢失的情况,对祖先二倍体 *C. pallidicaule*(A 型基因组)、*C. suecicum*(B 型基因组)与藜麦之间同源基因组模块中的 NBS-LRR 同源基因对进行鉴定、统计和可视化,如图 3 所示。图 3 中:藜麦 A 亚基因组和 *C. pallidicaule* 基因组模块用蓝色弧形方块表示;藜麦 B 亚基因组和 *C. suecicum* 基因组模块用红色弧形方块表示;橙色、绿色、蓝色和红色的连接线分别表示祖先二倍体与藜麦之间 1 Vs 1、1 Vs 2、2 Vs 1 和

1 Vs 3 同源关系的 NBS-LRR 基因对。

结果显示,*C. pallidicaule* 与藜麦之间 1 Vs 1、1 Vs 2 同源关系的基因对分别有 63、32 对,*C. suecicum*和藜麦之间 1 Vs 1、1 Vs 2 同源关系的基因对分别有 65、36 对。上述同源关系反映了藜麦继承自祖先二倍体的 NBS-LRR 基因。同时,祖先二倍体 *C. pallidicaule*、*C. suecicum* 与藜麦之间存在一些特殊的 2 Vs 1 同源关系的 NBS-LRR 基因对,分别有 5、2 对。另外,1 Vs 3 同源关系的基因对在 *C. suecicum* 与藜麦之间存在 1 对。这些 NBS-LRR 基因对在藜麦基因组中区域明显发生了染色体片段的重排,导致了基因丢失或者基因位置的改变。

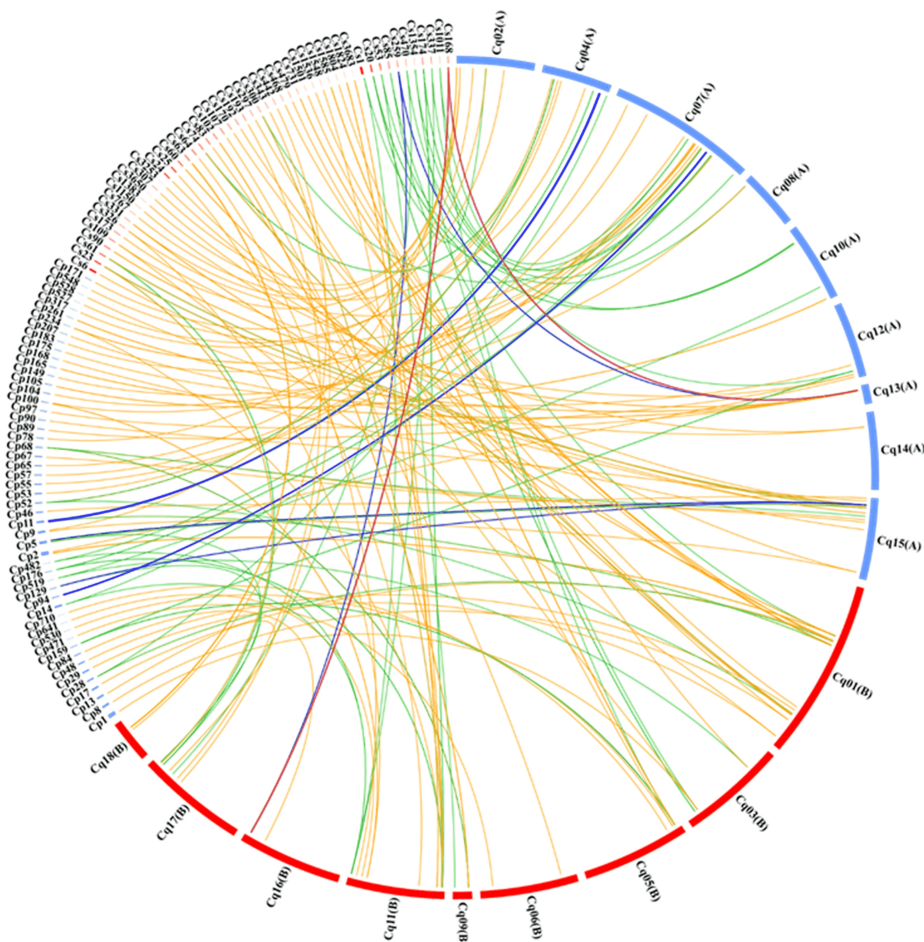


图 3 祖先二倍体与藜麦之间的同源 NBS-LRR 基因对

2.4 不同器官和非生物胁迫条件下的表达模式

在藜麦 3 种不同器官的转录组数据中,50 个 NBS-LRR 基因在藜麦花簇、叶片和茎中的表达,进一步分析表明,部分藜麦 NBS-LRR 基因的表达具有组织特异性,如图 4 所示。

图 4 中不同颜色五角星表示不同组织特异性

表达的 NBS-LRR 基因。从图 4 可以看出:28 个基因在花簇和茎中特异表达,其表达水平显著高于叶片(蓝色五角星标记);AUR62010202 仅在花簇中特异表达,其表达水平显著高于叶片和茎(橙色五角星标记);AUR62033886、AUR62044087、AUR62013166、AUR62015711、AUR62018757

和 AUR62033932 在叶片和茎中特异表达,其表达水平显著高于花簇(青色五角星标记);此外, AUR62014487、AUR62025629、AUR62009053、AUR62020340、AUR62021013、AUR62018740、AUR62039485、AUR62025634 仅在茎中特异表达,表达水平显著高于花簇和叶片(紫色五角星标记);AUR62019465 在叶片中的表达水平显著高于花簇和茎(黑色五角星标记)。

干旱、高温、低磷和盐胁迫幼苗地上部分的转录组数据表明,有 44 个 NBS-LRR 基因在不同胁迫条件下表达,如图 5 所示。

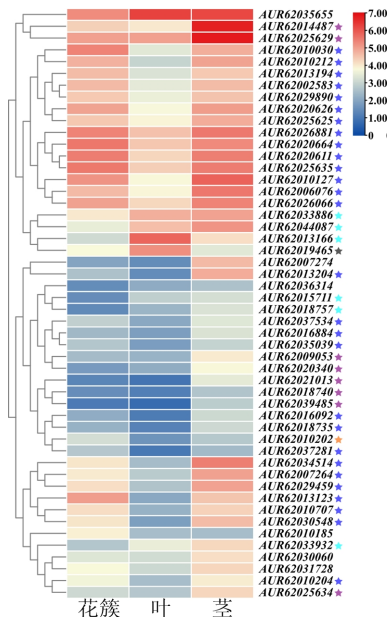


图 4 藜麦 NBS-LRR 基因在花簇、叶、茎中的表达谱

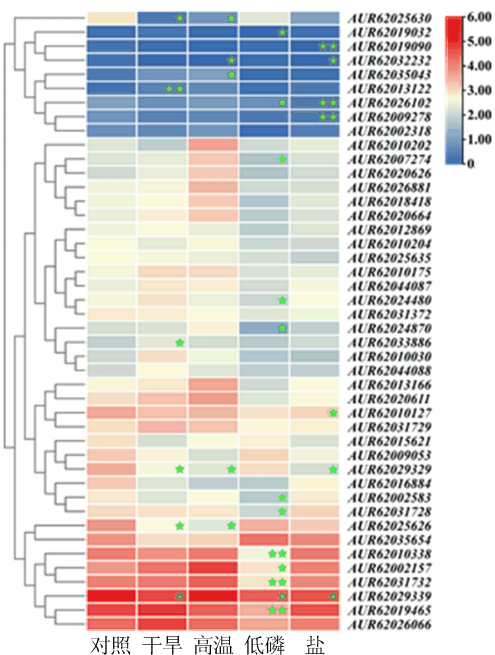


图 5 藜麦 NBS-LRR 基因在不同非生物胁迫下的表达谱

图 5 中,1 颗绿色五角星表示 $P < 0.05$,2 颗表示 $P < 0.01$ 。由图 5 可知:这 44 个 NBS-LRR 基因对不同胁迫处理的响应存在差异,在干旱、高温、低磷和盐胁迫下,分别有 6、5、13、7 个 NBS-LRR 基因表达水平呈现出显著的上调或下调(绿色五角星标记);在受到外界胁迫下,大部分基因的表达水平均是下调,仅有 AUR62013122、AUR62033886 在干旱胁迫下和 AUR62035043 在高温胁迫下表达水平显著上调。

2.5 部分同源 NBS-LRR 基因的差异表达模式

多倍体植物含有多套亚基因组,因此进化保守的同源基因在每个亚基因组中都会存在拷贝。来自藜麦 A、B 亚基因组的同源 NBS-LRR 基因分别遗传自其祖先二倍体,在藜麦的进化过程中得到了保留。目前,在其他多倍体植物中,来自不同亚基因组的同源基因被证明可能存在差异的表达模式^[16]。基于转录组数据,本文对来自藜麦 A、B 亚基因组的同源 NBS-LRR 基因的表达水平进行比较,筛选出来自藜麦 A、B 亚基因组的 7 对同源 NBS-LRR 基因,并分析其不同器官和不同非生物胁迫下存在差异的表达模式,如图 6、图 7 所示。

图 6、图 7 中,基因右侧括号内的相同数字表示同一对同源基因。

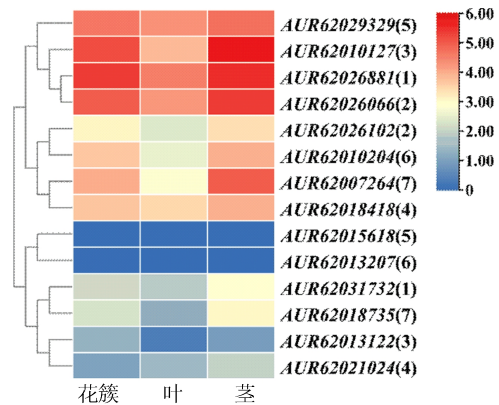


图 6 藜麦同源 NBS-LRR 基因在不同器官的差异表达谱

由图 6 可知,2 对同源 NBS-LRR 基因(图 6 中第 4、7 对)中 AUR62015618 和 AUR62013207 在花簇、叶、茎中几乎不表达,但是其对应的同源基因 AUR62029329 和 AUR62010204 却具有较高的表达水平。由图 7 可知,在非生物胁迫条件下,在 7 对同源基因中,其中 1 个同源基因在所有样本中都呈现出非常低的表达水平,另外 1 个同源基因在对照或胁迫条件下表达水平相对较高,

同时部分 *NBS-LRR* 基因在胁迫条件下呈现出显著的差异表达(图 7 绿色五角星标记)。

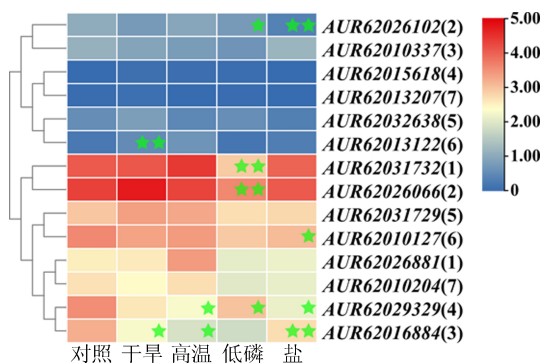


图 7 藜麦同源 *NBS-LRR* 基因在非生物胁迫下的差异表达谱

研究表明, *NBS-LRR* 基因在多倍体植物的不同亚基因组中的部分同源基因存在差异的表达模式, 其基因功能发生了趋异的分化, 导致基因功能的差异性。

2.6 藜麦 *NBS-LRR* 蛋白的互作网络分析

以对照组为参考, 分别与干旱、高温和低磷、盐胁迫下的表达数据进行比较, 筛选出在胁迫下存在差异表达的基因, 对差异表达基因取交集, 进一步构建藜麦 *NBS-LRR* 蛋白和上述差异表达基因编码蛋白的互作网络, 如图 8 所示。图 8 中: 网络中心节点、藜麦 *NBS-LRR* 蛋白、与藜麦 *NBS-LRR* 直接互作的其他类别蛋白以及下游互作蛋白分别用紫色、红色、橙色和青/绿色实心圆标记; 藜麦 *NBS-LRR* 蛋白之间的互作关系、藜麦 *NBS-LRR* 蛋白与其他类别蛋白之间的互作关系分别用蓝色和红色实线表示; 其余的互作关系用灰色实线表示; 蛋白编号为藜麦基因组数据库的原始编号。

该蛋白互作网络由 188 个节点(蛋白)构成。AUR62006460、AUR62003377、AUR62035188、AUR62043036、AUR62005915、AUR62024150、AUR62023780、AUR62012111、AUR62017288、AUR62029464 为整个网络最主要的 10 个节点, 互作蛋白数目都超过了 13 个(图 8 紫色圆标记)。同时, 蛋白互作网络中存在 13 个 *NBS-LRR* 蛋白(红色实心圆标记), 包括 AUR62029393、AUR62031372、AUR62033932、AUR62025626、AUR62029341、AUR62015621、AUR62017643、AUR62029339、AUR62035654、AUR62002587、AUR62002583、AUR62010175 和 AUR62017154。

NBS-LRR 蛋白之间存在着 5 对互作关系

(图 8 蓝色连线标记)。其中: AUR62017643、AUR62033932、AUR62031372 这 3 个 *NBS-LRR* 蛋白两两之间相互作用; AUR62029393 与 AUR62015621、AUR62029341 与 AUR62017154 之间也存在相互作用。

NBS-LRR 蛋白与其他类别蛋白之间还存在着 11 对互作关系(图 8 红色连线标记)。 *NBS-LRR* 蛋白 AUR62035654 分别与 4 个其他类别的蛋白(AUR62007542、AUR62021752、AUR62027877 和 AUR62030734)之间存在互作关系, 此关系是与其他类别蛋白之间互作关系最多的 *NBS-LRR* 蛋白。同时, *NBS-LRR* 蛋白 AUR62029339 与 2 个其他类别的蛋白(AUR62039382、AUR62006852)之间分别互作。AUR62035654 基因在拟南芥中的同源基因 *RPM1*(AT3G07040)编码蛋白已被证明是拟南芥中重要的抗病蛋白, 通过与 *RIN4* 互作激活拟南芥抗病反应^[17]。AUR62029339 基因在拟南芥中的同源基因 *AT1G12290* 的编码蛋白同样被证明与拟南芥抗病能力相关, 并且与 E3 泛素连接酶 *BOI* 存在互作^[18]。 *NBS-LRR* 蛋白 AUR62035654 和 AUR62029339 是潜在的藜麦逆境应答的重要调控因子, 其通过与网络中上述蛋白互作来调控网络下游蛋白。

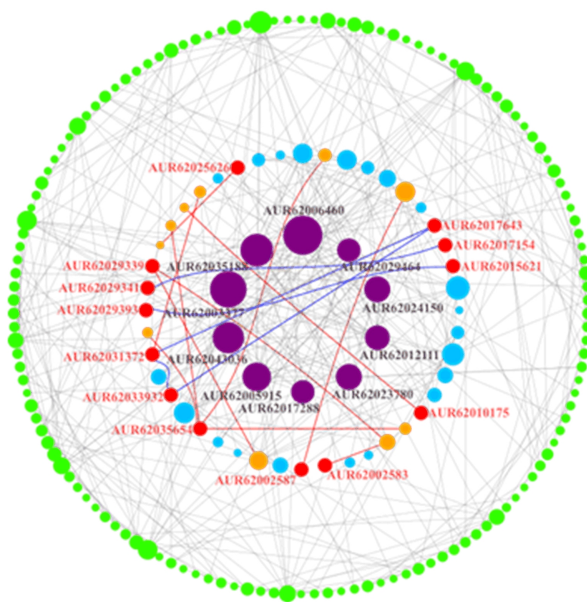


图 8 藜麦 *NBS-LRR* 蛋白的互作网络

3 讨 论

NBS-LRR 基因是植物中的主要抗性基因, 在调控抗病反应中发挥着重要作用。本文在藜麦中总共鉴定得到 304 个藜麦 *NBS-LRR* 基因,

22%(67 个) NBS-LRR 基因在藜麦染色体上关联着 26 处串联倍增事件。同时,通过与二倍体祖先种的比较分析表明,*C. pallidicaule* 与藜麦之间 1 Vs 1、1 Vs 2 同源关系的基因对分别有 63、32 对,*C. suecicum* 与藜麦之间 1 Vs 1、1 Vs 2 同源关系的基因对分别有 65、36 对。上述同源关系反映了藜麦继承自祖先二倍体的 NBS-LRR 基因。串联倍增和全基因组倍增事件被证明都参与了藜麦 NBS-LRR 基因家族成员的扩张,是重要的进化动力。另外,在 NBS-LRR 基因的系统进化树中,串联倍增产生的基因簇的成员大部分都聚在 1 个分支当中,只有 1 个 NBS-LRR 基因簇的成员分布在不同的分支当中。进化树聚类结果表明,串联倍增之后产生的基因的功能可能发生了改变。转录组数据分析得到组织特异性表达、响应特定或多个非生物胁迫的 NBS-LRR 基因,揭示了可能参与调控藜麦不同器官发育或抵御不同非生物胁迫的 NBS-LRR 基因。在不同器官和非生物胁迫条件下,来自不同祖先的部分同源 NBS-LRR 基因显示出差异的表达趋势和潜在的趋势异的基因功能。

本文对藜麦 NBS-LRR 基因进行了系统的比较基因组学研究,包括基因鉴定、基因的染色体定位和串联倍增分析、系统进化树构建、全基因组倍增带来的基因保留与丢失解析、不同器官和非生物胁迫条件下的基因表达模式阐述以及编码蛋白互作网络构建,研究结果为后续 NBS-LRR 基因的功能研究提供了数据基础和参考。

[参 考 文 献]

- [1] WANG X, XU Y F, FAN H Y, et al. Research progress of plant nucleotide-binding leucine-rich repeat protein [J]. Horticulturae, 2023, 9(1): 122.
- [2] YUAN M H, JIANG Z Y, BI G Z, et al. Pattern-recognition receptors are required for NLR-mediated plant immunity [J]. Nature, 2021, 592(7852): 105-109.
- [3] LOZANO R, HAMBLIN M T, PROCHNIK S, et al. Identification and distribution of the NBS-LRR gene family in the cassava genome [J]. BMC Genomics, 2015, 16(1): 1-14.
- [4] JONES J D G, VANCE R E, DANGL J L. Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals [J]. Science, 2016, 354(6316): aaf6395.
- [5] SHI J Y, ZHANG M Z, ZHAI W B, et al. Genome-wide analysis of nucleotide binding site-leucine-rich repeats (NBS-LRR) disease resistance genes in gossypium hirsutum [J]. Physiological and Molecular Plant Pathology, 2018, 104: 1-8.
- [6] MCHALE L, TAN X P, KOEHL P, et al. Plant NBS-LRR proteins: adaptable guards [J]. Genome Biology, 2006, 7(4): 1-11.
- [7] ALAMERY S, TIRNAZ S, BAYER P, et al. Genome-wide identification and comparative analysis of NBS-LRR resistance genes in brassica napus [J]. Crop & Pasture Science, 2018, 69(1): 79-93.
- [8] COLLIER S M, HAMEL L P, MOFFETT P. Cell death mediated by the N-terminal domains of a unique and highly conserved class of NB-LRR protein [J]. Molecular Plant-Microbe Interactions, 2011, 24(8): 918-931.
- [9] ZHOU Z, PANG Z, ZHAO S, et al. Importance of OsRac1 and RAI1 in signalling of nucleotide-binding site leucine-rich repeat protein-mediated resistance to rice blast disease [J]. New Phytologist, 2019, 223(2): 828-838.
- [10] XU Y, LIU F, ZHU S, et al. The maize NBS-LRR gene *ZmNBS25* enhances disease resistance in rice and Arabidopsis [J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1033.
- [11] ZHU X L, LU C G, DU L P, et al. The wheat NB-LRR gene *TaRCR1* is required for host defence response to the necrotrophic fungal pathogen *Rhizoctonia cerealis* [J]. Plant Biotechnology Journal, 2017, 15(6): 674-687.
- [12] XUN H W, YANG X D, HE H L, et al. Over-expression of *GmKR3*, a TIR-NBS-LRR type R gene, confers resistance to multiple viruses in soybean [J]. Plant Molecular Biology, 2019, 99(1/2): 95-111.
- [13] LV L L, LIU Y S, BAI S H, et al. A TIR-NBS-LRR gene *MdTNL1* regulates resistance to glomerella leaf spot in Apple [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(11): 6323.
- [14] LI T G, ZHANG Q Q, JIANG X L, et al. Cotton CC-NBS-LRR gene *GbCNL130* confers resistance to verticillium wilt across different species [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 695691.
- [15] MENG G, XIAO Y, LI A, et al. Mapping and characterization of the *Rx3* gene for resistance to *Xanthomonas euvesicatoria* pv. *euvesicatoria* race T1 in tomato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2022, 135(5): 1637-1656.
- [16] PENG Y, YAN H, GUO L, et al. Reference genome assemblies reveal the origin and evolution of allohexaploid oat [J]. Nature Genetics, 2022, 54(8): 1248-1258.
- [17] RAY S K, MACOY D M, KIM W Y, et al. Role of RIN4 in regulating PAMP-triggered immunity and effector-triggered immunity: current status and future perspectives [J]. Molecules and Cells, 2019, 42(7): 503-511.
- [18] HUANG J, WU X, GAO Z. The RING-type protein BOI negatively regulates the protein level of a CC-NBS-LRR in *Arabidopsis* [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2021, 578: 104-109.

(责任编辑 闫杏丽)