

紫薇 *SOS2* 基因家族鉴定及盐胁迫下表达分析*崔正楠¹, 王世贤¹, 陈悦¹, 刘超然¹, 姜仲飞¹, 周杨^{1,2**}

(1. 河北农业大学 园林与旅游学院, 河北 保定 071000;

2. 河北农业大学 河北省花卉生物育种重点实验室, 河北 保定 071000)

[摘要] 在紫薇 (*Lagerstroemia indica*) 中系统鉴定了 *LiSOS2* 基因家族, 并对其在盐胁迫下的表达特性进行分析. 生物信息学分析表明, *LiSOS2* 蛋白呈疏水性且多为碱性, 均含 CIPK 保守结构域及激酶活性位点, 具有响应钙信号调控离子稳态的能力. 系统发育分析揭示 *LiSOS2* 基因存在进化保守性, 与大花紫薇存在广泛的共线性关系. 启动子顺式作用元件预测显示其富含非生物胁迫、光响应及激素响应元件. 紫薇响应盐胁迫 (100 mmol/L 的 NaCl 处理 0, 3, 6, 12, 24, 48 h) 的过程中, *LiSOS2* 基因家族表达呈现时序分化: 部分基因 (如 *LiSOS2-18b*、*LiSOS2-9b*) 在 6 h 内快速上调, 参与早期胁迫响应; 部分基因持续累积至 48 h, 调控长期 Na^+ 稳态; 而 *LiSOS2-7* 等基因则表达微弱. 研究结果明确了 *LiSOS2* 基因家族在紫薇盐胁迫应答中的动态调控模式, 为揭示其盐胁迫分子机制, 培育耐盐碱品种, 丰富盐碱地夏季景观及生态修复具有重要价值.

[关键词] 紫薇; *SOS2* 基因家族; 系统发育分析; 盐胁迫

[中图分类号] S685.99 [文献标志码] A [文章编号] 1674-5639 (2025) 06-0058-11

DOI: 10.14091/j.cnki.kmxyxb.2025.06.008

SOS (Salt overly sensitive) 途径是植物中普遍存在的抗盐途径, SOS 信号通路被广泛认为是维持离子稳态的核心模块^[1], 可调节细胞离子稳态和提升植物耐盐性^[2]. 该通路核心成员包括 Na^+/H^+ 反向转运蛋白 SOS1、丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶 SOS2 和钙结合蛋白 SOS3^[3]. 其中, SOS1 定位于质膜, 具有多跨膜结构域, 直接介导胞内 Na^+ 向胞外的排出^[4]; SOS2 为 SnRK3 家族成员, 含有保守的激酶结构域和调控区域, 能介导多种胁迫信号的磷酸化转导, 可与 SOS3 蛋白形成 SOS2-SOS3 复合体, 激活 SOS1 蛋白从而促进离子外排^[5]; SOS3 为典型 EF-hand 结构的钙离子感受蛋白, 具有保守的 Ca^{2+} 结合位点, 能感知细胞内 Ca^{2+} 浓度变化. 这些结构特征为 SOS 通路在逆境响应中的分子功能提供了基础保障^[6]. 在盐胁迫条件下, 植物细胞质中 Na^+ 浓度上升并诱导胞质游离 Ca^{2+} 浓度的瞬时升高. SOS3 通过感应 Ca^{2+} 信号与 SOS2 结合形成激酶复合体, 进一步磷酸化并激活 SOS1 蛋白, 增强其排钠功能, 从而降低胞内 Na^+ 水平, 维持 K^+/Na^+ 平衡, 减轻离子毒性^[7]. 上述过程构成了典型的 SOS 信号调控机制. 该通路最早在拟南芥中被鉴定, 通过盐敏感突变体的遗传筛选, 研究人员相继克隆出 *SOS1*、*SOS2* 和 *SOS3* 基因, 并揭示了 SOS3-SOS2 复合体调控 SOS1 活性的分子机制^[8]. 上述研究标志着该信号通路的确立和功能体系的初步完善.

作为一种典型的离子稳态调控通路, SOS 信号系统除可调节 Na^+ 排出外, 还可通过 SOS2 对其他信号通路组分的磷酸化调控, 与 ABA、ROS 及 MAPK 等信号网络形成交互调控, 从而实现植物对盐胁迫的系统性应答. 该通路在拟南芥、水稻等模式植物中已有深入解析^[9], 但在木本植物中的研究相对匮乏.

紫薇 (*Lagerstroemia indica*) 为千屈菜科紫薇属的落叶灌木或者乔木, 是世界范围内广泛应用于城市园林绿化的夏季观花树种, 具有花期长、花色艳、抗逆性强等优良特性^[10-12]. 我国的紫薇栽培历史已有

* [收稿日期] 2025-07-27

[作者简介] 崔正楠, 女, 河北石家庄人, 河北农业大学在读本科生, 研究方向为园林植物遗传育种.

** [通信作者] 周杨, 男, 河北涿州人, 河北农业大学讲师, 博士, 研究方向为花卉种质资源与遗传育种, E-mail: zoy0222@163.com.

[基金项目] 河北省现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (HBCT2024200201); 河北省属高等学校基本科研业务经费资助项目 (KY2025033).

1 600 余年, 其花、叶、树皮、根和种子均可入药, 兼具观赏、药用和生态价值^[13]. 在遭遇盐胁迫时, 紫薇种子萌发、幼苗建成、光合作用和生物量积累等关键生理过程均受到不同程度的抑制, 极大限制了盐碱地区紫薇应用. *SOS2* 基因是植物盐胁迫响应的关键基因^[14], 且在紫薇盐胁迫响应过程中发挥了关键作用, 目前关于紫薇中 *SOS* 基因家族的研究尚缺乏系统性的家族成员鉴定、结构特征分析及转录响应规律解析. 因此, 开展紫薇 *SOS* 基因的全基因组鉴定与表达分析, 对揭示其抗盐分子机制, 丰富盐碱地区夏季景观和修复生态具有重要价值.

1 材料和方法

1.1 试验材料

本试验使用的材料为紫薇 ‘Red Dynamite’ 两年生扦插苗, 于河北农业大学温室进行栽培养护. 待幼苗生长稳定并修剪筛选后, 继续养护至新叶萌发数量一半以上后, 选取长势一致的幼苗进行盐胁迫实验.

1.2 紫薇 *SOS2* 基因家族鉴定

1.2.1 紫薇 *SOS2* 基因家族成员筛选与理化性质、亚细胞定位分析

首先, 由 NCBI 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 获得拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 的 *SOS2* 基因的蛋白序列^[15], 在 NGDC 数据库下载紫薇基因组文件 ([https://ngdc.cncb.ac.cn/search/all?&q = Lagerstroemia%20indica](https://ngdc.cncb.ac.cn/search/all?&q=Lagerstroemia%20indica)). 使用 BLAST 针对紫薇与拟南芥的同源区域进行检索, 检索参数为 $E < e^{-10}$, 初步筛选候选基因. 在 Pfam 数据库 (<http://pfam.xfam.org>) 中下载 *SOS2* 蛋白特征结构 NAF (PF03822) 的隐马尔可夫模型, 再用 HMMER 3.0 软件进行鉴定, 进一步验证候选基因^[16]. 将两种方法得到的候选基因在 TBtools 中使用 venn 图合并取交集获得紫薇 *SOS2* 成员列表. 为进一步确定紫薇 *SOS2* 基因家族成员, 使用 NCBI CD-search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>) 对每个成员进行结构域鉴定, 检查筛选出具有完整保守结构域的蛋白, 最终确定紫薇 *SOS2* 基因家族成员. 使用 ExPASy 在线工具 (<https://www.expasy.org/>) 的 ProtParam 模块分析蛋白的氨基酸数目、分子量、理论等电点、脂肪系数及平均亲水性等性质. 利用在线网站 WoLF PSORT (<https://wolfsort.hgc.jp/>) 和 CELLO (<http://cello.life.nctu.edu.tw/>) 对其进行亚细胞定位预测.

1.2.2 紫薇 *SOS2* 基因家族染色体定位分析

以紫薇基因组文件为基础, 在 TBtools 软件的内置插件中绘制 *LiSOS2* 基因的染色体分布图, 进行染色体定位分析.

1.2.3 紫薇 *SOS2* 基因家族系统发育树构建与共线性分析

首先利用 MEGA11.0 软件中的 ClustalW 功能, 使用默认参数对紫薇、拟南芥、番茄 3 个物种的 *SOS2* 蛋白序列进行多重比对. 然后在 MEGA11.0 软件中采用邻接法 (Neighbor-Joining, NJ) 构建系统发育树, 校对参数 Bootstrap 重复 1 000 次, 其他参数均为默认值, 验证节点可靠性. 使用在线网站 iTOL (<https://itol.embl.de/>) 对得到的进化树进行美化调整.

使用 TBtools 软件内置功能分别对紫薇与拟南芥、大花紫薇进行跨物种的共线性分析.

1.2.4 紫薇 *SOS2* 基因的顺式作用元件预测

将紫薇全基因组序列文件及带注释的 gff 文件导入 TBtools 软件获取基因 CDS 区上游 2 000 bp 基因序列, 将所得结果文件导入 PlantCare 网站 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 进行顺式作用元件预测, 对预测结果进行筛选, 并使用 TBtools 软件对其进行可视化.

将筛选后的顺式作用元件进行分类后, 导入 TBtools 软件中, 使用内置功能 HeatMap 制作顺式元件作用热图.

1.2.5 紫薇 *SOS2* 保守结构域及保守基序分析

通过 SMART (<http://smart.embl-heidelberg.de/>) 在线网站 MEME (<http://meme-suite.org/tools/meme>) 对得到的序列进行多重比对, 基序数量设置为 10 个, 并分析紫薇 *SOS2* 中的保守基序 (motif), 在 TBtools 软件中对基序分析结果进行可视化处理.

1.3 紫薇 *SOS2* 基因家族响应盐胁迫表达模式分析

本次实验选取 100 mmol/L 的盐浓度对紫薇进行胁迫处理, 在盐胁迫处理后的 0, 3, 6, 12, 24, 48 h

时, 对同一层级的叶片进行取样并用液氮进行速冻, 每个处理组和时间点取 3 个生物学重复。

利用紫薇转录组数据中的表达量数据分析紫薇 *SOS2* 基因家族成员的表达模式。将原始 *read_count* 转化为 FPKM 值 (外显子每千碱基片段百万比, fragments per kilobase of exon model per million mapped fragments) 并进行均一化处理, 用 Excel 进行数据处理, 利用 TBtools 软件进行表达情况热图制作和解析。

2 结果与分析

2.1 紫薇 *SOS2* 基因家族成员鉴定与理化性质、亚细胞定位分析

首先, 使用 BLAST 检索紫薇与拟南芥的同源区域, 筛选出候选基因。同时在 Pfam 数据库中下载 *SOS2* 蛋白特征结构 NAF (PF03822) 的隐马尔可夫模型, 使用 HMMER3.0 软件鉴定候选基因。将两种方法得到的候选基因在 TBtools 中通过 venn 图取交集, 并通过 NCBI CD-search 进行结构域鉴定, 筛选具有完整保守结构域蛋白。最后, 共鉴定出 38 个 *LiSOS2* 基因, 根据基因所在染色体位置将其命名为 *LiSOS2-2a* ~ *LiSOS2-23*。利用 ExPASy 在线软件对这些基因编码蛋白的理化性质进行分析。如表 1 所示, *LiSOS2* 蛋白的氨基酸数量在 135 (*LiSOS2-6*) ~ 668 (*LiSOS2-2b*) 之间, 蛋白质分子量在 15 193.25 Da (*LiSOS2-6*) ~ 68 142.71 Da (*LiSOS2-18c*) 之间。理论等电点介于 5.73 (*LiSOS2-6*) ~ 9.41 (*LiSOS2-10b*) 之间, 其中等电点在 7 以下的 *LiSOS2* 蛋白仅有 4 个 (*LiSOS2-3c*、*LiSOS2-6*、*LiSOS2-9b*、*LiSOS2-12a*), 偏酸性, 其余蛋白均在 7 ~ 10 之间, 偏碱性。不稳定性指标在 30.78 (*LiSOS2-8c*) ~ 49.15 (*LiSOS2-10b*) 之间, 其中有 23 个稳定蛋白, 15 个不稳定蛋白。GRAVY 预测显示 *LiSOS2* 蛋白均为疏水性蛋白。在 WoLF PSORT 网站中对 *LiSOS2* 基因进行亚细胞定位预测, 发现绝大部分 *LiSOS2* 位于叶绿体中, 且在线粒体、内质网、细胞核、细胞膜上均有分布。

表 1 紫薇 *SOS2* 基因家族成员的蛋白特性

基因名	基因 ID	氨基酸数量	分子量/Da	理论等电点	不稳定性指标	脂肪族指数	总平均亲水性	亚细胞定位
<i>LiSOS2-2a</i>	Lin_chr2_0082	433	47 424.72	9.10	39.23	88.55	-0.110	叶绿体
<i>LiSOS2-2b</i>	Lin_chr2_0398	668	74 211.45	9.11	38.80	80.06	-0.377	细胞质
<i>LiSOS2-3a</i>	Lin_chr3_0721	430	47 471.74	8.93	43.59	85.74	-0.174	叶绿体
<i>LiSOS2-3b</i>	Lin_chr3_0833	438	49 100.65	9.14	33.85	84.59	-0.341	细胞质
<i>LiSOS2-3c</i>	Lin_chr3_0937	564	63 187.22	5.98	42.20	85.27	-0.244	线粒体
<i>LiSOS2-4a</i>	Lin_chr4_0066	496	56 210.51	7.52	40.26	89.62	-0.317	细胞质
<i>LiSOS2-4b</i>	Lin_chr4_0644	440	49 426.89	8.58	35.65	90.86	-0.224	细胞质
<i>LiSOS2-4c</i>	Lin_chr4_0647	440	49 394.80	8.58	37.40	89.09	-0.249	细胞质
<i>LiSOS2-4d</i>	Lin_chr4_0648	462	52 037.22	8.66	33.53	93.07	-0.345	细胞质
<i>LiSOS2-4e</i>	Lin_chr4_0788	448	50 399.34	8.86	31.39	85.07	-0.281	细胞质
<i>LiSOS2-4f</i>	Lin_chr4_1563	476	53 549.59	8.46	41.27	88.70	-0.257	细胞膜
<i>LiSOS2-6</i>	Lin_chr6_1170	135	15 193.25	5.73	38.47	77.93	-0.350	细胞质
<i>LiSOS2-7</i>	Lin_chr7_0434	435	49 255.65	8.83	32.47	85.38	-0.413	细胞质
<i>LiSOS2-8a</i>	Lin_chr8_0847	449	50 519.40	8.83	32.99	89.47	-0.301	类囊体
<i>LiSOS2-8b</i>	Lin_chr8_0953	468	52 165.03	9.28	46.30	89.72	-0.350	细胞质
<i>LiSOS2-8c</i>	Lin_chr8_1608	465	52 587.71	9.08	30.78	89.53	-0.357	细胞核
<i>LiSOS2-8d</i>	Lin_chr8_1720	448	50 583.36	9.04	31.56	81.99	-0.344	叶绿体
<i>LiSOS2-9a</i>	Lin_chr9_0014	446	50 436.20	9.01	39.76	92.02	-0.213	细胞质; 叶绿体
<i>LiSOS2-9b</i>	Lin_chr9_0338	608	67 962.08	6.28	45.16	80.46	-0.415	叶绿体
<i>LiSOS2-10a</i>	Lin_chr10_0420	462	51 226.96	9.35	48.92	90.13	-0.145	叶绿体
<i>LiSOS2-10b</i>	Lin_chr10_0431	462	51 335.15	9.41	49.15	91.39	-0.139	叶绿体
<i>LiSOS2-11a</i>	Lin_chr11_0186	387	43 521.76	8.95	32.48	78.14	-0.486	细胞质
<i>LiSOS2-11b</i>	Lin_chr11_0187	451	50 811.61	9.20	46.07	88.43	-0.297	细胞质

续表 1

基因名	基因 ID	氨基酸数量	分子量/Da	理论等电点	不稳定性指标	脂肪族指数	总平均亲水性	亚细胞定位
<i>LiSOS2-11c</i>	Lin_chr11_1189	476	53 512.97	8.72	40.90	93.57	-0.164	叶绿体
<i>LiSOS2-12a</i>	Lin_chr12_0318	449	50 940.66	6.38	36.87	95.03	-0.179	叶绿体
<i>LiSOS2-12b</i>	Lin_chr12_1065	453	50 497.36	8.86	37.52	86.53	-0.283	叶绿体；类囊体膜
<i>LiSOS2-14</i>	Lin_chr14_1194	439	50 258.80	8.15	40.48	88.36	-0.449	线粒体膜
<i>LiSOS2-16a</i>	Lin_chr16_0006	440	49 604.88	9.10	32.02	89.95	-0.326	细胞质
<i>LiSOS2-16b</i>	Lin_chr16_0459	505	57 479.89	7.17	37.31	83.37	-0.429	叶绿体
<i>LiSOS2-16c</i>	Lin_chr16_1349	443	49 763.27	8.76	39.97	81.85	-0.357	内质网
<i>LiSOS2-17</i>	Lin_chr17_0327	435	47 977.07	8.72	49.13	92.80	-0.105	叶绿体基质
<i>LiSOS2-18a</i>	Lin_chr18_0554	427	47 983.25	9.13	31.92	96.35	-0.217	细胞质
<i>LiSOS2-18b</i>	Lin_chr18_0596	444	49 806.57	9.03	36.48	85.63	-0.302	叶绿体
<i>LiSOS2-18c</i>	Lin_chr18_0635	613	68 142.71	8.47	40.53	83.34	-0.398	细胞核
<i>LiSOS2-18d</i>	Lin_chr18_0643	445	50 416.40	8.95	36.22	92.47	-0.208	叶绿体；色素体
<i>LiSOS2-19</i>	Lin_chr19_0189	506	57 634.73	9.38	40.50	85.73	-0.378	细胞质
<i>LiSOS2-20</i>	Lin_chr20_0917	463	52 152.18	9.01	34.43	92.63	-0.311	叶绿体
<i>LiSOS2-23</i>	Lin_chr23_0142	390	44 365.01	7.65	43.80	84.49	-0.362	细胞膜

2.2 紫薇 *SOS2* 基因家族成员染色体定位

利用 TBtools 软件绘制 *LiSOS2* 家族基因的染色体分布图。图 1 显示，*LiSOS2* 基因不均匀地分布在 chr2、chr3、chr4、chr6-12、chr14、chr16、chr17、chr18、chr19、chr20、chr23 这 17 条染色体上，chr6、chr7、chr14、chr17、chr19、chr20、chr23 分布基因最少，各有 1 个基因，chr4 分布基因最多，有 6 个基因。

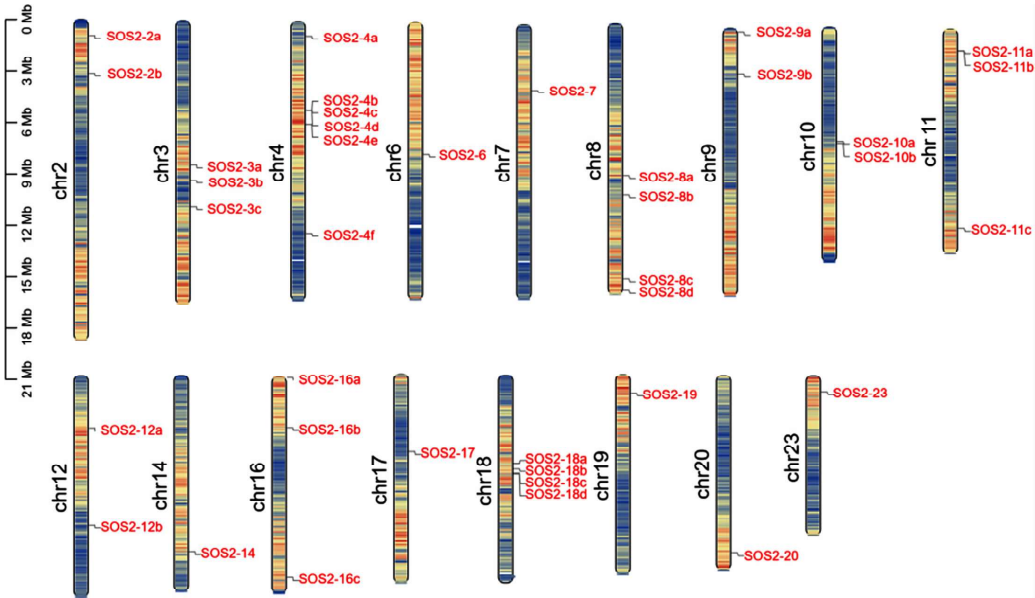


图 1 *LiSOS2* 家族基因的染色体分布

2.3 紫薇 *SOS2* 系统进化分析

为揭示 *LiSOS2* 与拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) *SOS2* 基因和番茄 (*Solanum lycopersicum*) *SOS2* 基因在进化上的位置与亲缘关系，利用 MEGA 11.0 软件对紫薇与拟南芥和番茄的 *SOS2* 蛋白序列构建系统进化

树. 结果如图 2 所示, 多个 *LiSOS2* 在系统树中相互聚类, 说明这些基因具有高度的序列相似性, 且可能具有冗余或协同的生物学功能.

拟南芥的 *SOS2* 基因位于系统树的另一侧分支, 说明紫薇与拟南芥在 *SOS2* 基因的演化过程中存在一定分化, 可能对应不同的调控模式或胁迫响应机制. 番茄的 *SOS2* 基因 (如 *Solyc06g068960.3*) 也与紫薇的 *SOS2* 分支有一定距离, 进一步表明紫薇 *SOS2* 基因在演化上与草本茄科植物存在一定差异. 对进化树进行整体分析可以发现 *SOS2* 基因在不同种属间的演化过程中存在分化事件, 紫薇的多个拷贝基因聚为一类, 具有高度保守性, 而与草本植物 (如拟南芥、番茄) 之间则表现出一定的亲缘关系和序列差异.

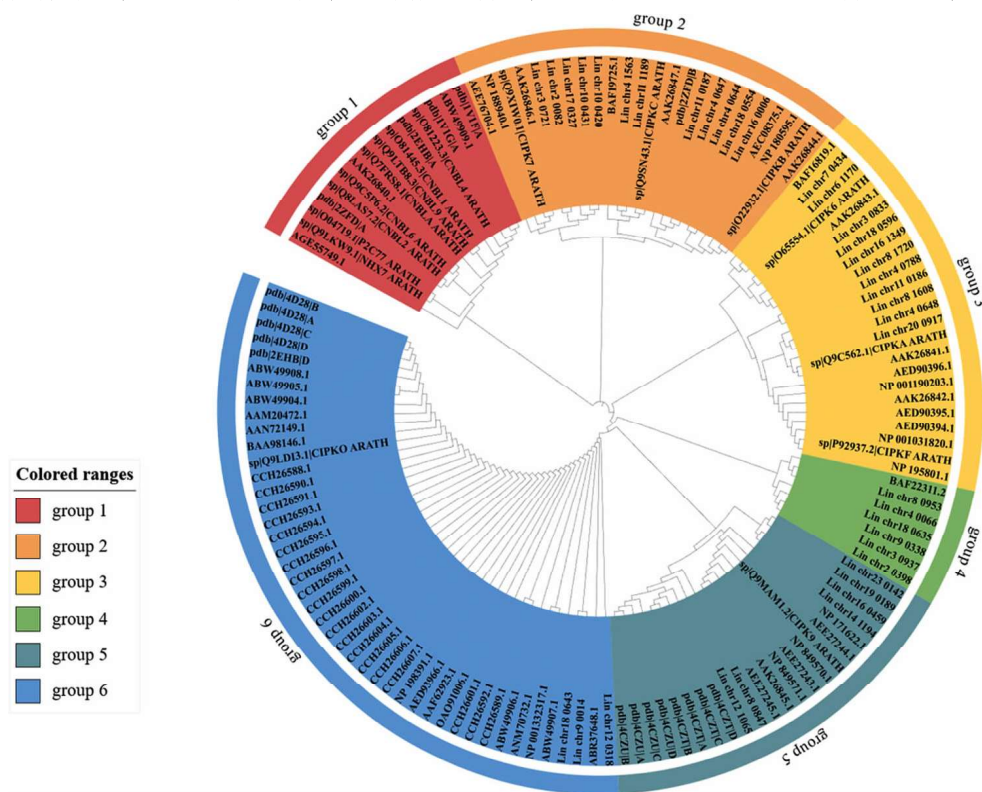


图 2 紫薇与拟南芥、番茄 *SOS2* 基因的系统发育树分析

紫薇与大花紫薇 *SOS2* 基因的共线性分析如图 3 (a) 所示. 大多数紫薇与大花紫薇的 *SOS2* 基因均呈现明显的一一对应关系, 表明两个物种之间存在广泛且高度保守的共线性关系. 说明 *SOS2* 基因家族在紫薇属植物的进化过程中较为稳定, 可能在保留原有功能的基础上经历了少量的基因变异与重排. 类似的, 紫薇与拟南芥 *SOS2* 基因也呈现共线性同源关系 (图 3 (b)), 说明 *SOS2* 基因在不同种属间也存在较为稳定的进化关系, 具有较高的保守性.

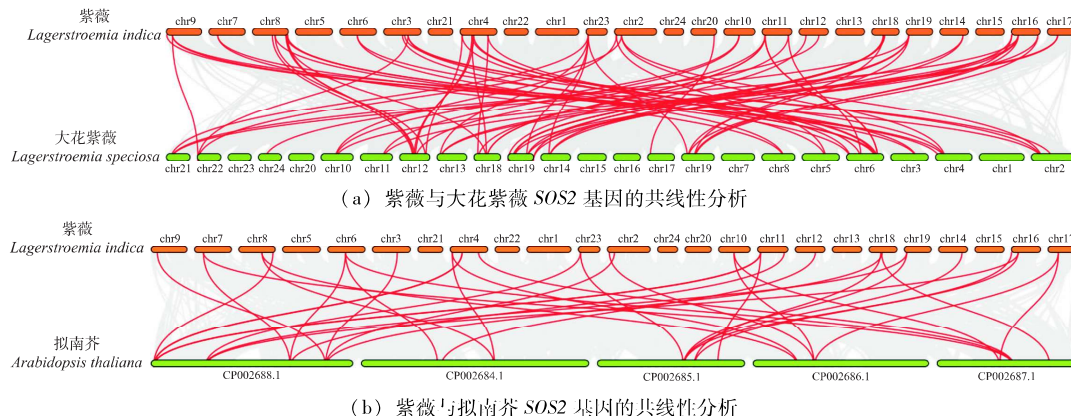


图 3 紫薇与拟南芥、大花紫薇 *SOS2* 基因共线性分析

2.4 紫薇 *SOS2* 基因家族的顺式作用元件预测

为了更深入地了解 *LiSOS2* 基因的表达调控方式, 使用 PlantCare 网站对该基因家族启动子区的顺式作用元件进行预测, 结果如图 4 所示。结果表明, *LiSOS2* 启动子序列中含有多个与植物生长发育、激素反应和环境胁迫有关的作用元件, 包括非生物胁迫、光响应元件和激素响应元件。与胁迫响应直接相关元件, 如参与干旱诱导的 MYB 转录因子结合位点、参与低温响应元件、参与防御与胁迫响应的顺式作用元件、创伤响应元件、参与缺氧特异性诱导元件、参与厌氧诱导的顺式作用调控元件; 光响应元件; 与激素响应相关元件, 如生长素、脱落酸、赤霉素、水杨酸、茉莉酸甲酯响应元件等, 证明 *LiSOS2* 是紫薇盐胁迫响应的核心调控基因。

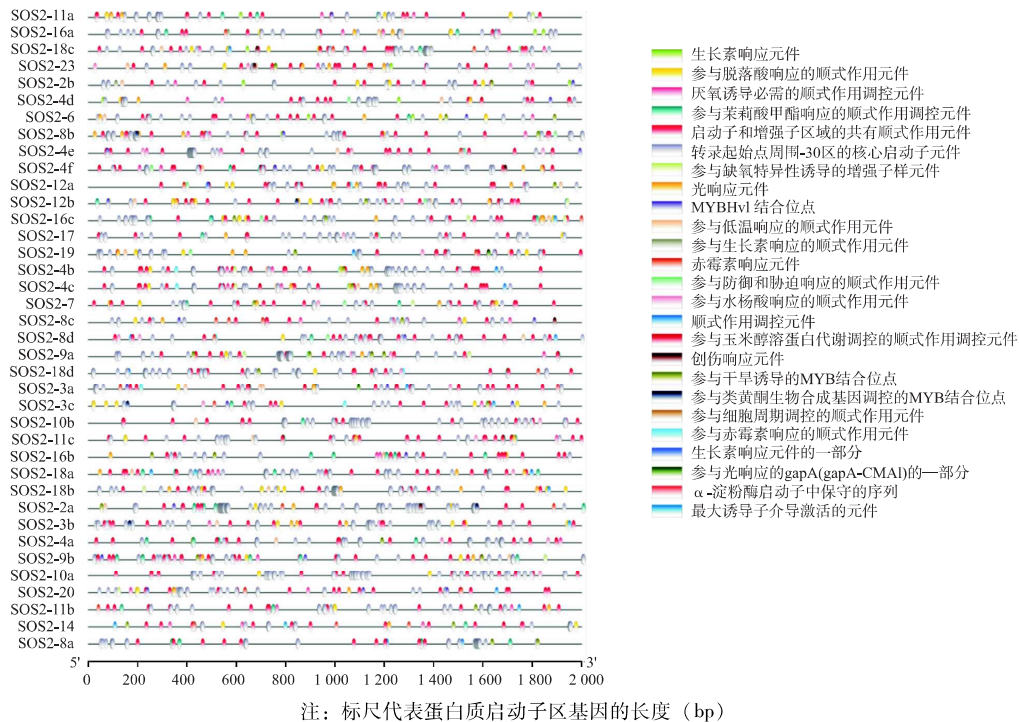


图 4 *LiSOS2* 基因家族启动子区顺式作用元件预测

其中, *LiSOS2-2a*、*LiSOS2-2b*、*LiSOS2-3a*、*LiSOS2-3b*、*LiSOS2-4a*、*LiSOS2-4b*、*LiSOS2-4c*、*LiSOS2-4d*、*LiSOS2-4e*、*LiSOS2-4f*、*LiSOS2-6*、*LiSOS2-8d*、*LiSOS2-9b*、*LiSOS2-10b*、*LiSOS2-11c*、*LiSOS2-12a*、*LiSOS2-12b*、*LiSOS2-16a*、*LiSOS2-16b*、*LiSOS2-16c*、*LiSOS2-18a*、*LiSOS2-18b*、*LiSOS2-18c*、*LiSOS2-19*、*LiSOS2-23* 共 25 个基因含有低温响应元件。 *LiSOS2-4b*、*LiSOS2-4c*、*LiSOS2-4e*、*LiSOS2-4f*、*LiSOS2-6*、*LiSOS2-7*、*LiSOS2-8b*、*LiSOS2-8c*、*LiSOS2-8d*、*LiSOS2-9a*、*LiSOS2-12b*、*LiSOS2-16c*、*LiSOS2-17*、*LiSOS2-18c*、*LiSOS2-19* 共 15 个基因含有防御与胁迫响应元件, 可以响应盐胁迫。除了 *LiSOS2-10b*、*LiSOS2-18a*、*LiSOS2-4e* 外, 其余 35 个基因均含有 ABA (脱落酸) 激素响应元件, ABA 是植物响应盐胁迫的核心信号分子。该元件的存在表明 *LiSOS2* 基因表达可能直接受 ABA 信号调控, 使 SOS 盐胁迫响应通路与 ABA 信号网络相整合, 共同协调植物对于盐胁迫适应的反应。这些顺式作用元件的表达在紫薇的耐盐胁迫生长中发挥着重要作用。

由图 5 可知, *TGA-box* 在 *LiSOS2-12a* 的启动子中被发现; 盐响应元件 *LTR* 被发现在 *LiSOS2-2a*、*LiSOS2-2b*、*LiSOS2-2a*、*LiSOS2-3b*、*LiSOS2-4a*、*LiSOS2-4b*、*LiSOS2-4c*、*LiSOS2-4d*、*LiSOS2-4e*、*LiSOS2-4f*、*LiSOS2-6*、*LiSOS2-8d*、*LiSOS2-9b*、*LiSOS2-10b*、*LiSOS2-11c*、*LiSOS2-12a*、*LiSOS2-12b*、*LiSOS2-16a*、*LiSOS2-16b*、*LiSOS2-16c*、*LiSOS2-18a*、*LiSOS2-18b*、*LiSOS2-18c*、*LiSOS2-19*、*LiSOS2-23* 共 25 个基因的启动子中。同时所有的 *LiSOS2* 都包含多种激素元件, 包括 ABA 响应元件、IAA (生长素) 响应元件、MeJA (茉莉酸甲酯) 响应元件以及 SA (水杨酸) 响应元件等。

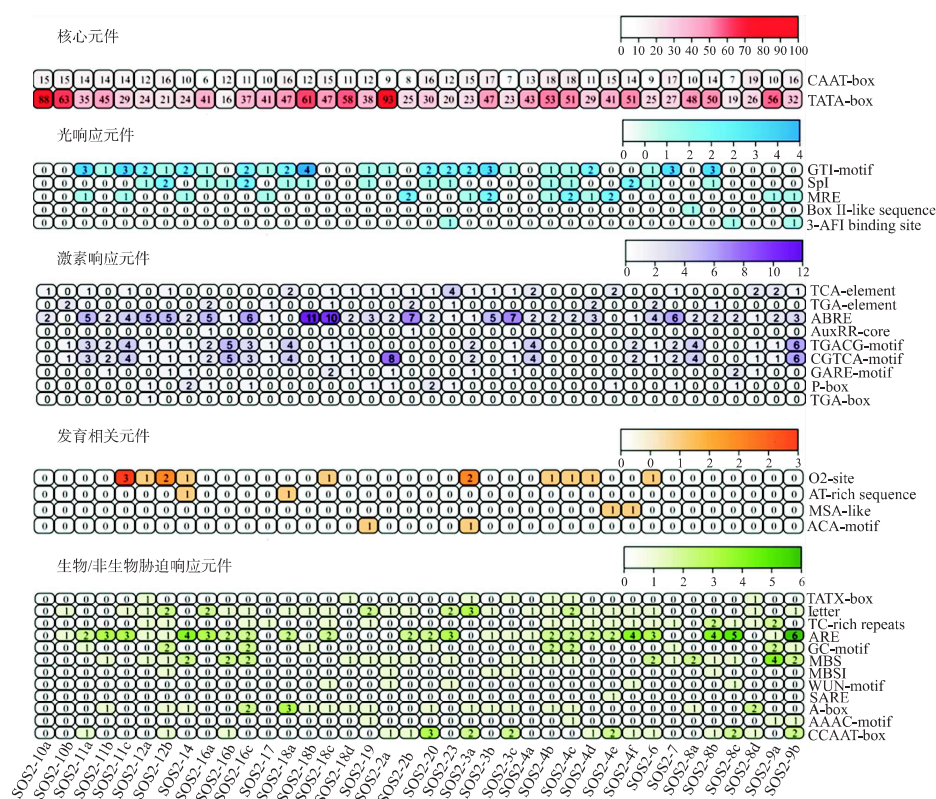


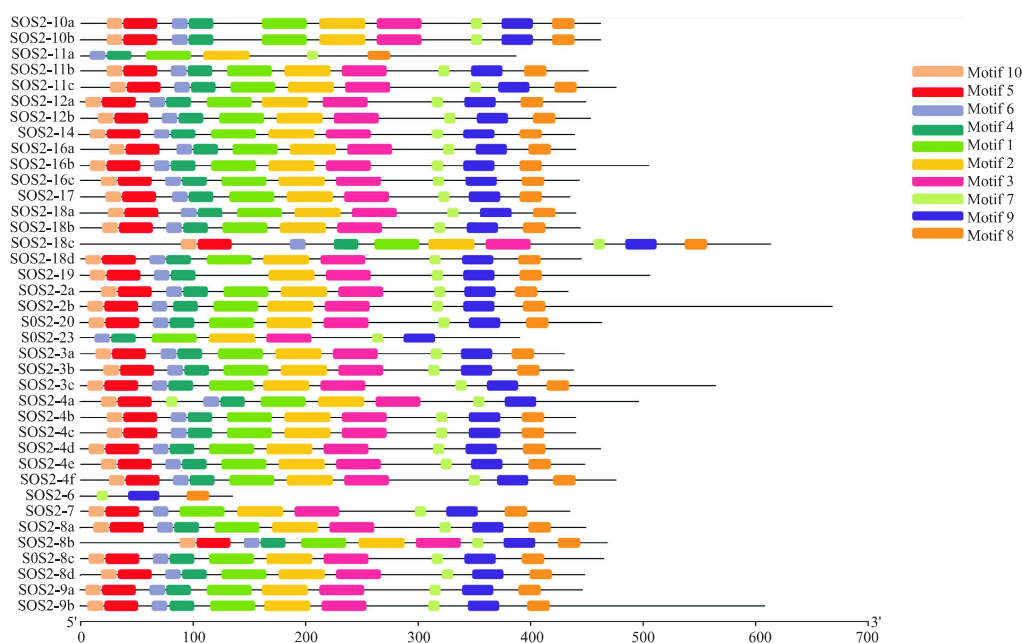
图 5 *LiSOS2* 基因家族顺式作用元件热图

2.5 紫薇 *SOS2* 基因结构分析

利用 SMART 和 MEME 在线软件分析 *LiSOS2* 基因的保守结构域和基序分布情况. 结果如图 6 所示, 共得到 3 种保守结构域, 分别为 STKc、CIPK 和 PKc_superfamily. 其中 STKc 和 PKc_superfamily 是丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶活性结构域, 鉴定到大部分基因均含有这两种保守结构. 另外所有 *LiSOS2* 均含有 CIPK 结构域, 它可与钙调素样蛋白结合, 参与钙信号通路调控. 同时, 如图 7 所示, 在 *LiSOS2* 中鉴定出 10 组基序, 其中基序 1~6 和 10 对应丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶活性结构域所在位置, 而基序 7、8、9 对应着 CIPK 结构域所在位置, 并且其排序在多数 *LiSOS2* 中基本一致, 说明以上结构域在 *LiSOS2* 基因家族进化上具有较强的保守性.



图 6 *LiSOS2* 基因结构域

图7 *LiSOS2* 基因基序预测

2.6 紫薇 *SOS2* 基因家族表达模式分析

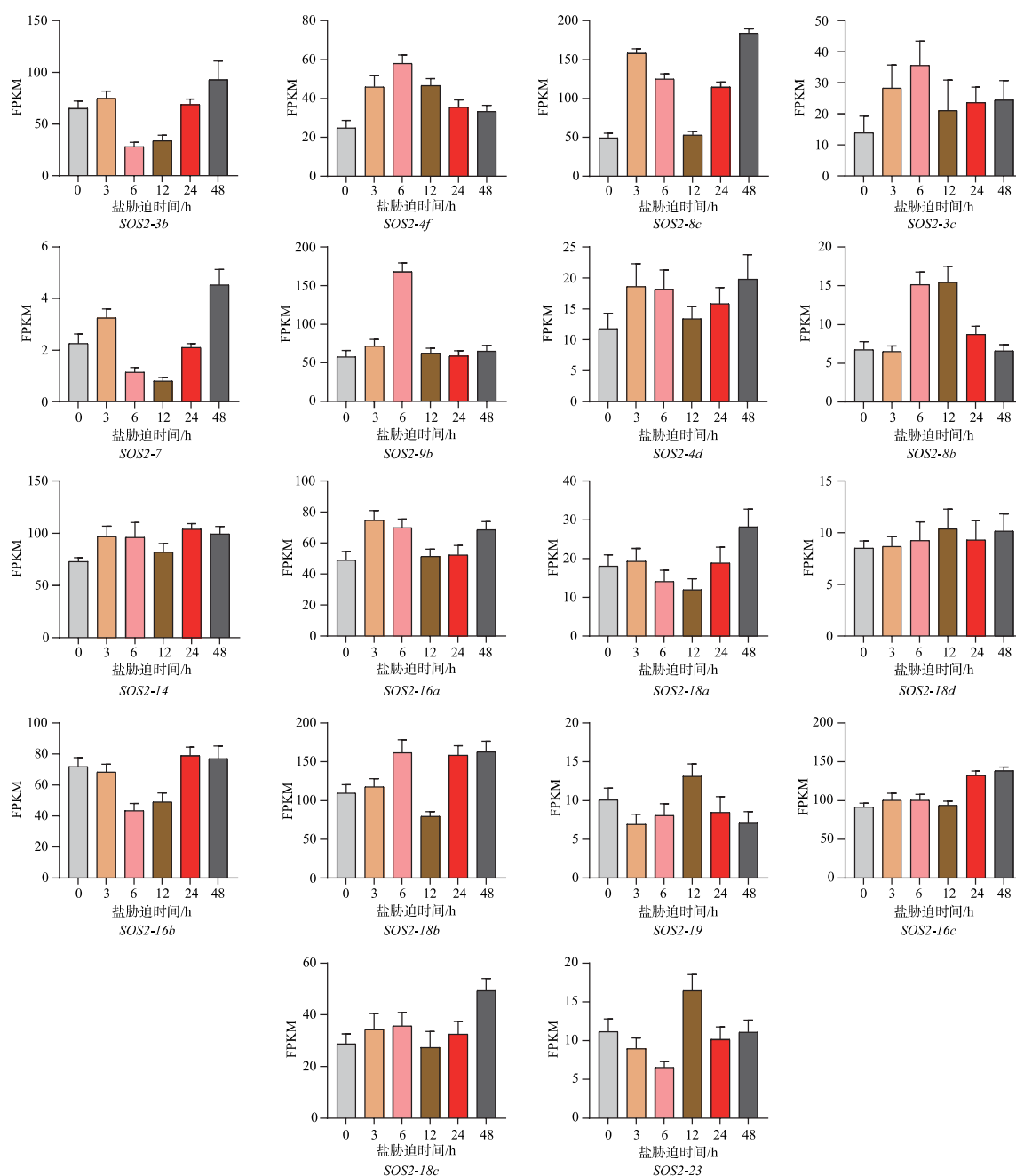
如图8所示,在盐胁迫处理过程中,较多 *LiSOS2* 基因表达水平发生明显变化.如 *LiSOS2-18b*、*LiSOS2-9b*、*LiSOS2-8b* 从盐胁迫处理 0 h 到 6 h 表达量持续上升,6 h 达到顶峰,12 h 稍降但仍高于起始,48 h 时有所回升,表现出早期的快速响应模式和后期的稳态重建模式.推测这类基因可能既参与激活下游 *SOS1* 转运蛋白的早期功能,又参与驱动中后期 Na^+ 持续外排调控.部分基因如 *LiSOS2-3c* 在 0 h 表达较低,随后逐步升高,在 12 h 和 24 h 达到较高表达,说明其对胁迫响应存在一定时滞.还有一部分基因,如 *LiSOS2-14* 和 *LiSOS2-16c*,在处理的 0~6 h 表达水平较高且较为稳定,在 24~48 h 又出现一定上升.相比之下,形成鲜明对照的是 *LiSOS2-4f* 基因,其表达量在 6 h 达到顶点后,在 6~48 h 内有所回落,说明此类基因在早期已经完成了响应,形成了盐胁迫调节的稳态.此外,其他部分基因如 *LiSOS2-19* 和 *LiSOS2-7* 的表达量持续保持在较低的水平,推测其不是主要的盐胁迫响应调节因子,在盐胁迫下不受明显诱导或其调控作用有限.

3 讨论

本研究通过全基因组筛选,鉴定出 38 个 *LiSOS2* 基因家族成员.染色体定位显示该家族成员在 17 条染色体上呈非均匀分布,其中 chr4 富集最多(6 个成员),暗示基因扩增与功能分化的关联性.系统发育分析表明,紫薇 *SOS2* 基因与拟南芥、番茄同源基因聚集成独立分支,暗示木本与草本植物在 *SOS* 通路中存在功能分化.尤为值得注意的是,紫薇中的 *LiSOS2-8a* 和 *LiSOS2-16b* 基因形成保守聚类,并与大花紫薇存在显著共线性,表明其在紫薇属中存在特异性功能保留.

对 *LiSOS2* 基因启动子区域的调控元件进行鉴定,发现该区域富集了包括防御应激响应、干旱诱导等功能的元件.研究表明,与应激抗逆功能相关的顺式作用元件在盐胁迫等逆境发生时起到重要的调控作用^[17].例如,将含有防御胁迫响应元件的基因转入植株,能显著提升其在盐胁迫下的萌发率和生长表现^[18];类似地,MYB 类转录因子(作用于干旱诱导元件)的过量表达可协同增强拟南芥的抗旱与耐盐能力^[19].因此, *LiSOS2* 基因启动子区富集的多种功能元件,可能为其参与盐胁迫调控提供了基础.

序列分析显示, *LiSOS2* 普遍包含完整的丝氨酸/苏氨酸激酶结构域(STKc)和关键的 CIPK 结构域,表明其受到较强的进化约束.其中, CIPK 结构域介导的 Ca^{2+} 信号感知能力是紫薇感知并响应盐胁迫的核心分子机制,该激酶活性对于调节胞内 Na^+/K^+ 稳态以维持耐盐性至关重要,这与拟南芥 *SOS2* 高度保守的结果一致^[20],同时 *SOS2* 蛋白功能的激活也依靠其激酶结构域,依赖其 NAF 基序与激酶催化域互作,并在与 *SOS3* 结合后解除自抑制,进而起始信号级联反应^[21].

图 8 *LiSOS2* 基因家族转录组表达量变化柱形图

研究表明,作为植物盐胁迫应答的关键调控因子,*SOS2* 的功能在模式植物中得到广泛证实^[22],其表达调控具有胁迫强度依赖性,如在黄瓜组织中,*SOS2* 基因随盐胁迫程度加剧而持续上调^[23]。本研究通过转录组分析揭示,紫薇在盐胁迫处理下,*SOS2* 基因家族部分成员同样表现出显著的上调表达模式,证实其参与盐胁迫响应途径。快速响应型基因如 *LiSOS2-18b/9b* 在盐处理 3 h 内显著上调,其增幅超过了 300%,其启动子区富含防御应激元件,此类基因可能通过磷酸化级联反应,激活下游 Na^+ 转运蛋白 *SOS1*,为离子外排提供初始驱动力^[24]; *LiSOS2-18b*、*LiSOS2-9b* 等基因 6 h 内快速上调,参与早期 Na^+ 外排启动;渐进累积型基因以 *LiSOS2-3c* 为代表,其在 48 h 内表达量稳定上升,成为维持长期 Na^+ 稳态的关键调节枢纽;而 *LiSOS2-7* 等基因表达微弱,可能承担功能冗余,说明其可能在特定组织、发育阶段或其他未被测试的非生物胁迫中发挥作用。该基因启动子含有激素响应元件,暗示其可能受 ABA 等胁迫激素调控,与 Li 等人^[25]研究发现的耐盐性建立的适应性响应路径相符;而 *SOS2* 基因家族中也存在功能

冗余型基因,如 *LiSOS2-7*,可能仅提供基础激酶活性,不参与盐胁迫的调控,避免信号通路过度激活导致的能量耗竭。综合来看,这种由快速反应、持续调控和功能备份构成的分级调控是紫薇高效应对盐胁迫的关键所在,这种差异化调控模式暗示了该家族在紫薇盐胁迫应答中的分工协作机制。

LiSOS2 基因表达动态与盐胁迫代谢组及生理生化变化具有一定的协同作用。张衡峰等^[26]发现紫薇盐胁迫的代谢组中,富集了包括生物合成、氨基酸代谢、糖类代谢、脂肪酸代谢和植物激素合成等响应盐胁迫和碱胁迫的主要代谢通路。研究发现紫薇的呼吸作用增强,光能效率降低,光合作用受阻。紫薇体内蔗糖和可溶性糖含量随盐胁迫时间的增长先减少后增加,但最终总量减少^[27]。可能说明,*SOS2* 蛋白驱动 *SOS1* 蛋白对 Na^+ 进行转运,因此,为满足此需求,线粒体电子传递链通量上调,呼吸速率升高。随着胁迫时间的延长,脯氨酸质量分数在胁迫下呈现持续升高的趋势^[28]。由此推测盐胁迫下紫薇 *SOS2* 基因的高表达,可能通过激活脯氨酸合成限速酶来响应逆境。其机制可能关联 ABA 信号通路,因为 ABA 是该通路的关键诱导因子之一,且在紫薇 *SOS2* 基因启动子中鉴定到了响应的激素响应元件^[29]。综上所述,*SOS2* 基因作为盐胁迫的核心调控基因,广泛参与盐胁迫发生时的生理调控活动。

4 结 论

本研究通过全基因组水平系统鉴定,明确紫薇中存在 38 个 *LiSOS2* 基因家族成员,其编码蛋白均具有疏水性、多呈碱性特征,且普遍含 CIPK 保守结构域与激酶活性位点,体现出响应钙信号调控离子稳态的分子基础。系统发育与共线性分析揭示,*LiSOS2* 基因在进化上高度保守。紫薇在盐胁迫下的时序表达模式分析显示,*LiSOS2-18b/9b* 在盐处理 3 h 内显著上调,*LiSOS2-18b*、*LiSOS2-9b* 等基因 6 h 内快速上调,*LiSOS2-3c* 为代表,其在 48 h 内表达量稳定上升,进而构成了一个从快速预警到长期维持的完整防御网络。本研究揭示了在紫薇盐胁迫响应过程中 *SOS2* 基因的分子调控机制,为培育耐盐碱品种,丰富盐碱地区夏季景观及生态修复提供了重要参考价值。

[参考文献]

- [1] 刘国永,周雪雁,蒋才富,等. 植物耐盐碱胁迫分子机制研究进展:从模式植物到玉米 [J]. 科学通报, 2025, 70 (25): 4272-4287.
- [2] ALI A, PETROV V, YUN D J, et al. Revisiting plant salt tolerance; novel components of the SOS pathway [J]. Trends in Plant Science, 2023, 28 (9): 1060-1069.
- [3] ZHOU H, SHI H, YANG Y, et al. Insights into plant salt stress signaling and tolerance [J]. Journal of Genetics and Genomics, 2024, 51 (1): 16-34.
- [4] QUINTERO F J, OHTA M, SHI H, et al. Reconstitution in yeast of the Arabidopsis SOS signaling pathway for Na^+ homeostasis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2002, 99 (13): 9061-9066.
- [5] 王丹怡,韩玲娟,张毅,等. 多胺对盐胁迫下黄瓜 *SOS2* 基因家族表达的影响 [J]. 西北植物学报, 2020, 40 (11): 1855-1865.
- [6] XIE Q, ZHOU Y, JIANG X. Structure, function, and regulation of the plasma membrane Na^+/H^+ antiporter salt overly sensitive 1 in plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 866265.
- [7] STEINHORST L, HE G, MOORE L K, et al. A Ca^{2+} -sensor switch for tolerance to elevated salt stress in Arabidopsis [J]. Developmental Cell, 2022, 57 (17): 2081-2094.
- [8] JI H, PARDO J M, BATELLI G, et al. The salt overly sensitive (SOS) pathway: established and emerging roles [J]. Molecular Plant, 2013, 6 (2): 275-286.
- [9] MARTÍNEZ-ATIENZA J, JIANG X, GARCIADEBLAS B, et al. Conservation of the salt overly sensitive pathway in rice [J]. Plant Physiology, 2007, 143 (2): 1001-1012.
- [10] 武维华. 植物生理学 [M]. 北京: 科学出版社, 2003: 115-131.
- [11] 聂硕,张林,王峰,等. 紫薇杂种 F1 代的性状表现与倍性研究 [J]. 山东农业科学, 2017, 49 (1): 17-22.
- [12] 陆小鸿. 观赏入药话紫薇 [J]. 广西林业, 2018 (2): 38-39.
- [13] 方文培,张泽荣. 中国植物志: 第 52 卷: 第 2 分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1983: 94.
- [14] VAN ZELM E, ZHANG Y, TESTERINK C. Salt tolerance mechanisms of plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2020,

- 71: 403-433.
- [15] 贾永正, 张子晗, 喻方圆, 等. 盐胁迫对紫薇种子萌发特性的影响 [J]. 种子, 2016, 35 (10): 87-91.
- [16] 王丹怡. 基于磷酸化 iTRAQ 结果探讨盐胁迫下 Spd 对黄瓜根系 SOS 途径的影响 [D]. 太原: 山西农业大学硕士学位论文, 2021.
- [17] BRINDHA C, VASANTHA S, RAJA A K, et al. Characterization of the salt overly sensitive pathway genes in sugarcane under salinity stress [J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 171 (4): 677-687.
- [18] WANG H, LIU T, HE H H, et al. Identification and expression analysis of APX gene family in grape [J]. *Journal of Fruit Science*, 2020, 37 (4): 472-484.
- [19] HE C, YU Z, TEIXEIRA DA SILVA J A, et al. DoGMP1 from *Dendrobium officinale* contributes to mannose content of water-soluble polysaccharides and plays a role in salt stress response [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 41010.
- [20] YU Y, GUO D D, MIN D H, et al. Foxtail millet MYB-like transcription factor SiMYB16 confers salt tolerance in transgenic rice by regulating phenylpropane pathway [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 195: 310-321.
- [21] LI J, SHEN L, HAN X, et al. Phosphatidic acid-regulated SOS2 controls sodium and potassium homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress [J]. *The EMBO Journal*, 2023, 42 (8): 112401.
- [22] GÁMEZ-ARJONA F, PARK H J, GARCÍA E, et al. Inverse regulation of SOS1 and HKT1 protein localization and stability by SOS3/CBL4 in *Arabidopsis thaliana* [J]. *PNAS*, 2024, 121 (9): 2320657121.
- [23] ZHANG H, YU C, ZHANG Q, et al. Salinity survival: molecular mechanisms and adaptive strategies in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 16: 1527952.
- [24] 冯凯月, 赵鑫焱, 李子妍, 等. 植物响应盐碱胁迫的分子机制研究进展 [J]. 生物技术通报, 2024, 40 (10): 122-138.
- [25] LI Y, ZHOU J, LI Z, et al. Salt and Aba response *erfl* improves seed germination and salt tolerance by repressing Aba signaling in rice [J]. *Plant Physiology*, 2022, 189 (2): 1110-1127.
- [26] 张衡锋, 何阳武, 张焕朝, 等. 紫薇响应盐胁迫和碱胁迫的代谢组分析 [J]. 植物研究, 2024, 44 (3): 420-430.
- [27] 邱国金, 于敏, 胡卫霞, 等. 盐胁迫对天鹅绒紫薇生长与生理生化特性的影响 [J]. 江苏农业科学, 2018, 46 (6): 123-126.
- [28] YAN L, LU M, RIAZ M, et al. Differential response of proline metabolism defense, Na^+ absorption and deposition to salt stress in salt-tolerant and salt-sensitive rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes [J]. *Physiologia Plantarum*, 2024, 176 (4): 14460.
- [29] HRESTHA A, CUDJOE D K, KAMRUZZAMAN M, et al. Absciseic acid-responsive element binding transcription factors contribute to proline synthesis and stress adaptation in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 261: 153414.

Identification of *LiSOS2* Gene Family and Expression Analysis of Crape Myrtle under Salt Stress

CUI Zhengnan¹, WANG Shixian¹, CHEN Yue¹, LIU Chaoran¹, JIANG Zhongfei¹, ZHOU Yang^{1,2}

(1. College of Landscape Architecture and Tourism, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei, China 071000;

2. Hebei Key Laboratory of Floral Biological Breeding, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei, China 071000)

Abstract: In this study, the *LiSOS2* gene family was systematically identified in crape myrtle (*Lagerstroemia indica*), and its expression characteristics under salt stress were analyzed. Bioinformatics analysis showed that *LiSOS2* protein was hydrophobic and mostly basic, and all contained conserved CIPK domains and kinase active sites, which had the ability to regulate ion homeostasis in response to calcium signaling. Phylogenetic analysis revealed that *LiSOS2* gene was evolutionarily conserved and had a wide collinearity with crape myrtle. The prediction of cis-acting elements of the promoter showed that it was rich in abiotic stress, light response and hormone response elements. Transcriptome analysis under salt stress (100 mmol/L NaCl treatment for 0, 3, 6, 12, 24, 48 h) showed that temporal differentiation was presented in the expression of *LiSOS2* gene family: some genes (such as *LiSOS2-18b* and *LiSOS2-9b*) were rapidly up-regulated within 6 h and participated in the early stress response; some genes continued to accumulate until 48 h, regulating long-term Na^+ homeostasis; genes such as *LiSOS2-7* were weakly expressed. The research findings clarify the dynamic regulatory patterns of the *LiSOS2* gene family in the salt stress response of crape myrtle, which holds significant value for revealing the molecular mechanisms of salt stress, breeding salt-tolerant cultivars, enriching summer landscapes in saline-alkali land, and promoting ecological restoration.

Key words: *Lagerstroemia indica*; *SOS2* gene family; phylogenetic analysis; salt stress

(责任编辑: 陈伟超)