

GhPHYB 基因的基因组鉴定及进化分析

巩元勇, 赵丽华, 闫 飞

(攀枝花学院生物与化学工程学院, 四川 攀枝花 617000)

摘 要:在陆地棉异源四倍体标准系 TM-1 基因组数据库中共鉴定获得 2 个 *PHYB* 基因, 这 2 个基因分别分布在 A10 和 D10 亚基因组。利用生物信息学方法对这两个基因进行初步分析表明, 棉花的 *PHYB* 具有其他植物 *PHYB* 相同的基序和结构域, 不管是数目还是分部位置都比较一致; 不同植物的 *PHYB* 氨基酸序列同源性比对及构建的进化树都显示棉花的 *PHYB* 同可可的在同源性和进化关系上都是最近, 同水稻、玉米等单子叶植物的同源性及其进化关系较低; 基因结构的比对结果同样显示植物 *PHYB* 基因在进化上比较保守; 棉花 *PHYB* 存在几十个可能磷酸化的位点, 这些位点的磷酸化作用可能影响光敏色素的功能及其介导的信号通路; *PHYB* 直系同源基因和旁系同源基因的 K_a/K_s 比值均小于 1, 说明这些基因在进化过程中受到纯化选择作用。本研究结果可为陆地棉 *PHYB* 基因的深入研究提供理论基础。

关键词:陆地棉基因组; *PHYB* 基因; 进化

中图分类号: S188

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2022)06-0042-06

Genome-Wide Identification and Evolution Analysis of Upland Cotton *PHYB* Gene

GONG Yuanyong, ZHAO Lihua, YAN Fei

(Biological and Chemical Engineering College, Panzhihua University, Panzhihua 617000, China)

Abstract: Two *PHYB* genes were identified from the genome sequence database of allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L. acc. TM-1), which were found to be distributed on subgenome A10 and D10. The preliminary bioinformatic analysis indicated that the *PHYB* genes of upland cotton had the same motifs and domains with the *PHYB* genes in other plant species, and even the number and location of the motifs and domains of these *PHYB* genes were consistent. The *PHYB* amino acid sequence alignment and the phylogenetic tree constructed based on *PHYB* amino acid sequence of these plant species indicated that the two *PHYB* genes in upland cotton had higher homology and closer evolutionary relationships with cocoa (*Theobroma cacao*), but lower similarity to *PHYB* genes in monocotyledonous plants, such as rice (*Oryza sativa*) and corn (*Zea mays*). The comparison results of *PHYB* gene structure also showed that the plant *PHYB* gene was more conservative in evolution. The autophosphorylation of dozens of autophosphorylation sites in *PHYB* maybe essential for their function and plays a significant role in regulating phytochrome-mediated signal transduction pathways. The K_a/K_s values of orthologous and paralogous genes of *PHYB* were all less than 1, indicated that those genes mainly experienced purifying selection among evolution. The results of this paper would provide a theoretical basis on intensive study of *Gossypium hirsutum PHYB* genes.

Key words: Genome of upland cotton; *PHYB* gene; Evolution

光敏色素是植物体非常重要的一类光受体, 通过对红光和远红光的变化响应, 参与调控种子萌发、幼苗光形态建成、避荫作用、开花诱导和昼

夜节律响应等生理过程^[1-2]。拟南芥等双子叶植物中一般有 5 个光敏色素成员: *PHYA*、*PHYB*、*PHYC*、*PHYD* 和 *PHYE*^[3-4]; 水稻、小麦、玉米等单子叶植物中一般有 3 个光敏色素成员: *PHYA*、*PHYB* 和 *PHYC*^[5-7]。*PHYA* 是光不稳定型光敏色素分子, 其主要参与远红光的信号传导过程; *PHYB* 和其他几位成员都是光稳定型光敏色素分子, *PHYB* 参与红光短暂和持续照射下的众多反应, *PHYC*、*PHYD* 和 *PHYE* 在结构上类似 *PHYB*, 在功能上也

收稿日期: 2020-03-06

基金项目: 2019 年中央财政林业科技推广示范项目(2019-017);
金沙江干热河谷生态修复与治理创新研究团队专项经费(035200179)

作者简介: 巩元勇(1982-), 男, 副教授, 博士, 从事植物分子生物学研究。

同PHYB相近^[2,8]。

PHYB是红光的主要受体,在拟南芥、玉米和水稻的相关研究中证实,PHYB同光形态建成、避阴性和生物产量等性状存在密切关系^[9-11]。在白光和红光照射下的拟南芥*phyB*突变体表现出叶绿素含量降低^[12];红光下的水稻*phyB*突变体比野生型的叶绿素含量少一半,表明PHYB正调控水稻叶绿素的合成^[5];PHYB功能的缺失,能够造成水稻、玉米、大麦、高粱等禾本科作物的早开花^[9-10,13-14];拟南芥*phyB*突变体表现出抑制因避荫作用而导致的叶柄和节间伸长、叶面积降低和开花提早^[15];转化有白菜PHYB基因的拟南芥*phyB*突变体幼苗的去黄化速率增强,在短光照条件下开花推迟^[16]。此外,光敏色素PHYB还参与调控植物对逆境胁迫的反应,这些逆境胁迫包括病原菌^[17]、害虫^[18]、冷害^[19]、高温^[20]、干旱^[21]、盐害^[22]等。研究发现,PHYB还参与植物对除草剂草甘膦的胁迫反应,拟南芥*phyB*突变体表现出对草甘膦具有一定的抗性^[23],该研究结果进一步丰富了PHYB的功能,同时也为改良作物对草甘膦的抗性拓展了新思路。新近研究表明,PHYB同其他相关蛋白协同作用发挥了更加广泛的生理功能。拟南芥中PHYB同CRY1参与了光信号与生长素信号的拮抗作用,受光激活后的CRY1和PHYB与TIR1竞争同AUX/IAAs的相互作用,使得AUX/IAAs更加稳定而不易被降解,由此抑制了生长素的信号作用^[24];远红光诱导的叶片衰老过程PHYA和PHYB之间存在相互拮抗作用^[25];PHYB和BES1相互作用可以调控油菜素信号^[26]。水稻中PHYA和PHYB协同作用能够影响花药的发育和花粉的生活力^[27]。

PHYB基因在很多植物中都有克隆及研究报道,但是,陆地棉PHYB基因的工作鲜有报道。随着陆地棉遗传标准系TM-1全基因组序列的公布^[28-29],使得研究人员可以先从基因组序列宏观方面对陆地棉PHYB基因有一个全面的认识和生物信息学分析,这将为该基因的克隆和功能的深入研究提供相关理论基础。

1 材料和方法

1.1 材料

从南京农业大学作物遗传与种质作物创新重点实验室(<http://mascotton.njau.edu.cn/html/Data/Genomefhsequence/2015/05/05/16ab0945-19e9-49f7-a09e-8e956ec866bf.html>)下载获得陆地棉异源四

倍体标准系TM-1基因组数据,从JGI的Phytozome数据库(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>)获得不同物种的PHYB基因的核苷酸及氨基酸序列信息。

1.2 PHYB基因的鉴定及生物信息学分析

用拟南芥PHYB基因的蛋白质序列(NCBI登录号:AEC06808)为信息探针,用HMMER及BLAST程序搜索鉴定陆地棉基因组中的PHYB基因。用Perl程序从基因组数据库文件Gossypium_hirsutum_v1.1.cds.fa和Gossypium_hirsutum_v1.1.pep.fa中提取PHYB基因的CDS序列和氨基酸序列。

利用ProtParam tool(<http://web.expasy.org/prot-param/>)在线分析获得陆地棉PHYB基因蛋白氨基酸序列的分子量、等电点等基本信息^[30];运用DNAMAN对不同物种PHYB基因的氨基酸序列进行多重序列比对;用InterProscan5(<http://www.ebi.ac.uk/Tools/pfa/iprscan/>)在线分析PHYB基因的蛋白质结构域;PHYB蛋白质序列保守基序用MEME(<http://meme.sdsc.edu/meme/meme.html>)鉴定分析;用MEGA6软件,采用Neighbor-Joining法对不同物种的PHYB蛋白质序列构建进化树;用NetPhos 2.0 Server(<http://www.cbs.dtu.dk/services/NetPhos/>)预测棉花PHYB蛋白质的磷酸化位点;采用GSDS(Gene Structure Display Server, <http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)在线绘制不同物种PHYB基因结构图;用DnaSP计算获得PHYB旁系同源基因和直系同源基因的非同义替换(K_a)和同义替换(K_s),计算出 K_a/K_s 比值。

2 结果与分析

2.1 GhPHYB基因鉴定及序列基本信息

有2个GhPHYB基因从陆地棉异源四倍体标准系TM-1基因组中被鉴定出,一个是位于A10亚基因组的GhA10g1535,另一个是位于D10亚基因组的GhD10g1781。这2个基因的序列及基本理化性质分析结果表明,GhA10g1535的编码区长度是4 927 bp,CDS长度是3 288 bp,有5个外显子,推测的氨基酸序列长度为1 095 aa,分子量是122.145 kDa,等电点为6.40;GhD10g1781的编码区长度是4 992 bp,CDS长度是3 582 bp,有4个外显子,推测的氨基酸序列长度为1 193 aa,分子量是132.890 kDa,等电点为6.34。这两个基因的核苷酸序列长度和氨基酸序列的长度、分子量和等电点都相差不大(表1)。

表 1 陆地棉 *PHYB* 基因基本信息

基因登录号	亚基因组	编码区长度(bp)	CDS长度(bp)	外显子个数	推测的多肽		
					长(aa)	分子量(kDa)	等电点
<i>GhA10G1535</i>	A10	4 927	3 288	5	1 095	122.145	6.40
<i>GhD10G1781</i>	D10	4 992	3 582	4	1 193	132.890	6.34

2.2 *PHYB* 基因氨基酸序列比对

选取拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、可可(*Theobroma cacao*)、蓖麻(*Ricinus communis*)、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、大豆(*Glycine max*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、高粱(*Sorghum bicolor*)等 8 个物种的 *PHYB* 基因用于本研究的序列分析,这 8 个物种 *PHYB* 基因所对应 Locus Name 分别是 At2g18790、Thecc1EG021372、29889、t000067、PGSC0003DMG400024017、Glyma. 15G140000、LOC_Os03g19590、GRMZM2G124532、Sobic.001G394400,所对应的氨基酸序列,除拟南芥来源于 NCBI,其他均来自 JGI 的 Phytozome。陆地棉的 2 个

GhPHYB 基因,*GhA10g1535* 和 *GhD10g1781* 分别用 *Gossypium hirsutum-1* 和 *Gossypium hirsutum-2* 表示。

用 DNAMAN 软件对这 10 个不同物种的 *PHYB* 基因的氨基酸序列进行多重序列比对,比对结果表明,这 10 条序列的一致性达到 80.27%,其中陆地棉的两条序列一致性较高,达到 98.8%,玉米和拟南芥的一致性较低,为 71.0%。

2.3 *PHYB* 基因蛋白质保守基序和结构域分析

用 MEME 在线分析获得这 10 个不同物种 *PHYB* 蛋白基序情况,如图 1 和图 2 所示,这 10 个蛋白序列都包含 3 个不同基序,这 3 个不同基序在氨基酸序列上的分布也是一致的。

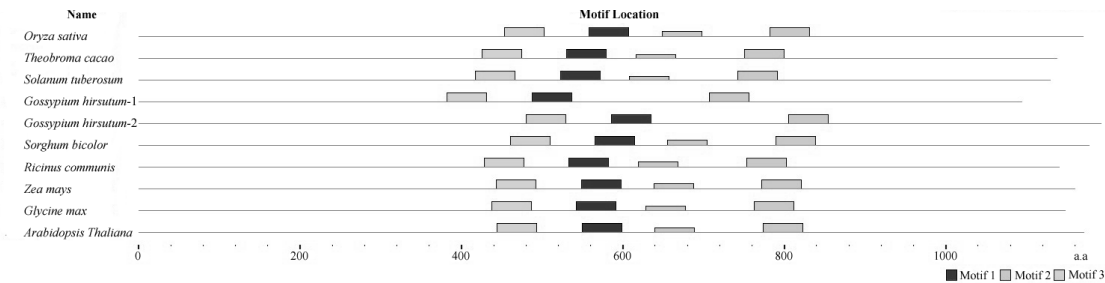


图 1 不同物种 *PHYB* 蛋白基序分布

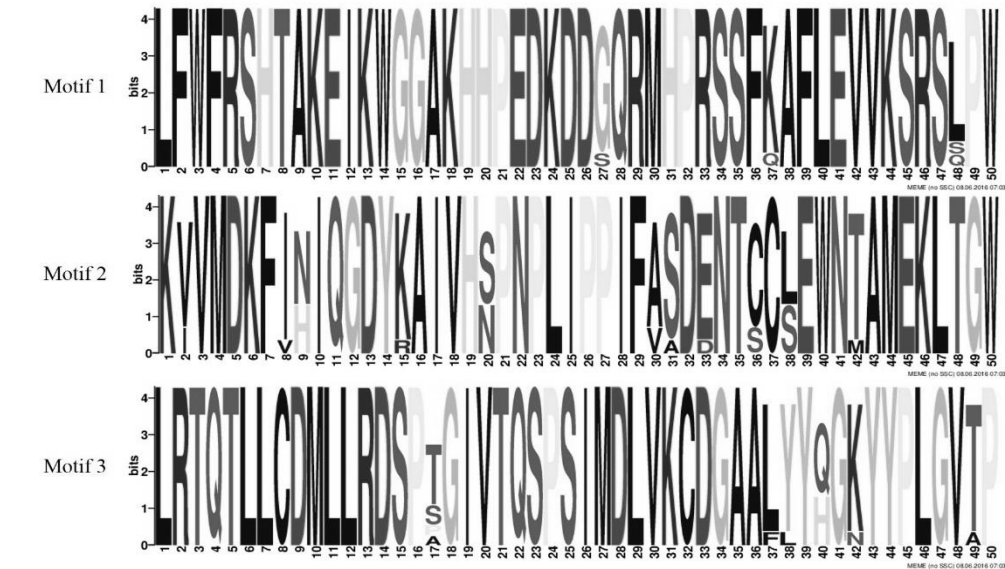


图 2 不同物种 *PHYB* 蛋白基序序列

用 InterProScan5 分析这 10 个 *PHYB* 基因的蛋白质氨基酸序列,它们都属于 Phytochrome A/B/C/D/E (IPR012129) 蛋白家族,都存在一个 Phyto-

chrome chromophore 接合位点 (IPR013516),都包含 10 个结构域(见表 2)。

表2 不同物种 PHYB 蛋白包含的结构域

InterPro 结构域 ID	描述
IPR013654	PAS fold-2
IPR000014	PAS domain
IPR029016	GAF domain-like
IPR003018	GAF domain
IPR016132	Phytochrome chromophore attachment domain
IPR013515	Phytochrome, central region
IPR013767	PAS fold
IPR003661	Signal transduction histidine kinase, dimerisation/phosphoacceptor domain
IPR005467	Histidine kinase domain
IPR003594	Histidine kinase-like ATPase, C-terminal domain

2.4 GhPHYB 磷酸化位点分析

利用 NetPhos2.0 Server 在线分析软件分析 Gh-PHYB 可能的磷酸化位点,结果如表 3 所示。GhA10g1535 所推测的氨基酸序列有 37 个丝氨酸、12 个苏氨酸和 10 个色氨酸可能是磷酸化位点,丝氨酸、苏氨酸和色氨酸所占总可能磷酸化位点的比例分别是 62.71%、20.34% 和 16.95%; GhD10g1781 所推测的氨基酸序列有 38 个丝氨酸、15 个苏氨酸和 11 个色氨酸可能是磷酸化位点,丝氨酸、苏氨酸和色氨酸所占总可能磷酸化位点的比例分别是 59.38%、23.44% 和 17.19%。

2.5 PHYB 基因系统发育分析

为了分析 PHYB 蛋白在不同植物间的进化关系,对这 10 个不同物种的 PHYB 蛋白序列通过

表3 陆地棉 PHYB 可能的磷酸化位点

基因登录号	氨基酸	氨基酸序列位置
GhA10G1535	丝氨酸 (Serine)	6、11、34、35、55、81、86、115、118、138、184、188、204、231、378、397、407、455、458、460、469、521、522、555、624、686、738、875、885、889、921、926、1007、1012、1073、1089、1091
	苏氨酸(Threonine)	30、162、209、271、331、387、431、483、495、645、884、1047
	色氨酸(Tryptophane)	26、38、143、464、639、679、690、868、992、1069
GhD10G1781	丝氨酸 (Serine)	6、11、34、35、55、81、86、115、118、127、134、186、236、282、286、302、329、476、495、505、553、556、558、567、619、620、653、722、784、836、973、983、1019、1024、1105、1110、1171、1187
	苏氨酸(Threonine)	30、132、207、260、307、369、429、485、529、566、581、593、743、982、1145、
	色氨酸(Tryptophane)	26、38、124、241、562、737、777、788、966、1090、1167

MEGA6 软件构建进化树,选取不同单子叶植物和双子叶植物,以及和棉花种属关系比较近的可可。进化树结果显示(图 3),双子叶植物和单子

叶植物聚集在不同的分支,棉花的两个 GhPHYB 蛋白关系最近,其次是棉花和可可的进化关系比棉花同其他双子叶植物都近。

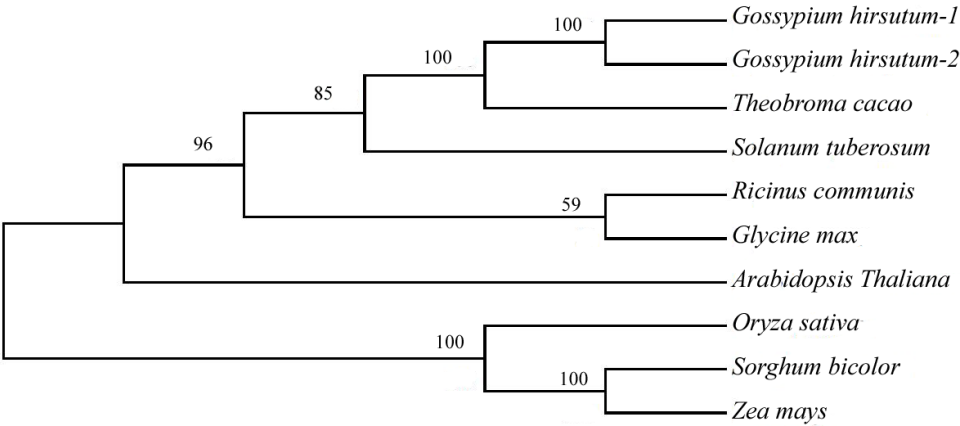


图3 不同物种 PHYB 氨基酸序列进化树分析

2.6 PHYB 同源基因非同义突变率与同义突变率的比值分析

利用 MEGA6 的 ClustalW 对棉花、可可、蓖麻、马铃薯和大豆的 PHYB 同源基因的 CDS 序列比对,然后用 DnaSP 计算获得旁系同源基因和直系

同源基因的非同义替换(K_a)和同义替换(K_s),计算出 K_a/K_s 比值。由表 4 可以看出,PHYB 直系同源基因的 K_a/K_s 比值均小于 1,表明 PHYB 基因在不同物种间的进化过程中受到纯化选择的作用。Gh-PHYB 两个旁系同源基因的 K_a/K_s 比值为 0.35,也小

表 4 PHYB 直系同源基因的 K_s/K_a 比值

直系同源基因				K_s	K_a	K_a/K_s
<i>Theobroma cacao</i>				0.36	0.033	0.091
Gossypium	<i>Ricinus communis</i>			1.02	0.065	0.064
hirsutum-1	<i>Solanum tuberosum</i>			1.89	0.076	0.040
	<i>Glycine max</i>			1.37	0.090	0.066

直系同源基因				K_s	K_a	K_a/K_s
<i>Theobroma cacao</i>				0.37	0.032	0.086
Gossypium hirsu-	<i>Ricinus communis</i>			1.05	0.066	0.063
tum-2	<i>Solanum tuberosum</i>			1.96	0.074	0.038
	<i>Glycine max</i>			1.42	0.091	0.064

注： K_a 为非同义替换， K_s 为同义替换

于1,表明陆地棉 *PHYB* 基因在自身内的进化过程中同样受到纯化选择的作用。

2.7 PHYB 基因结构分析

根据搜索鉴定获得的不同物种 10 个 *PHYB* 基因的基因组编码区序列和 CDS 序列,用 GSDS 2.0 软件在线绘制 *PHYB* 基因结构图,同时分析这 10 个 *PHYB* 基因的外显子和内含子情况。总体来看,除去陆地棉的 *GhA10g1535*(*Gossypium hirsutum-1*)基因,其他 9 个 *PHYB* 基因都包含 4 个外显子和 3 个内含子(图 4)。外显子间个数差异不是很大,尤其是第 2 个外显子的个数都是 808 bp,第 3 个外显子除了拟南芥是 291 bp,其他都是 294 bp;第 4

个外显子双子叶植物除了拟南芥的 256 bp 和大豆的 223 bp,其他都是 220 bp,单子叶植物都是 223 bp;第 1 个外显子尽管各不相同,最长的一个和最短的一个也只相差 189 bp(表 5)。而各基因的内含子长度差异非常显著,正是由于内含子间如此大的差异,造成了不同 *PHYB* 基因在基因组上的长度差异。只有陆地棉的 *GhA10g1535*(*Gossypium hirsutum-1*)基因有 5 个外显子和 4 个内含子,同陆地棉的 *GhD10g1781*(*Gossypium hirsutum-1*)相比较来看,这个结果的形成原因可能是 *GhA10g1535* 基因第 1 个和第 2 个外显子间核苷酸序列发生改变造成的。

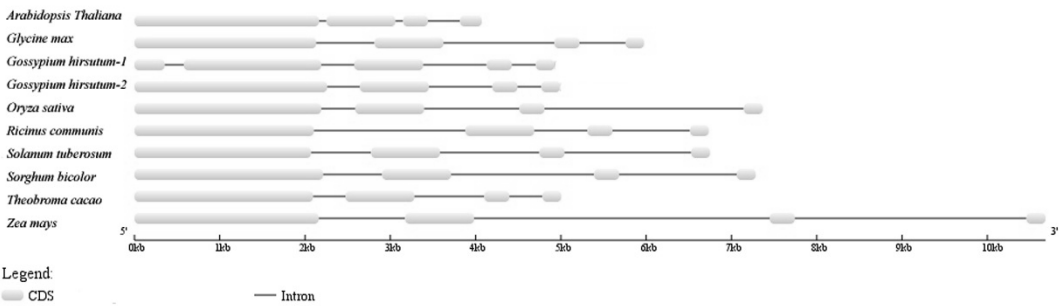


图 4 不同物种 *PHYB* 基因外显子-内含子结构

表 5 不同物种 *PHYB* 基因外显子-内含子的比较

基因名称	外显子及其长度(bp)					内含子及其长度(bp)			
	E1	E2	E3	E4	E5	I1	I2	I3	I4
<i>Arabidopsis Thaliana</i>	2 164	808	291	256		88	90	376	
<i>Theobroma cacao</i>	2 095	808	294	220		380	819	389	
<i>Ricinus communis</i>	2 104	808	294	220		1 776	623	910	
<i>Solanum tuberosum</i>	2 071	808	294	220		704	1 166	1 486	
<i>Oryza sativa</i>	2 191	808	294	223		398	1 117	2 337	
<i>Sorghum bicolor</i>	2 212	808	294	223		692	1 678	1 378	
<i>Zea mays</i>	2 161	808	294	223		1 013	3 467	2 717	
<i>Glycine max</i>	2 191	808	294	223		398	1 117	2 337	
<i>Gossypium hirsutum-1</i>	355	1611	808	294	220	224	387	746	282
<i>Gossypium hirsutum-2</i>	2 260	808	294	220		384	745	281	

3 讨 论

在陆地棉遗传标准系 TM-1 全基因组序列中

鉴定出两个 *GhPHYB* 基因,分别是位于 A10 亚组的 *GhA10g1535* 和位于 D10 亚组的 *GhD10g1781*,这与陆地棉属于异源四倍体(AADD)有关^[28-29]。有研

究表明,甘蓝型油菜是白菜和甘蓝杂交加倍而成的异源四倍体,其光敏色素基因 *PHYB* 就包含两个成员^[31]。

在进化关系上,陆地棉的 *GhPHYB* 同可可的 *PHYB* 进化关系最近,这是因为这两种植物同属于锦葵目,同其他双子叶植物的关系也比同水稻、高粱、玉米等单子叶植物要近。氨基酸序列的比对结果也表明, *GhPHYB* 基因氨基酸序列同双子叶植物的同源性要明显高于同禾本科的单子叶植物的同源性。*PHYB* 直系同源基因和旁系同源基因的 K_a/K_s 比值均小于 1,说明这些基因在进化过程中受到纯化选择作用。

蛋白质的基序和结构域同蛋白质的生物学功能密切相关,具有相同基序和结构域的蛋白质的生物学功能也是类似的。本文鉴定出的陆地棉的两个 *GhPHYB* 同其他植物相比,具有相同的基序和结构域,而且基序和结构域在蛋白质序列的位置也一致,表明光敏色素 B 的特定结构域在进化过程中是相对保守和稳定的。在基因结构上也不难发现,植物的 *PHYB* 基因序列基本上都有 4 个外显子和 3 个内含子,而且所对应外显子的长度相差不大或一致,这些也都表明 *PHYB* 在不同植物间进化的保守性。研究证实, *PHYA* 和 *PHYB* 自身存在很多磷酸化位点,其自身的磷酸化影响着光敏色素的功能及其介导的信号通路^[32]。陆地棉中鉴定出的这 2 个 *GhPHYB* 自身也都有多个磷酸化位点,这些磷酸化位点的存在也可能会对棉花 *GhPHYB* 的功能及其介导的信号通路起到调控作用。

参考文献:

- [1] Briggs W R, Olney M A. Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date. Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one superchrome [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125: 85–88.
- [2] Quail P H. Phytochrome photosensory signalling networks [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2002, 3 (2): 85–93.
- [3] Alba R, Kelmenson P M, Cordonnier-Pratt M M, et al. The phytochrome gene family in tomato and the rapid differential evolution of this family in angiosperms [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2000, 17: 362–373.
- [4] Sharrock R A, Clack T, Goosey L. Differential activities of the *Arabidopsis* PHYB/D/E phytochromes in complementing PHYB mutant phenotypes[J]. *Plant Molecular Biology*, 2003, 52: 135–142.
- [5] 赵 杰,周晋军,顾建伟,等. 光敏色素 B 正调控水稻叶绿素合成和叶绿体的发育[J]. *中国水稻科学*, 2012, 26(6): 637–642.
- [6] 王 霞,马燕斌,宋梅芳,等. 小麦 *TaPHYA* 基因亚家族的克隆及表达分析[J]. *作物学报*, 2012, 38(8): 1354–1360.
- [7] 马燕斌,李 壮,蔡应繁,等. 玉米 2 个光敏色素 A 基因的克隆、蛋白结构与光诱导表达模式[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(10): 1985–1993.
- [8] Furuya M. Molecular properties and biogenesis of phytochrome I and II [J]. *Advances in Biophysics*, 1989, 25: 133–167.
- [9] Izawa T, Oikawa T, Tokutomi S, et al. Phytochromes confer the photoperiodic control of flowering in rice (a short-day plant) [J]. *The Plant Journal*, 2000, 22(5): 391–399.
- [10] Sawers R J, Linley P J, Farmer P R, et al. Elongated mesocotyl1, a phytochrome-deficient mutant of maize [J]. *Plant Physiology*, 2002, 130: 155–163.
- [11] 孙广华,原换换,樊晓聪,等. 甘蓝光敏色素 B 基因的克隆及在拟南芥中异源转基因的功能验证[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(22): 4417–4427.
- [12] Reed J W, Nagpal P, Poole D S, et al. Mutations in the gene for red/far-red light receptor phytochrome B alter cell elongation and physiological responses throughout *Arabidopsis* development [J]. *Plant Cell*, 1993, 5(2): 147–157.
- [13] Hanumappa M, Pratt L H, Cordonnier-Pratt M M, et al. A photoperiod-insensitive barley line contains a light-labile phytochrome B [J]. *Plant Physiology*, 1999, 199: 1033–1040.
- [14] Childs K L, Miller F R, Cordonnier-Pratt M M, et al. The Sorghum photoperiod sensitivity gene, Ma3, encodes a phytochrome B [J]. *Plant Physiology*, 1997, 113: 611–619.
- [15] Van Gelderen K, Kang C, Paalman R, et al. Far-red light detection in the shoot regulates lateral root development through the HY5 transcription factor[J]. *Plant Cell*, 2018, 30(1): 101–116.
- [16] Song M F, Zhang S, Hou P, et al. Ectopic expression of a phytochrome B gene from Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) in *Arabidopsis thaliana* promotes seedling de-etiolation, dwarfing in mature plants, and delayed flowering [J]. *Plant Molecular Biology*, 2015, 87: 633–643.
- [17] Kazan K, Manners J M. The interplay between light and jasmonate signalling during defence and development [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62 (12): 4087–4100.
- [18] Izaguirre M M, Mazza C A, Biondini M, et al. Remote sensing of future competitors: Impacts on plant defenses [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 2006, 103 (18): 7170 – 7174.
- [19] Patel D, Basu M, Hayes S, et al. Temperature-dependent shade avoidance involves the receptor-like kinase ERECTA [J]. *The Plant Journal*, 2013, 73 (6): 980–992.
- [20] Foreman J, Johansson H, Hornitschek P, et al. Light receptor action is critical for maintaining plant biomass at warm ambient temperatures [J]. *The Plant Journal*, 2011, 65 (3): 441–452.
- [21] Shamim Z, Rashid B, Rahman S U, et al. Expression of drought tolerance in transgenic cotton [J]. *Science asia*, 2013, 39 (1): 1–11.
- [22] Indorf M, Cordero J, Neuhaus G, et al. Salt tolerance (*STO*), a stress-related protein, has a major role in light signaling [J]. *The Plant Journal*, 2007, 51 (4): 563–574.
- [23] Sharkhuu A, Narasimhan M L, Narasimhan J S, et al. A red and far-red light receptor mutation confers (下转第 64 页)

- 中国岩溶, 2002(2): 31-35.
- [2] 熊康宁, 池永宽. 中国南方喀斯特生态系统面临的问题及对策[J]. 生态经济, 2015, 31(1): 23-30.
- [3] W M Post, K C Kwon. Soil Carbon Sequestration and Land-Use Change: Processes and Potential[J]. Global Change Biology, 2010, 6(3): 317-327.
- [4] 董莉丽, 郑粉莉. 黄土丘陵沟壑区土地利用和植被类型对土壤质量的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2010(2): 39-44.
- [5] 马志敏, 吕一河, 孙飞翔, 等. 黑河中游荒漠绿洲区土地利用的土壤养分效应[J]. 生态学报, 2013, 33(19): 6328-6334.
- [6] 李亚娟, 王亚亚, 曹广民, 等. 三江源区土地利用方式对土壤氮素特征的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(3): 272-277.
- [7] 郑琦, 王海江, 吕新, 等. 新疆棉田土壤质量综合评价方法[J]. 应用生态学报, 2018, 29(4): 1291-1301.
- [8] 郑郁善, 陈礼光, 洪伟. 毛竹杉木混交林生产力和土壤性状研究[J]. 林业科学, 1998, 34(S1): 16-25.
- [9] 刘鸿雁, 黄建国. 缙云山. 森林群落次生演替中土壤理化性质的动态变化[J]. 应用生态学报, 2005, 16(11): 2041-2046.
- [10] 林德喜, 樊后保, 苏兵强, 等. 马尾松林下套种阔叶树土壤理化性质的研究[J]. 土壤学报, 2004(4): 655-659.
- [11] 李亚娟, 曹广民, 龙瑞军, 等. 三江源区土地利用方式对草地植物生物量及土壤特性的影响[J]. 草地学报, 2016, 24(3): 524-529.
- [12] 魏卫东, 李希来. 三江源区不同退化程度高寒草地土壤特征分析[J]. 湖北农业科学, 2012(6): 1102-1106.
- [13] 常凤来, 田昆, 莫剑锋. 不同利用方式对纳帕海高原湿地土壤质量的影响[J]. 湿地科学, 2005, 3(2): 132-135.
- [14] 宋宇, 王鹏, 韦月平. 不同耕作模式的稻田土壤细菌群落结构分析[J]. 东北农业科学, 2019, 44(4): 46-49.
- [15] Murty D, Kirschbaum M U F, Mcmurtrie R E, et al. Does conversion of forest to agricultural land change soil carbon and nitrogen? A review of the literature[J]. Global Change Biology, 2002, 8(2): 105-123.
- [16] 吴志丹, 江福英, 尤志明, 等. 福建省安溪铁观音茶园土壤钾素状况[J]. 茶叶学报, 2018, 59(1): 26-32.
- [17] 董莉丽, 郑粉莉. 黄土丘陵沟壑区土地利用和植被类型对土壤质量的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2010(2): 39-44.
- [18] 王托和, 李宏斌. 1980-2004年张掖市耕地土壤养分变化及改良措施[J]. 甘肃农业科技, 2007(11): 38-41.
- [19] 张静, 刘任涛, 常海涛, 等. 宁夏农牧交错带土地利用变化对土壤质量的影响[J]. 生态科学, 2019, 38(2): 94-104.
- [20] 魏春雁, 刘笑笑, 宋志峰, 等. 不同产地中药材及其栽培土壤中重金属含量比较研究[J]. 东北农业科学, 2017, 42(4): 39-43.
- [21] Rambeau C M C, Denis Baize, Nicolas Saby, et al. High cadmium concentrations in Jurassic limestone as the cause for elevated cadmium levels in deriving soils: a case study in Lower Burgundy, France[J]. Environmental Earth Sciences, 2010, 61(8): 1573-1585.
- [22] 王腾飞, 谭长银, 曹雪莹, 等. 长期施肥对土壤重金属积累和有效性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2017, 36(2): 257-263.
- [23] 赵斌, 朱四喜, 李相兴, 等. 贵州草海不同土地利用方式表层土壤重金属污染现状评估[J]. 环境化学, 2018, 37(10): 129-139.
- [24] 张汪寿, 李晓秀, 黄文江, 等. 不同土地利用条件下土壤质量综合评价方法[J]. 农业工程学报, 2010, 26(12): 311-318.
- [25] 邓玲玲, 王婷婷, 郭实荣. 植物对土壤重金属的解毒机理[J]. 内蒙古林业调查设计, 2018(4): 97-99.
- [26] 翁悦, 吕竺妍, 李腾, 等. 长春市城区公园土壤的肥力特征分析与评价[J]. 东北农业科学, 2018, 43(1): 28-33.

(责任编辑: 刘洪霞)

- (上接第47页) resistance to the herbicide glyphosate [J]. The Plant Journal, 2014, 78(6): 916-926.
- [24] Xui F, He S, Zhang J, et al. Photoactivated CRY1 and phyB Interact Directly with AUX/IAA Proteins to Inhibit Auxin Signaling in Arabidopsis[J]. Molecular Plant, 2018, 11(4): 523-541.
- [25] Lim J, Park J H, Jung S, et al. Antagonistic Roles of PhyA and PhyB in Far-Red Light-Dependent Leaf Senescence in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Physiology, 2018, 59(9): 1753-1764.
- [26] Wu J, Wang W, Xu P, et al. phyB Interacts with BES1 to Regulate Brassinosteroid Signaling in Arabidopsis[J]. Plant Cell Physiology, 2019, 60(2): 353-366.
- [27] Sun W, Xu X H, Lu X, et al. The Rice Phytochrome Genes, PHYA and PHYB, Have Synergistic Effects on Anther Development and Pollen Viability[J]. Scientific reports, 2017, 7(1): 6439.

- [28] Li F, Fan G, Lu C, et al. Genome sequence of cultivated Upland cotton (*Gossypium hirsutum* TM-1) provides insights into genome evolution [J]. Nature Biotechnology, 2015, 33(5): 524-530.
- [29] Zhang T, Hu Y, Jiang W, et al. Sequencing of allotetraploid cotton (*Gossypium hirsutum* L. acc. TM-1) provides a resource for fiber improvement[J]. Nature Biotechnology, 2015, 33(5): 531-537.
- [30] 郑玲, 谢爱玲, 韩建明. 高粱MADS-box家族基因的鉴定与分析[J]. 东北农业科学, 2019, 44(5): 26-29.
- [31] Chalhoub B, Denoeud F, Liu S, et al. Early allopolyploid evolution in the post-Neolithic *Brassica napus* oilseed genome [J]. Science, 2014, 345: 950-953.
- [32] 岳晶, 管利萍, 孟思远, 等. 光敏色素信号通路中磷酸化修饰研究进展[J]. 植物学报, 2015, 50(2): 241-254.

(责任编辑: 刘洪霞)