广西植物 Guihaia Jan. 2026, 46(1): 123-136 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202504012

胡国瑾, 曾思恒, 杜明阳, 等, 2026. 水母雪兔子 *GPAT* 家族全基因组鉴定及表达分析 [J]. 广西植物, 46(1): 123-136.
HU G J, ZENG S H, DU M Y, et al., 2026. Genome-wide identification and expression analysis of the *GPAT* family in *Saussurea medusa* [J]. Guihaia, 46(1): 123-136.

水母雪兔子 *GPAT* 家族全基因组鉴定及表达分析

胡国瑾[1], 曾思恒[1], 杜明阳[1], 多杰措[2], 熊辉岩[3], 段瑞君[1*]

(1. 青海大学 生态环境工程学院, 西宁 810016; 2. 青海大学 农林科学院, 西宁 810016; 3. 青海大学 农牧学院, 西宁 810016)

摘 要: 甘油-3-磷酸酰基转移酶(GPAT)在植物生长发育和适应逆境胁迫过程中具有重要作用,为探究 *GPAT* 基因家族成员对高山植物水母雪兔子(*Saussurea medusa*)适应高山极端生境时发挥的作用,该研究采用 HMM 和 BLASTp 方法对 *SmGPAT* 基因家族成员进行全基因组鉴定,对家族成员的理化性质、染色体定位、基因结构、保守基序和顺式作用元件进行分析,并基于转录组数据和 qRT-PCR 技术分析 *SmGPAT* 家族成员的组织表达模式。结果表明:(1)共鉴定出 15 个 *SmGPAT* 家族成员,随机分布在 10 条染色体上,分别编码 357~566 个氨基酸,蛋白质相对分子质量为 40.16~63.86 kD,等电点为 5.93~10.02,亲脂系数为79.56~104.60,亚细胞定位预测位于线粒体或内质网(除 *SmGPAT7* 以外)。(2)系统进化分析发现,*SmGPAT* 家族分为 3 个亚族(Group 1-Group 3),各亚族的基因结构和保守基序相似。*SmGPAT* 家族蛋白质二级结构以 α-螺旋和无规则卷曲为主,各亚族蛋白质三级结构模型相似。(3)顺式作用元件预测分析结果显示,*SmGPAT* 家族含有大量逆境胁迫响应、激素响应和光响应相关的元件。(4)不同组织转录组数据分析结果表明,*SmGPAT* 家族成员在叶和花中的表达量较茎和根高,并且 qRT-PCR 结果与转录组结果基本一致。综上认为,水母雪兔子中鉴定出的 15 个 *SmGPAT* 家族成员在不同组织间的表达模式存在差异,其中在花和叶中表达量较高,推测其在水母雪兔子叶和花发育过程中发挥重要作用,该研究为进一步开展 *SmGPAT* 基因在适应高山极端环境过程中的功能研究提供理论基础。

关键词: 水母雪兔子, 甘油-3-磷酸酰基转移酶, 基因家族, 生物信息学分析, 组织特异性表达

中图分类号: Q943 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2026)01-0123-14

Genome-wide identification and expression analysis of the *GPAT* family in *Saussurea medusa*

HU Guojin[1], ZENG Siheng[1], DU Mingyang[1], DUO Jiecuo[2], XIONG Huiyan[3], DUAN Ruijun[1*]

(1. *College of Eco-Environmental Engineering, Qinghai University*, Xining 810016, China; 2. *Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Qinghai University*, Xining 810016, China; 3. *College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University*, Xining 810016, China)

收稿日期: 2025-06-02 **接受日期:** 2025-07-09

基金项目: 青海省中央引导地方科技发展资金计划项目(2023ZY003); 2023 年度青海省“昆仑英才·高端创新创业人才”计划项目; 青海大学生态学世界一流学科研究生科技创新项目(2024-stxy-Y31)。

第一作者: 胡国瑾(2000—),硕士研究生,研究方向为植物生态学,(E-mail)2680427568@qq.com。

*通信作者: 段瑞君,博士,教授,主要从事高原植物生态适应性研究,(E-mail)ruijunduan@163.com。

Abstract: Glycerol-3-phosphate acyltransferase (GPAT) plays essential roles in plant growth and development and stress adaptation. To investigate the role of *SmGPAT* gene family members in *Saussurea medusa*'s adaptation to alpine extremes, we performed genome-wide identification using HMM and BLASTp methods and analyzed physicochemical properties, chromosome localization, gene structures, conserved motifs, and *cis*-acting elements. We also examined expression patterns across tissues using transcriptomic data and qRT-PCR validation. The results were as follows: (1) A total of 15 *SmGPAT* family members were identified which randomly distributed on 10 chromosomes. These genes encoded 357-566 amino acid proteins (relative molecular mass of 40.16-63.86 kD) with isoelectric points of 5.93-10.02. Their aliphatic index ranged from 79.56 to 104.60. Subcellular localization predictions indicated that the *SmGPAT* gene was predominantly localized to mitochondria or the endoplasmic reticulum (except for *SmGPAT*7). (2) Phylogenetic analysis divided *SmGPATs* into three subgroups (Group 1 - Group 3), with members within subgroups shared similar gene structures and conserved motifs. The secondary structure of *SmGPAT* family protein mainly contained α-helix and random coil, and the tertiary structure models were similar across subgroups. (3) The prediction analysis of *cis*-acting elements revealed abundant stress-responsive, hormones-responsive, and light-responsive elements of *SmGPAT* family. (4) Transcriptomic data analysis showed higher *SmGPATs* expression levels in leaf and flower than in stem and root. qRT-PCR results were largely consistent with the transcriptomic results. In conclusion, the expression patterns of the 15 *SmGPAT* family members indentified in *S. medusa* vary among different tissues, with higher expression levels in flower and leaf. These findings suggest that *SmGPAT* members may play key roles in leaf and flower development in *S. medusa*. This study provides a theoretical basis for further functional investigations of *SmGPAT* genes adapting to the alpine extreme environment.

Key words: *Saussurea medusa*, glycerol-3-phosphate acyltransferase (GPAT), gene family, bioinformatics analysis, tissue-specific expression

甘油-3-磷酸酰基转移酶(glycerol-3-phosphate acyltransferase, GPAT)作为三酰甘油(triacylglycerol,TAG)生物合成的关键限速酶,通过催化甘油酯酰化反应的起始步骤调控代谢进程(Yang et al., 2010)。其催化机制包含催化甘油-3-磷酸(glycerol-3-phosphate,G3P)与脂酰基结合形成溶血磷脂酸(lysophosphatidic acid,LPA),继而由 LPA 酰基转移酶(LPA acyltransferase,LPAAT)催化生成磷脂酸(PA)(杨成兰,2022)。GPAT 具有独特的分子结构和活性调控,并在时间和空间上呈现特定的分布,为多种脂质合成提供底物,参与膜磷脂、糖脂、甘油三酯以及角质和软木脂等胞外脂质的生物合成(Wang et al., 2020)。这些脂质在非生物胁迫信号的传递中发挥作用,并形成抵御病原体入侵的屏障,同时调节水分和溶质的运输,在植物的生长、发育及逆境应对中具有重要功能(高森等,2018;Xin & Herburger, 2021)。

目前,已在多个物种中开展了 *GPAT* 基因的研究,在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中将 *GPAT* 基因家族根据亚细胞定位的差异划分为 *GPAT*1-*GPAT*8、*GPAT*9 和质体 *ATS*1 三类。*GPAT*1-*GPAT*8 并不直接参与膜脂和油脂的合成,而是专注于陆生植物所特有的角质和软木脂等胞外脂质的合成(Xu et al., 2006; Li et al., 2007)。具体而言,*GPAT*1 主要负责花器官的角质合成,*GPAT*4、*GPAT*6 和 *GPAT*8 定位于内质网,并参与角质和蜡质的合成(Zheng et al., 2003)。*GPAT*4 和 *GPAT*8 协同参与拟南芥叶片和花序茎角质的合成(Li et al., 2007),而 *GPAT*6 也特异参与拟南芥花中角质的合成,它们的突变体会影响花瓣的角质层厚度和组分,进而影响植物的生长发育和抗逆性(高华妮,2022)。只有定位于内质网的 *AtGPAT*9 表现出 GPAT 酶活性,直接参与真核途径中的膜脂和油脂的合成(Singer et al., 2016)。同时,质体中的可溶性酶 ATS1 利用脂酰基-ACP 作为底物,催化甘油-3-磷酸(G3P)的 *sn*-1 位脂酰化,从而参与脂质合成(Xu et al., 2006;李昊根,2019)。在水稻(*Oryza sativa*)中,GPAT 蛋白主要位于细胞膜部分,并参与去磷酸化、磷脂酰甘油、长链脂肪酸合成等多种脂质生物合成过程(Safder, 2021)。沙冬青的叶绿体 *GPAT* 可以增加磷脂酰甘油中的不饱和脂肪酸水平(Xue et al., 2019;杨成兰等,2022)。

水母雪兔子（*Saussurea medusa*）是菊科（Asteraceae）风毛菊属（*Saussurea* DC.）雪兔子亚属（subg. *Saussurea*）的多年生多次结实草本植物，主要分布在中国的甘肃、青海、新疆、四川、云南和西藏等地区海拔 3 000～5 600 m 之间的砾石山坡和高山流石滩。水母雪兔子作为青藏高原生物多样性的关键物种，其研究对于维持高寒生态系统功能具有重要意义。在 2021 年公布的《国家重点保护野生植物名录》中，该物种已被列为国家二级重点保护野生植物。目前，水母雪兔子的研究主要集中在资源开发和利用方面（曾智等，2021；张燕丽等，2023），只有郭佳磊（2021）和蒋欣悦等（2023）通过表皮毛和通气组织相关基因的克隆对极端环境的适应机制进行了研究。然而，在水母雪兔子中 *GPAT* 基因家族尚未得到系统鉴定和研究。因此，本研究基于水母雪兔子基因组及不同组织转录组数据，并整合模式植物拟南芥 GPAT 蛋白序列，系统鉴定了水母雪兔子 *SmGPAT* 基因家族成员，并且对 15 个 *SmGPAT* 基因进行理化性质、系统发育、二级和三级结构预测、亚细胞定位预测、顺式作用元件预测等分析，以及在不同组织中的表达模式分析，为后续开展水母雪兔子 *SmGPAT* 基因功能的深入研究奠定基础。同时，对 *SmGPAT* 基因家族进行组织表达模式分析，不仅能阐明该基因家族成员的结构特征与表达规律，而且还能为解析高原珍稀植物适应环境胁迫的分子机制提供重要理论依据。

1　材料与方法

1.1 材料

水母雪兔子作为国家二级保护野生植物，在 2023 年 7 月 10 日获得由青海省林业和草原局关于采集水母雪兔子的行政许可决定书后，于 2023 年 8 月 4 日在青海省都兰县阿拉克湖路崖口（97°19′13″E、35°41′03″N；海拔 4 914 m）获取水母雪兔子根、茎、叶、花样本。采集后立即将样本密封于无菌冻存管，经液氮速冻后至－80 ℃超低温冰箱保存。

1.2 方法

1.2.1 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族成员鉴定　以水母雪兔子基因组序列为基础，在 EMBL-Pfam 数据库（http://pfam.xfam.org/）中获取拟南芥 GPAT 家族保守结构域 HMM 模型（PF01553），利用 HMMER3.1 软件（E 值≤1×10^{-5}）对水母雪兔子蛋白组进行结构域搜索。同时采用 BLASTp 工具将拟南芥的 10 个 GPAT 蛋白序列与水母雪兔子蛋白质序列进行搜索比对，联合分析 HMM 和 BLASTp 筛选结果，剔除冗余序列。为验证候选蛋白序列的分子特征，将目标序列导入 PFAM（https://www.ebi.ac.uk/interpro/entry/pfam/）、NCBI CDD（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd/）及 SMART（http://smart.embl.de/）数据库中进行保守结构域验证，以此获得水母雪兔子 *SmGPAT* 基因家族成员。

1.2.2 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的信号肽、亚细胞定位、跨膜结构预测及理化性质分析　通过 ExPASy 数据库（https://web.expasy.org/protparam/）分析 *SmGPAT* 基因家族成员的氨基酸组成、理论等电点及分子量等基本理化参数；利用 WoLF PSORT 平台（https://wolfpsort.hgc.jp/）进行亚细胞定位预测（黄汉唐，2020），用 ProtScale 工具（https://web.expasy.org/protscale/）评估蛋白质疏水特性；用 TMHMM 算法（http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM/）检测跨膜结构域分布。

1.2.3 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的染色体定位　从水母雪兔子基因组数据中获取基因的位置信息，并将提取结果和 *SmGPAT* 基因家族成员的基因 ID 提交至 TBtools（杨杰等，2024）软件绘制染色体定位图。

1.2.4 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的蛋白质二级结构、三级结构预测　用 Prabi（https://npsaprabi.ibcp.fr/cgibin/npsa_automat.plpage=npsa_sopma.html）在线网站预测水母雪兔子 *SmGPAT* 家族成员二级结构，SWISS-MODEL（https://swissmodel.expasy.org/interactive）在线网站预测水母雪兔子 *SmGPAT* 家族成员的三级结构。

1.2.5 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的系统发育、基因结构和保守基序分析　对拟南芥与水母雪兔子 GPAT 蛋白序列用 MEGA 7 软件的 Clustal W 进行多序列比对。运用邻接法（neighbor-joining，NJ）构建进化树。利用 Evolvie 在线工具（http://www.omicsclass.com/article/963）对进化树进行美化。此外，通过 GSDS 网站（http://gsds.gao-lab.org/）对基因序列的内含子和 UTR 进行分析，并使用

MEME 5.5.4(https://meme-suite.org/meme/tools/meme)(Nystrom & Mckay, 2021)在线工具预测GPAT蛋白序列的保守基序。搜寻motif值设置为15,结构域宽度的最小值为6,最大值为100,其余参数保持默认。最后利用TBtools软件绘制保守基序图。

1.2.6 水母雪兔子*GPAT*基因家族顺式作用调节元件分析 在PlantCARE(http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/)数据库鉴定水母雪兔子*SmGPAT*基因家族成员启动子区域的顺式作用调控元件(起始密码子上游1 500 bp)。

1.2.7 水母雪兔子*GPAT*基因家族的RNA提取、组织表达和qRT-PCR分析 采用植物总RNA提取试剂盒RNAprep Pure[天根生化科技(北京)有限公司]完成水母雪兔子根、茎、叶、花组织总RNA提取,cDNA合成用PrimeScript™ Ⅱ反转录试剂盒(TaKaRa,大连)进行。根据水母雪兔子不同组织(根、茎、叶和花)转录组FPKM(Fragments Per Kilobase Million)表达量数据,利用TBtools软件作组织表达量热图。通过Primer Premier 5软件设计基因特异性引物(表1),采用文献报道的泛素连接酶UPL7(郭佳磊,2021)作为内参,使用FastReal qPCR PreMix Plus(SYBR Green)荧光定量预混试剂盒[天根生化科技(北京)有限公司]进行qRT-PCR,每组试验设置3个生物学重复。荧光定量PCR数据使用LightCycler仪器系统专属软件查看,按照$2^{-\Delta\Delta Ct}$计算茎、叶和花相对根的表达量,用GraphPad Prism 10软件作图。

表1 内参及qRT-PCR引物序列

Table 1 Primer sequences for internal reference and qRT-PCR

基因名称 Gene name	正向引物(5′→3′) Forward primer (5′→3′)	反向引物(5′→3′) Reverse primer (5′→3′)
UPL7	GCAGTCACTTTGGCACTTCG	GCCTGAAGCAAGGCGTTAAG
SmGPAT1	CTTCATTGCCGCATTTCT	TTTCTGTCCATTCGCTTC
SmGPAT2	CTTCATTGCCGCATTTCT	TTTTCTGTCCATTCGCTTC
SmGPAT3	CCCCAATCTCCCACTTCT	AATCCTCCTGCCCATCTT
SmGPAT6	TTTTGGTAGGGAAATGGAA	TTGAAGTAAACACGGATAAGG
SmGPAT7	GGAACTTGTTGTGCGTAT	CACAGTATGGCTAAAGGAT
SmGPAT8	AATACGCCGCCTATGTCC	AAAGAACCCTTCCAACCC
SmGPAT9	AACGGGAGGCAACTTATT	TTTGTGATGCTGTGAGGG
SmGPAT13	CACTCGTCGCTTTACTCAC	CACAACTAATCTTTCGTCCT
SmGPAT14	CAATCCTTCACAACCCAC	GCTGCTTGCTTTCCCTA

2 结果与分析

2.1 水母雪兔子*GPAT*基因家族鉴定与理化性质分析

经全基因组鉴定,本研究在水母雪兔子中共发现15个GPAT家族成员。根据染色体定位信息,这些基因被系统命名为*SmGPAT*1-*SmGPAT*15(图1)。对15个SmGPAT基因理化性质分析,分析结果如表2所示,*SmGPAT*基因家族成员编码氨基酸数量为357(SmGPAT2)~566(SmGPAT9),平均长度约为482个氨基酸残基;分子量在40.16 kD(SmGPAT2)~63.86 kD(SmGPAT9)之间,平均分子量为54.09 kD;等电点在5.93(SmGPAT7)~10.02(SmGPAT2)之间,其中SmGPAT3、SmGPAT5、SmGPAT7、SmGPAT8和SmGPAT9等电点分别为7.17、6.84、5.93、5.97和7.32,属于酸性蛋白,其余10个蛋白等电点均大于8,属于碱性蛋白;不稳定系数为32.56(SmGPAT4)~54.64(SmGPAT3),其中SmGPAT1、SmGPAT2、SmGPAT4、SmGPAT6和SmGPAT10共5个成员为稳定蛋白,其余10个成员为不稳定蛋白;*GPAT*家族成员的亲脂系数为79.56~104.60;其中7个蛋白(SmGPAT2、SmGPAT3、SmGPAT5、SmGPAT7、

SmGPAT8、SmGPAT9 和 SmGPAT14）属于亲水性蛋白（亲水性平均系数小于 0），其余成员均呈现典型疏水蛋白特征；亚细胞定位预测表明水母雪兔子中 SmGPAT1、SmGPAT5、SmGPAT9、SmGPAT11、SmGPAT13 和 SmGPAT15 主要定位于线粒体，SmGPAT2、SmGPAT3、SmGPAT8 和 SmGPAT14 主要定位于内质网，SmGPAT4、SmGPAT6、SmGPAT10 和 SmGPAT12 同时定位于线粒体和内质网，SmGPAT7 定位于叶绿体。

2.2 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的染色体定位

通过染色体定位进一步分析 *SmGPAT* 家族成员。结果如图 1 所示，水母雪兔子 15 个 *SmGPAT* 基因在 10 条染色体上呈现不均匀分布。其中，Chr13 有 3 个 *SmGPAT* 基因（*SmGPAT*9、*SmGPAT*10 和 *SmGPAT*11），Chr01（*SmGPAT*1 和 *SmGPAT*2）、Chr11（*SmGPAT*6 和 *SmGPAT*7）、Chr15（*SmGPAT*12 和 *SmGPAT*13）上均有 2 个 *SmGPAT* 基因。其余 6 条染色体上各有 1 个基因，其中 *SmGPAT*3 分布在 Chr03 上，*SmGPAT*4 分布在 Chr05 上，*SmGPAT*5 分布在 Chr07 上，*SmGPAT*8 分布在 Chr12 上，*SmGPAT*14 分布在 Chr16 上，*SmGPAT*15 分布在 Chr17 上。

2.3 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的蛋白质二级与三级结构分析

对 *SmGPAT* 基因家族的蛋白质序列进行二级结构的预测。由表 3 可知，*SmGPAT* 基因家族的成员蛋白质主要由 3 种结构形式组成，即 α-螺旋、延长链和无规则卷曲。其中，α-螺旋的比例在 31.04%（SmGPAT8）~51.57%（SmGPAT15）之间，延长链的比例在 8.53%（SmGPAT5）~17.37%（SmGPAT2）之间，无规则卷曲的比例则从 39.57%（SmGPAT15）至 56.49%（SmGPAT8）不等。这些结构的平均占比分别为 39.33%、12.82% 和 47.85%。此外，通过 Swiss-Model 平台构建 SmGPAT 蛋白三维构象模型，预测显示各亚族成员间三级结构呈现高度保守性，其空间排布与二级结构预测具有一致性，主要结构元件为 α-螺旋及无规卷曲（图 2）。

2.4 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的系统发育分析

为深入解析 *SmGPAT* 基因家族蛋白之间的进化关系，构建水母雪兔子（15 个 SmGPAT 蛋白）与拟南芥（10 个 GPAT 蛋白）序列的系统发育树。如图 3 所示，以模式植物拟南芥的蛋白家族为分类基准，将 15 个 SmGPAT 蛋白分为 Group 1（8 个）、Group 2（2 个）、Group 3（5 个），其中 Group 1 对应拟南芥 AtGPAT1-AtGPAT8，Group 2 对应拟南芥的 AtGPAT9，Group 3 和拟南芥的 ATS1 在同一亚族中。

2.5 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族保守基序和基因结构分析

对 *SmGPAT* 基因家族成员进行系统发育树、基因结构和保守基序分析，结果如图 4 所示，*SmGPAT* 基因家族成员分为 3 类（Group 1-Group 3），与蛋白进化树分类相一致。对水母雪兔子 *SmGPAT* 基因家族成员进行保守基序的分析，在 Group 1 中 *SmGPAT*6、*SmGPAT*10、*SmGPAT*15 基因结构较为相似，外显子数目均为 2，其余 5 个基因（*SmGPAT*1、*SmGPAT*4、*SmGPAT*11、*SmGPAT*12、*SmGPAT*13）外显子数目为 7~14。在 Group 2 中 2 个基因（*SmGPAT*2 和 *SmGPAT*7）结构也相似，均有 2 个外显子，在 Group 3 中 5 个基因（*SmGPAT*3、*SmGPAT*5、*SmGPAT*8、*SmGPAT*9、*SmGPAT*14）的外显子数目变化最大，为 2~12。总体而言，不同 *SmGPAT* 基因的外显子数目和基因长度都具有显著差异，从而预测 *SmGPAT* 基因家族成员之间可能存在功能上的分化。

就 *SmGPAT* 基因家族成员的基序结构（图 4）而言，Group 1-Group 3 中同一组中成员含有的 Motif 结构相似，如 Group 1 中 8 个 *SmGPAT* 家族成员基序较多，均含有 Motif 1、Motif 2、Motif 3、Motif 4、Motif 5、Motif 6 和 Motif 10，因此可以推测该组 *SmGPAT* 基因在功能上可能存在一定的相似性。Group 2 成员（*SmGPAT*2 和 *SmGPAT*7）仅保留 Motif 7 单一基序组件，而 Group 3 则含有 2~6 个基序，多数呈现 Motif 7、Motif 8、Motif 11、Motif 12 及 Motif 13 的特征性组合。进一步分析表明，同一组内成员间 motif 排列模式保持高度保守性，基因架构呈现同源特征，不同组间比较显示 motif 组合呈现显著异质性，推测 *SmGPAT* 基因家族成员不同组别中的 *SmGPAT* 基因在植物生长发育中具有不同的生物学功能。

2.6 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族顺式作用元件分析

对上游 1 500 bp 的起始密码子进行顺式作用元件预测，结果如图 5 所示，*SmGPAT* 基因主要包含激素响应、光响应和胁迫响应的元件，其中胁迫

表 2 *SmGPAT* 基因家族理化性质、亚细胞定位、跨膜结构分析

Table 2 Physicochemical properties, subcellular localization, and transmembrane structure analysis of *SmGPAT* gene family

蛋白 Protein	氨基酸数量 Number of amino acids	分子量 Molecular weight (kD)	等电点 pI	不稳定系数 Instability index	亲脂系数 Aliphatic index	亲水性平均系数 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Subcellular location	跨膜结构数量 Number of transmembrane structures
SmGPAT1	551	62.55	9.39	36.34	97.06	0.103	线粒体 Mitochondrion	2
SmGPAT2	357	40.16	10.02	38.63	83.50	−0.061	内质网 Endoplasmic reticulum	2
SmGPAT3	396	44.49	7.17	54.64	86.64	−0.270	内质网 Endoplasmic reticulum	2
SmGPAT4	500	55.72	9.56	32.56	104.60	0.242	线粒体 Mitochondrion 内质网 Endoplasmic reticulum	2
SmGPAT5	563	63.82	6.84	44.55	85.58	−0.119	线粒体 Mitochondrion	1
SmGPAT6	504	56.18	9.26	37.55	98.79	0.090	线粒体 Mitochondrion 内质网 Endoplasmic reticulum	2
SmGPAT7	450	49.97	5.93	54.42	79.56	−0.282	叶绿体 Chloroplast	0
SmGPAT8	393	44.47	5.97	48.34	90.00	−0.233	内质网 Endoplasmic reticulum	2
SmGPAT9	566	63.86	7.32	41.48	89.59	−0.030	线粒体 Mitochondrion	1
SmGPAT10	506	56.27	9.02	37.69	98.22	0.090	线粒体 Mitochondrion 内质网 Endoplasmic reticulum	2
SmGPAT11	521	59.11	8.95	41.45	97.77	0.175	线粒体 Mitochondrion	2
SmGPAT12	538	60.96	9.32	35.43	93.42	0.027	线粒体 Mitochondrion 内质网 Endoplasmic reticulum	2
SmGPAT13	498	55.68	8.96	40.76	102.49	0.141	线粒体 Mitochondrion	2
SmGPAT14	371	42.58	8.87	45.84	95.34	−0.052	内质网 Endoplasmic reticulum	3
SmGPAT15	508	55.56	8.65	40.95	101.56	0.254	线粒体 Mitochondrion	2

响应元件包括参与环境适应性的 MYB、MYC、MBS 等 7 种。在水母雪兔子 15 个 *SmGPAT* 家族成员中 MYB、MYC、ARE 这 3 种胁迫相关的元件数最多，在 *SmGPAT*9 和 *SmGPAT*11 中 MYB 元件分别有 25 个和 21 个，表明 *SmGPAT* 家族成员在植物生长发育和适应逆境时具有调控作用，这可能与水母雪兔子在适应高山流石滩低温、高海拔、强紫外线等极端生境时所做出的适应性进化相关。与激素响应相关的元件包括 ABRE、AAGAA、ERE、CGTCA 等 8 种，与光响应相关的元件包括 G-box、GT1、Box 4 等 7 种。这些结果表明，*SmGPAT* 基因家族成员参与了各种胁迫的响应、激素的信号转导等过程。因此，*SmGPAT* 基因家族在水母雪兔子的生长发育中起重要作用。

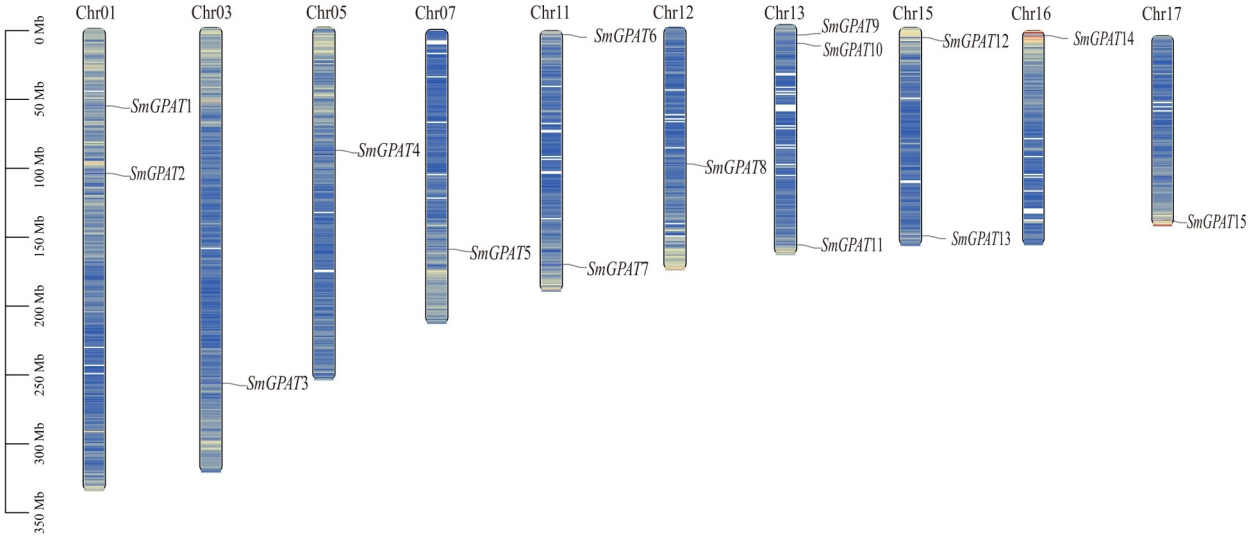


图 1　*SmGPAT* 基因家族的染色体定位分析

Fig. 1　Chromosomal localization analysis of *SmGPAT* gene family

表 3　SmGPAT 蛋白质二级结构预测

Table 3　Secondary structure prediction of SmGPAT proteins

蛋白质 ID Protein ID	蛋白质二级结构 Protein secondary structure		
	α-螺旋 Alpha helix (%)	延长链 Extended strand (%)	无规则卷曲 Random coil (%)
SmGPAT1	39.02	13.97	47.01
SmGPAT2	31.93	17.37	50.70
SmGPAT3	31.06	12.88	56.06
SmGPAT4	43.80	14.80	41.40
SmGPAT5	42.63	8.53	48.84
SmGPAT6	38.49	15.08	46.43
SmGPAT7	40.00	11.33	48.67
SmGPAT8	31.04	12.47	56.49
SmGPAT9	39.93	9.01	51.06
SmGPAT10	38.14	12.85	49.01
SmGPAT11	36.66	16.12	47.22
SmGPAT12	40.52	14.50	44.98
SmGPAT13	37.75	13.25	49.00
SmGPAT14	47.44	11.32	41.24
SmGPAT15	51.57	8.86	39.57

2.7 水母雪兔子 *GPAT* 基因家族的组织表达分析

基于 *SmGPAT* 基因家族成员 4 个组织(根、茎、叶、花)FPKM 标准化表达量,构建组织特异性表达热图,如图 6 所示,水母雪兔子 *SmGPAT* 基因在茎中表达量较低,在根中只有 *SmGPAT*14 的表达量较高,推测其在根的生长发育过程中发挥重要作用,而 *SmGPAT*2、*SmGPAT*5、*SmGPAT*7、*SmGPAT*11 在叶中表达量比根、茎、花高,推测其在叶的生长发育过程中发挥重要作用,而其余 10 个 *SmGPAT* 基因(*SmGPAT*1、*SmGPAT*3、*SmGPAT*4、*SmGPAT*6、*SmGPAT*8、*SmGPAT*9、*SmGPAT*10、*SmGPAT*12、*SmGPAT*13、*SmGPAT*15)在花中的组织表达量比在根、茎、叶高,推测其在花的生长发育过程中发挥了重要作用。

2.8 水母雪兔子 *GPAT* 基因 qRT-PCR 验证分析

从水母雪兔子 *SmGPAT* 基因家族成员中随机挑选 9 个基因(*SmGPAT*1、*SmGPAT*2、*SmGPAT*3、*SmGPAT*6、*SmGPAT*7、*SmGPAT*8、*SmGPAT*9、*SmGPAT*13 和 *SmGPAT*14),通过 qRT-PCR 技术验证这 9 个基因在不同组织中的差异表达变化。结果如图 7 所示,这 9 个基因中有 7 个基因(*SmGPAT*1、*SmGPAT*2、*SmGPAT*3、*SmGPAT*6、*SmGPAT*8、*SmGPAT*9 和 *SmGPAT*13)在花中的相对表达量较高,与转录组组织表达结果相一致。然而,*SmGPAT*7 在叶中的相对表达量最高,同样与转

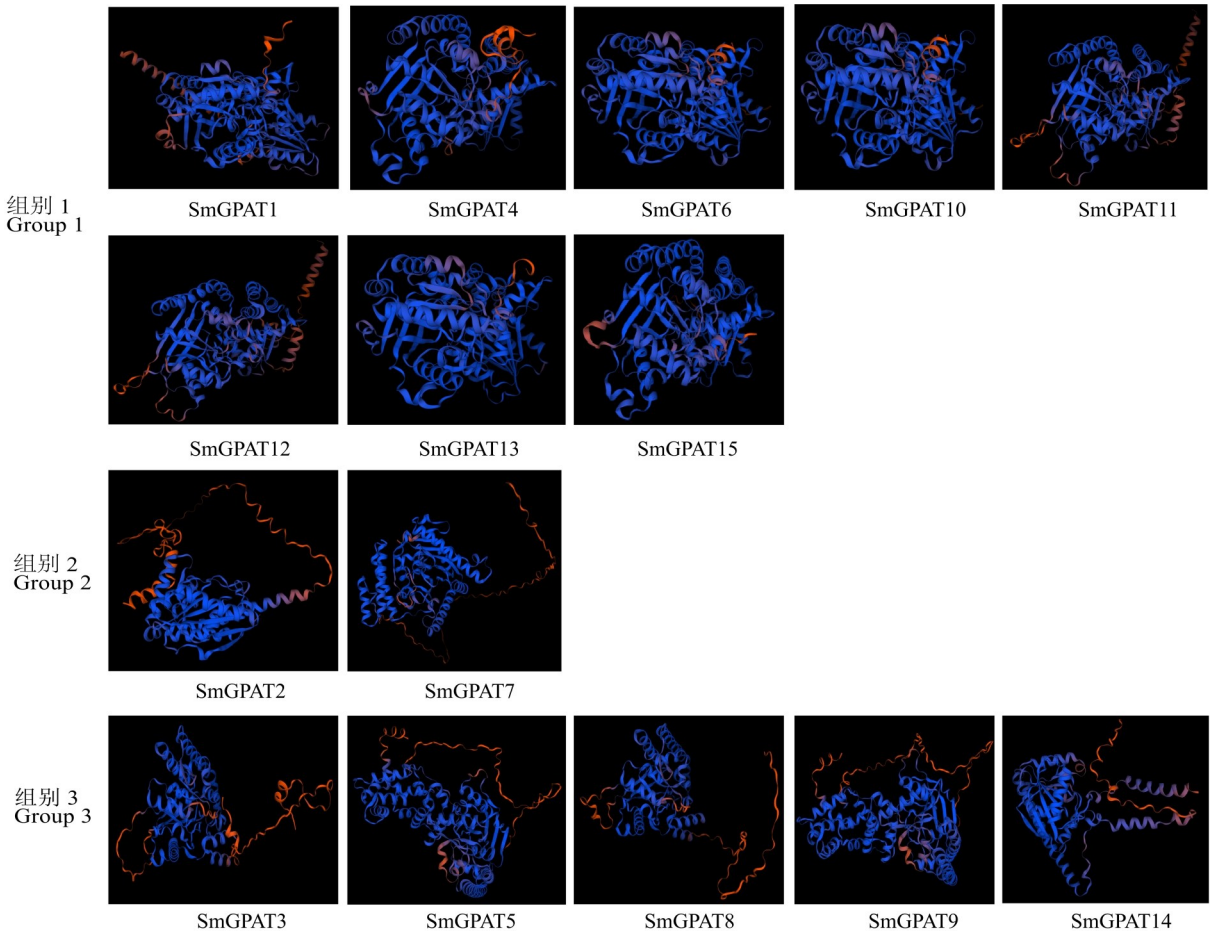


图 2 SmGPAT 蛋白质三级结构预测

Fig. 2 Tertiary structure prediction of SmGPAT proteins

录组数据相一致。只有 *SmGPAT*14 在茎中的相对表达量高于其他 3 个组织,而在转录组数据中其在根和茎中的表达量高于叶和花。

3 讨论

GPAT 作为植物脂质代谢的关键酶,其合成途径可分为原核与真核两种途径(Li et al., 2007)。原核途径在叶绿体中催化 G3P 生成 PA(Kunst et al., 1988; Xu et al., 2006),而真核途径(Kennedy 途径)在内质网中通过 GPAT 和 LPAAT 依次催化 G3P 的 *sn*-1、*sn*-2 位酰基化形成 PA,最终由二酰甘油酰基转移酶(DGA acyltransferase, DGAT)催化形成 TAG(Yang et al., 2010)。本研究鉴定出的水母雪兔子 15 个 *SmGPAT* 基因家族成员的亚细胞定位呈现显著分化,*SmGPAT*7 定位于叶绿体(原核途径场所),提示其可能参与磷脂酸合成,*SmGPAT*2、*SmGPAT*3、*SmGPAT*8 和 *SmGPAT*14 定位于内质网,内质网作为 TAG 合成核心场所,催化酰基辅酶 A 与甘油-3-磷酸的初始反应,*SmGPAT*1、*SmGPAT*5、*SmGPAT*9、*SmGPAT*11、*SmGPAT*13 和 *SmGPAT*15 定位于线粒体,线粒体则是通过脂肪酸前体供应或脂质重塑间接调节 TAG 代谢,*SmGPAT*4、*SmGPAT*6、*SmGPAT*7、*SmGPAT*10 和 *SmGPAT*12 则呈现内质网-线粒体共定位,而内质网-线粒体接触位点已被证实可介导脂质交换(Edar et al., 2018),因此我们推测 *SmGPAT* 基因家族的共定位成员可能参与脂质转运调控。Singer 等(2016)在拟南芥中研究表明,只有 *GPAT*9 直接参与真核途径。本研究在水母雪兔子中构建的系统发育树分析结果显示,*SmGPAT* 基因家族中 Group 2(*SmGPAT*7 和 *SmGPAT*2)与拟南芥的 *GPAT*9 在同

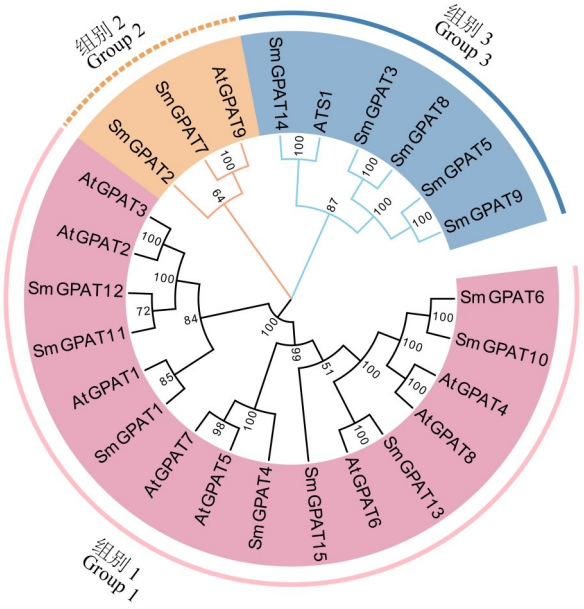


图 3　水母雪兔子与拟南芥 GPAT 蛋白家族的系统发育树

Fig. 3　Phylogenetic tree of GPAT protein family of *Saussurea medusa* and *Arabidopsis thaliana*

一分支上，其中只有 *SmGPAT*2 的亚细胞定位预测在内质网上。因此，推测 *SmGPAT*2 在真核途径磷脂的合成过程中发挥了重要作用。

近年来，有研究表明 *GPAT* 基因家族在植物生长发育过程中具有关键调控功能。例如，水稻的 *GPAT*3 基因通过参与花粉粒外壁角质合成途径调控绒毡层程序性退化，其功能缺失突变会显著抑制角质层形成，导致绒毡层异常滞留并引起花粉败育（Men et al.，2017）。*GPAT*6 基因在番茄（*Solanum lycopersicum*）花蕾/幼果表皮组织（Petit et al.，2016）及油茶（*Camellia oleifera*）花瓣器官（魏琦琦等，2016）均呈现特异性高表达。不同 *GPAT* 基因在不同时期和组织中的表达存在差异，表明它们在脂质代谢及生物学过程中具有多样功能。在拟南芥中，*AtGPAT*1 和 *AtGPAT*6 对花器官发育至关重要，它们的缺失会导致绒毡层细胞和花器官结构异常，影响正常开花，降低种子的结实率，并改变种子脂肪成分（Yang et al.，2012）。此外，缺失 *AtGPAT*6 会导致花器官形态异常及花瓣融合，*gpat*1/*gpat*6 双缺失突变体的表型变化更为

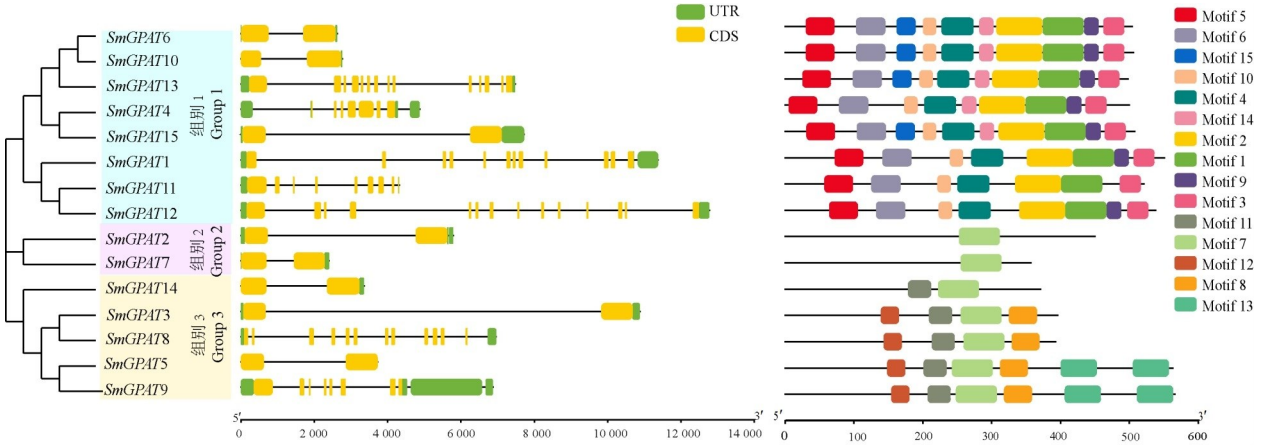


图 4　*SmGPAT* 基因家族的基因结构、系统发育和保守基序分析

Fig. 4　Analysis of gene structures, phylogeny, and conserved motifs of *SmGPAT* gene family

显著，表现为花丝缩短及花粉完全败育（Li-Beisson et al.，2009；Li et al.，2012；高华妮，2022）。综合上述研究结果可知，植物 *GPAT*1/*GPAT*6 可能调控花器官角质和发育过程。在水母雪兔子与拟南芥构建系统发育树后，与 *AtGPAT*1、*AtGPAT*6 在同一分支中的 *SmGPAT*1 和 *SmGPAT*13 这 2 个基因在花中的表达量相比于其他组织较高，并且 qRT-PCR 验证分析结果同样表明 *SmGPAT*1 和 *SmGPAT*13 在花中的相对表达量较高，由此推测水母雪兔子中 *SmGPAT*1 和 *SmGPAT*13 与拟南芥中的 *AtGPAT*1 和 *AtGPAT*6 发挥相同的功能，均在水母雪兔子花器官的合成和发育中发挥重要作用。

目前，Sui 等（2007）研究表明 *GPAT* 基因可通

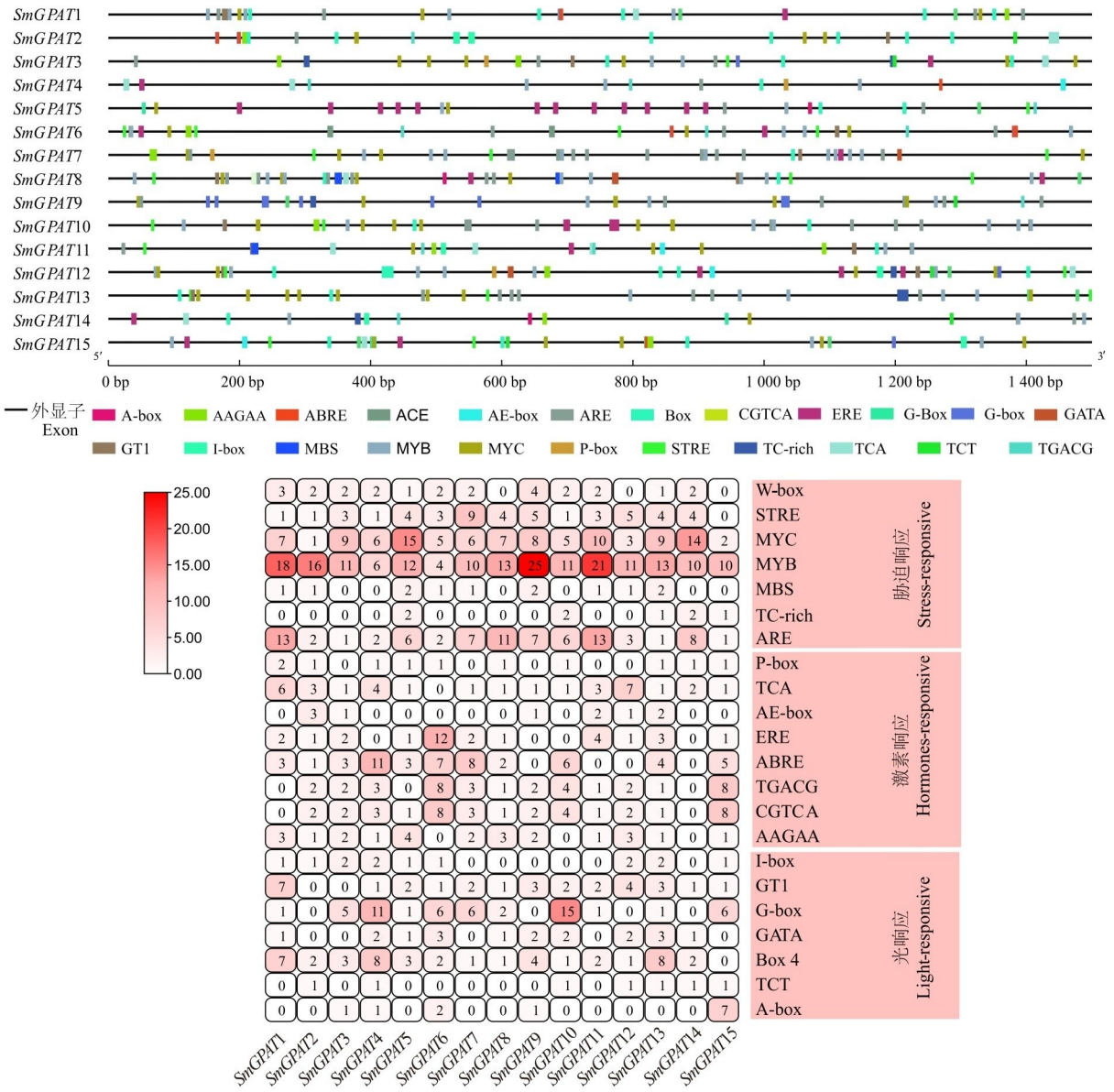


图 5 水母雪兔子 *GPAT* 基因顺式作用元件分析

Fig. 5 Analysis of *cis*-acting elements of *GPAT* genes in *Saussurea medusa*

过调整膜脂饱和度适应不同温度的胁迫。在低温胁迫下番茄(*Lycopersicon esculentum*) *GPAT* 过表达可增强耐冷/耐盐性。在碱蓬(*Suaeda salsa*)中的 *SsGPAT* 过表达可提高磷脂酰甘油的不饱和脂肪酸含量,可以增强拟南芥耐盐性并缓解盐胁迫下 PS Ⅱ和 PS Ⅰ的光抑制(Sui et al., 2017)。郑国伟(2010)研究表明,水母雪兔子在长期适应高山流石滩生境时,通过改变膜脂分子含量(如溶血磷脂的轻微增加),维持膜功能稳定性。此外,高海拔地区的 UV-B 辐射可直接损伤光系统反应中心,并通过产生活性氧(ROS)攻击膜脂中的多不饱和脂肪酸,而 Pu 等(2021)研究表明,GPAT 介导的膜脂不饱和脂肪酸可作为 ROS 清除剂,与类异戊二烯化合物(如 β-胡萝卜素)协同减轻 UV 损伤。因此,我们推测水母雪兔子能够良好地适应高山流石滩极端环境(低温、低氧、强 UV-B 辐射、高海拔等),表明 *SmGPAT* 基因家族成员不仅在膜脂质的形成过程中发挥重要作用,还可能通过调控膜脂不饱和度增强抗逆性。

进一步对水母雪兔子 *SmGPAT* 基因家族顺式

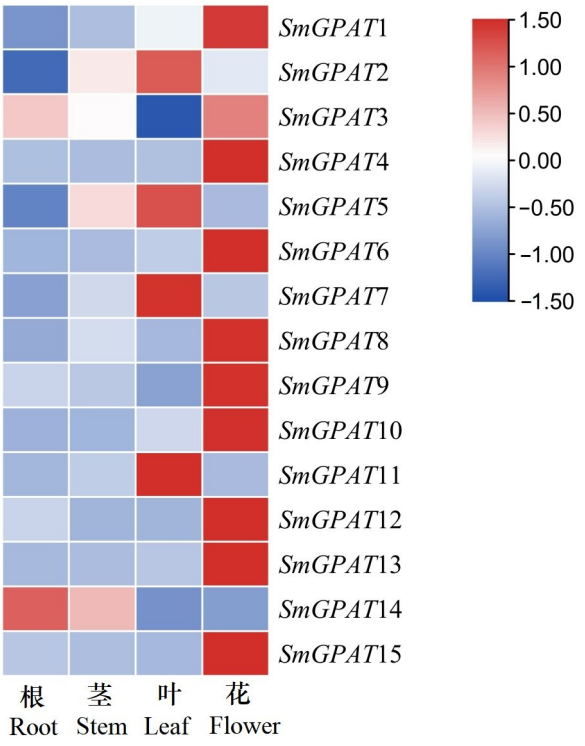


图 6　水母雪兔子 *SmGPAT* 基因的组织表达分析

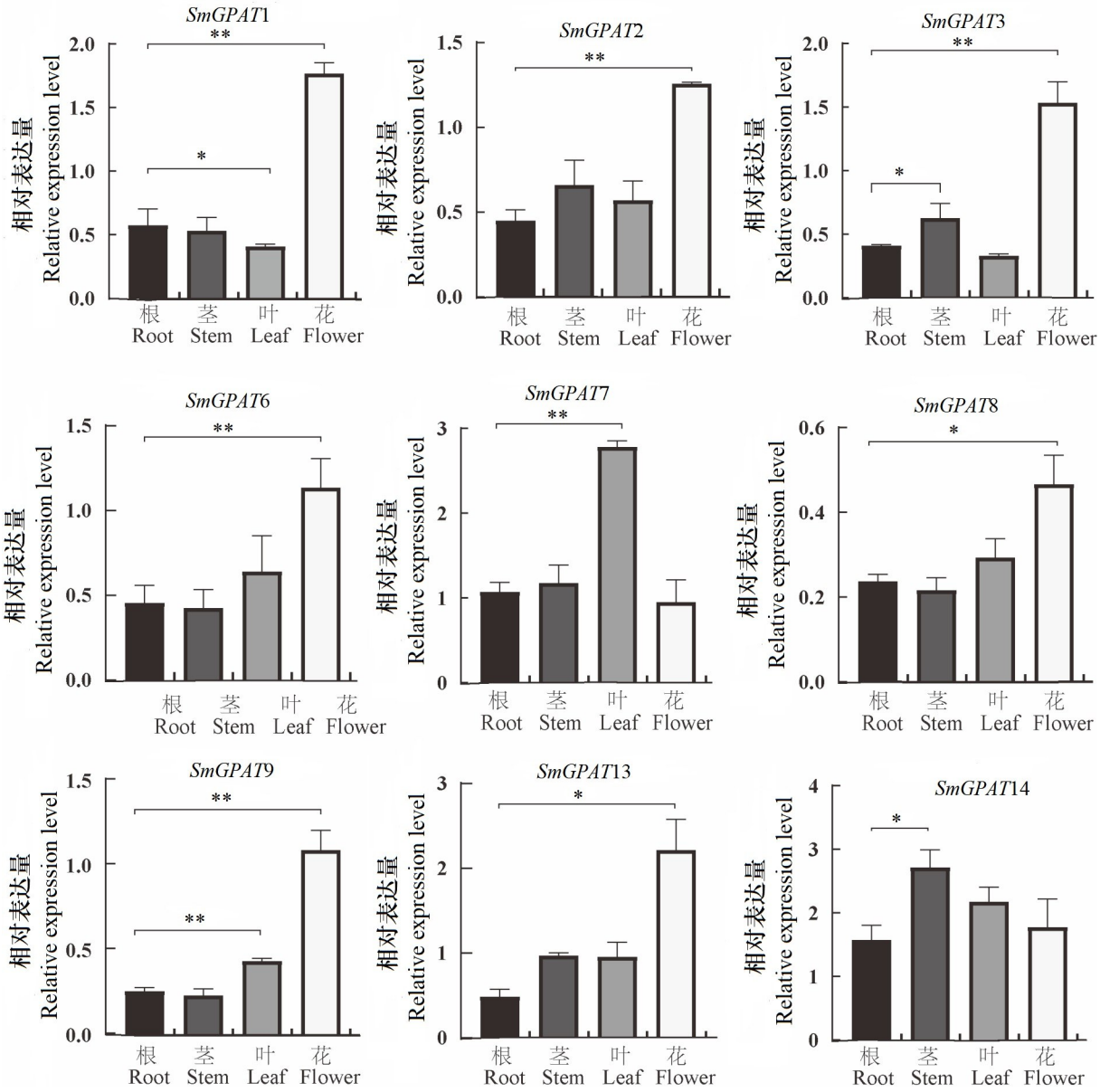
Fig. 6　Tissue expression analysis of *SmGPAT* genes in *Saussurea medusa*

作用元件预测分析，结果表明 *SmGPAT* 基因启动子包含多种逆境胁迫和激素响应元件，包括参与生长素、赤霉素、水杨酸和低温等非生物逆境响应元件等。其中，MYB、MYC、MBS、ARE 等多种胁迫相关的元件在 *SmGPAT* 家族中最多，尤其 *SmGPAT*9 和 *SmGPAT*11 与 MYB 相关的元件分别达到 25 个和 21 个，同时 *SmGPAT*9 和 *SmGPAT*11 分别在花和叶中表达量较高。对高山植物水母雪兔子而言，其花和叶器官长时间裸露在具有高海拔、低氧、强紫外线等自然的逆境胁迫环境中，却能良好地适应此种生境，离不开与逆境胁迫相关基因的调控，因此可以推测在水母雪兔子适应极端生境时，*SmGPAT*9 和 *SmGPAT*11 在叶和花器官发育中发挥了重要的作用。此外，在很多物种中，*GPAT* 基因家族成员在各种非生物胁迫下均进行响应。例如，大麦（*Hordeum vulgare*）*HvGPAT* 基因在干旱、盐、低温逆境胁迫下根和叶中相对表达量均显著上调，表明其积极参与大麦的非生物胁迫响应并可能发挥正调控作用（马健芝等，2025）；甘蓝型油菜（*Brassica napus*）*BnGPATs* 基因在干旱、盐胁迫及低温条件下呈现显著表达调控（邢蔓等，2017；耿思宇等，2019）；紫花苜蓿（*Medicago sativa*）*MsGPAT*11 基因在盐、干旱胁迫 9 h 后，其表达量显著上调（唐芳等，2023）；蒿叶猪毛菜（*Salsola abrotanoides*）*SaGPAT*032 基因在干旱胁迫后表达量极显著升高（杜明阳等，2024）；花生（*Arachis hypogaea*）*AhGPAT*1、*AhGPAT*6、*AhGPAT*8 及 *AhATS*1 基因干旱胁迫后在根中的表达水平显著升高（郝翠翠等，2018；沈悦等，2023）；玉米（*Zea mays*）中 *ZmGPAT*13 基因也在干旱、盐、高温和低温等非生物胁迫后进行响应（朱涛涛，2022；李鑫等，2023）。因此，以上研究均表明 *SmGPAT* 基因在非生物胁迫响应中具有重要作用。鉴于当前高山植物基因功能验证技术体系尚未完善（特别是在模式植物中建立的成熟方法难以直接应用于高山特殊物种），本研究对基因家族的理论研究为后续 *SmGPAT* 基因的分子功能解析提供了关键理论基础。水母雪兔子作为青藏高原的典范植物，其 *GPAT* 基因家族的系统研究不仅能够提供该物种适应极端环境的分子基础，而且更重要的是可建立高山植物环境适应研究的共性分析，其研究成果可与同域分布的其他高山植物，如雪莲（*Saussurea involucrate*）、塔黄（*Rheum nobile*）等高山植物适应高山环境的分子机理研究提供重要参考，具有区域生物多样性保护与生态系统研究的双重价值。

4　结论

本研究从水母雪兔子基因组中鉴定出了 15 个 *SmGPAT* 基因，进行理化性质、亚细胞定位、系统发育、基因结构、保守基序、蛋白质二级/三级结构预测和启动子顺式作用元件的分析。结果表明，水母雪兔子中 15 个 *SmGPAT* 基因分为 3 个亚族（Group 1-Group 3），同一亚族中基因结构和 motif 相似；蛋白质二级结构以 α-螺旋和无规则卷曲为主；启动子顺式作用元件分析表明，水母雪兔子 *SmGPAT* 基因家族含有多种 MYB、MYC、MBS、ARE 等抵抗逆境相关的元件。根据 *SmGPAT* 基因家族在不同组织转录组数据中的表达热图和 qRT-PCR 验证了其在不同组织中的相对表达量。这为深入了解水母雪兔子 *SmGPAT* 基因家族成员的具体功

能提供了理论基础。



* 和 ** 分别表示基因在不同组织的相对表达量之间存在显著差异($P<0.05$)和极显著差异($P<0.01$)。

* and ** indicate significant differences ($P<0.05$) and extremely significant differences ($P<0.01$) in the relative expression levels of genes across different tissues, respectively.

图 7 9 个 *SmGPAT* 基因的 qRT-qPCR 分析

Fig. 7 qRT-qPCR analysis of nine *SmGPAT* genes

参考文献:

DU M Y, MA J Z, DUO J C, et al., 2024. Identification of *GPAT* gene family members in *Salsola abrotanoides* and their expression analysis under drought stress [J]. Journal of Plant Genetic Resources, 25(10): 1781-1792. [杜明阳, 马健芝, 多杰措, 等, 2024. 蒿叶猪毛菜 *GPAT* 基因家族成员鉴定及其在干旱胁迫下的表达模式分析 [J]. 植物遗传资源学报, 25(10): 1781-1792.]

EDAR W, FRANCELI R K, NICOLE N M, et al., 2018. Genome-wide analysis of the glycerol-3-phosphate acyltransferase (GPAT) gene family reveals the evolution and diversification of plant *GPATs* [J]. Genetics and Molecular Biology, 41(Suppl. 1): 355-370.

GAO H N, 2022. Functional analysis of *Arabidopsis GPAT* involved in surface lipid synthesis [D]. Wuhan: Hubei University: 57. [高华妮, 2022. 拟南芥甘油-3-磷酸酰基转移酶(GPAT)参与表皮脂类合成的功能解析 [D]. 武汉: 湖北大学: 57.]

GAO S, WANG Y H, SHAO H F, et al., 2018. Research progress on structure constitution, biological function and separation methods of plant cuticle [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 20(3): 46-54. [高森, 王亚虹, 邵惠芳, 等, 2018. 植物角质层结构组成、生物学功能及分离方法研究进展 [J]. 中国农业科技导报, 20(3): 46-54.]

GENG S Y, CHEN J, ZHANG S S, et al., 2019. Preliminary study on the function of *GPAT*6 gene in *Brassica napus* L. [J]. Molecular Plant Breeding, 17(21): 6953-6958. [耿思宇, 陈杰, 张姗姗, 等, 2019. 甘蓝型油菜 *GPAT*6 基因功能初步探究 [J]. 分子植物育种, 17(21): 6953-6958.]

GUO J L, 2021. Cloning and expression analysis of *SmMYB*1 gene in *Saussurea medusa* Maxim [D]. Xining: Qinghai University: 52. [郭佳磊, 2021. 水母雪莲 *SmMYB*1 的克隆及表达研究 [D]. 西宁: 青海大学: 52.]

HAO C C, LIANG C W, SHI L, et al., 2018. Cloning and expression analysis of glycerol-3-phosphate acyltransferase (*GPAT*) genes in peanut [J]. Journal of Peanut Science, 47(1): 1-10. [郝翠翠, 梁成伟, 石蕾, 等, 2018. 花生甘油-3-磷酸酰基转移酶(*GPAT*)基因的克隆及表达分析 [J]. 花生学报, 47(1): 1-10.]

HUANG H T, 2020. Preliminary exploration on mechanism of lignin metabolism related genes of pomelo during fruit development stages [D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University: 102. [黄汉唐, 2020. 木质素代谢相关基因在柚果实发育过程中的作用机理初探 [D]. 福州: 福建农林大学: 102.]

JIANG X Y, SHI G M, DAI W B, et al., 2023. Cloning and expression of aerenchyma-related gene *SmLSD*1 in *Saussurea medusa* Maxim [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 43(4): 550-558. [蒋欣悦, 史国民, 代吴斌, 等, 2023. 水母雪莲通气组织形成的相关基因 *SmLSD*1 克隆及表达 [J]. 西北植物学报, 43(4): 550-558.]

KUNST L, BROWSE J, SOMERVILLE C, 1988. Altered regulation of lipid biosynthesis in a mutant of *Arabidopsis* deficient in chloroplast glycerol-3-phosphate acyltransferase activity [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 85(12): 4143-4147.

LI H G, 2019. Effects of ectopic expression of *ATS*1 on glycerolipid biosynthesis and response to phosphorus stress in *Arabidopsis thaliana* [D]. Zhejiang: Zhejiang A & F University: 95. [李昊根, 2019. *ATS*1 异位表达对拟南芥甘油脂合成及磷胁迫响应的影响 [D]. 杭州: 浙江农林大学: 95.]

LI X, KE K, REN X C, et al., 2023. Bioinformatics and expression of glycerol-3-phosphate acyltransferase 13 gene of maize [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 38(8): 901-909. [李鑫, 柯珂, 任晓晨, 等, 2023. 玉米甘油-3-磷酸酰基转移酶基因 *ZmGPAT*13 生物信息学及表达特性分析 [J]. 福建农业学报, 38(8): 901-909.]

LI X C, ZHU J, YANG J, et al., 2012. Glycerol-3-phosphate acyltransferase 6 (GPAT6) is important for tapetum development in *Arabidopsis* and plays multiple roles in plant fertility [J]. Molecular Plant, 5(1): 131-142.

LI Y H, BEISSON F, KOO A J K, et al., 2007. Identification of acyltransferases required for cutin biosynthesis and production of cutin with suberin like monomers [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104(46): 18339-18344.

LI-BEISSON Y, POLLARD M, SAUVEPLANE V, et al., 2009. Nanoridges that characterize the surface morphology of flowers require the synthesis of cutin polyester [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(51): 22008-22013.

MA J Z, YANG C L, DU M Y, et al., 2025. Cloning and expression analysis of *HvGPAT*5 gene in barley [J]. Journal of Biology, 42(1): 67-75. [马健芝, 杨成兰, 杜明阳, 等, 2025. 大麦 *HvGPAT*5 基因的克隆与表达分析 [J]. 生物学杂志, 42(1): 67-75.]

MEN X, SHI J X, LIANG W Q, et al., 2017. Glycerol-3-phosphate acyltransferase 3 (OsGPAT3) is required for anther development and male fertility in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 68(3): 513-526.

NYSTROM S L, MCKAY D J, 2021. Memes: A motif analysis environment in R using tools from the MEME Suite [J]. Plos Computational Biology, 17(9): e1008991.

PETIT J, BRES C, MAUXION J P, et al., 2016. The glycerol-3-phosphate acyltransferase *GPAT*6 from tomato plays a central role in fruit cutin biosynthesis [J]. Plant Physiology, 171(2): 894-913.

PU X J, DONG X M, LI Q, et al., 2021. An update on the function and regulation of methylerythritol phosphate and mevalonate pathways and their evolutionary dynamics [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 63(7): 1211-1226.

SAFDER I M, 2021. Identification and analysis of the structure, nucleotide polymorphism and expression profile of *GPAT* gene family in rice [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences: 100. [SAFDER I M, 2021. 水稻 *GPAT* 家族基因结构、核苷酸多态性及表达谱鉴定与分析 [D]. 北京: 中国农业科学院: 100.]

SHEN Y, SHEN Y, LIU Y H, et al., 2023. Cloning and functional analysis of peanut *AhGPAT*9 promoter [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 45(3): 533-541. [沈悦, 沈一, 刘永惠, 等, 2023. 花生 *AhGPAT*9 基因启动子克隆及其功能分析 [J]. 中国油料作物学报, 45(3): 533-541.]

SINGER S D, CHEN G, MIETKIEWSKA E, et al., 2016. *Arabidopsis GPAT*9 contributes to synthesis of intracellular

glycerolipids but not surface lipids [J]. Journal of Experimental Botany, 67(15): 4627-4638.

SUI N, LI M, ZHAO S J, et al., 2007. Overexpression of glycerol-3-phosphate acyltransferase gene improves chilling tolerance in tomato [J]. Planta, 226(5): 1097-1108.

SUI N, TIAN S, WANG W Q, et al., 2017. Overexpression of glycerol-3-phosphate acyltransferase from *Suaeda salsa* improves salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. Frontiers in Plant Science, 8: 1337.

TANG F, MEI T, GAO J H, et al., 2023. Identification and expression analysis of the *GPAT* gene family in *Medicago sativa* under saline alkali stress [J]. Acta Agrestia Sinica, 31(9): 2608-2620. [唐芳, 梅亭, 高佳荷, 等, 2023. 紫花苜蓿 *GPAT* 基因家族鉴定及在盐碱胁迫下的表达模式分析 [J]. 草地学报, 31(9): 2608-2620.]

WANG J, SINGH S K, GENG S, et al., 2020. Genome-wide analysis of glycerol-3-phosphate O-acyltransferase gene family and functional characterization of two cutin group *GPATs* in *Brassica napus* [J]. Planta, 251(4): 93.

WEI Q Q, ZHAO G, HE X, et al., 2016. Cloning and expression analysis of two glycerol-3-phosphate acyltransferase (*GPAT*) genes in oil-tea tree (*Camellia oleifera*) [J]. Plant Physiology Journal, 52(7): 1099-1109. [魏琦琦, 赵广, 何潇, 等, 2016. 油茶 2 个甘油-3-磷酸酰基转移酶基因的克隆与组织表达特异性分析 [J]. 植物生理学报, 52(7): 1099-1109.]

XIN A, HERBURGER K, 2021. Precursor biosynthesis regulation of lignin, suberin and cutin [J]. Protoplasma, 258(6): 1171-1178.

XING M, ZHOU X Q, HE T, et al., 2017. Expression pattern of *BnGPAT9* gene in *Brassica napus* and its expression under abiotic stresses [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 39(4): 454-461. [邢蔓, 周雪晴, 何婷, 等, 2017. 甘蓝型油菜 *BnGPAT9* 基因表达模式及其苗期非生物胁迫表达分析 [J]. 中国油料作物学报, 39(4): 454-461.]

XU C C, YU B, CORNISH A J, et al., 2006. Phosphatidylglycerol biosynthesis in chloroplasts of *Arabidopsis* mutants deficient in acyl-ACP glycerol 3-phosphate acyltransferase [J]. Plant Journal, 47(2): 296-309.

XUE M, GUO T, REN M Y, et al., 2019. Constitutive expression of chloroplast glycerol-3-phosphate acyltransferase from *Ammopiptanthus mongolicus* enhances unsaturation of chloroplast lipids and tolerance to chilling, freezing and oxidative stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 143: 375-387.

YANG C L, 2022. Identification of *GPAT* family genes in barley and their function analysis under abiotic stress [D]. Xining: Qinghai University: 71. [杨成兰, 2022. *GPAT* 家族基因的鉴定及其在大麦非生物胁迫下的功能分析 [D]. 西宁: 青海大学: 71.]

YANG C L, QI C Y, MA Y H, et al., 2022. Identification and expression analysis of *GPAT* gene family in hulless barley [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 58(10): 2006-2016. [杨成兰, 祁存英, 马银花, 等, 2022. 青稞 *GPAT* 基因家族全基因鉴定及表达分析 [J]. 植物生理学报, 58(10): 2006-2016.]

YANG J, GONG L L, XU T, et al., 2024. Identification and expression analysis of the *TST* gene family in grapes [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 44(4): 612-623. [杨杰, 龚丽丽, 徐涛, 等, 2024. 葡萄 *TST* 基因家族鉴定及表达分析 [J]. 西北植物学报, 44(4): 612-623.]

YANG W L, POLLARD M, LI-BEISSON Y H, et al., 2010. A distinct type of glycerol-3-phosphate acyltransferase with *sn*-2 preference and phosphatase activity producing 2-monoacylglycerol [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(26): 12040-12045.

YANG W L, SIMPSON J P, LI-BEISSON Y H, et al., 2012. A land-plant-specific glycerol-3-phosphate acyltransferase family in *Arabidopsis*: substrate specificity, *sn*-2 preference, and evolution [J]. Plant Physiology, 160(2): 638-652.

ZENG Z, KONG Y, GUO Y, 2021. The protective effect of *Saussurea medusa* Maxim polysaccharide on UVB induced skin injury in mice [J]. Chinese Journal of Aesthetic Medicine, 30(4): 102-106. [曾智, 孔悦, 郭砚, 2021. 水母雪莲多糖对 UVB 诱导的小鼠皮肤损伤保护作用的机制研究 [J]. 中国美容医学, 30(4): 102-106.]

ZHANG Y L, YUE Q J, ZHANG L Q, et al., 2023. Effect of ethanol extract from *Saussurea medusa* Maxim on anti-tumor immunity of Lewis lung cancer bearing mice [J]. Chinese Journal of Immunology, 39(5): 988-992, 998. [张燕丽, 岳秋娟, 张林泉, 等, 2023. 水母雪莲乙醇提取物对 Lewis 肺癌荷瘤小鼠抗肿瘤免疫的影响 [J]. 中国免疫学杂志, 39(5): 988-992, 998.]

ZHENG G W, 2010. Mechanisms of plant response to three typical abiotic stresses [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences: 158. [郑国伟, 2010. 植物响应三种典型非生物胁迫的机制解析 [D]. 北京: 中国科学院大学: 158.]

ZHENG Z F, XIA Q, DAUK M, et al., 2003. *Arabidopsis AtGPAT1*, a member of the membrane-bound glycerol-3-phosphate acyltransferase gene family, is essential for tapetum differentiation and male fertility [J]. Plant Cell, 15(8): 1872-1887.

ZHU T T, 2022. Molecular mechanism of *ZmMs33*/*ZmGPAT6* in controlling anther development and functional analysis of *ZmGPAT* gene family in maize [D]. Beijing: University of Science and Technology Beijing: 250. [朱涛涛, 2022. 玉米 *ZmMs33*/*ZmGPAT6* 调控花药发育的机理及其基因家族功能研究 [D]. 北京: 北京科技大学: 250.]

(责任编辑 周翠鸣)