

玉米 PI4K 基因家族的鉴定及生物信息学分析

黄梦月, 朱建堂, 李 慧

(济南大学, 济南 250022)

摘要: 磷脂酰肌醇 4-激酶(Phosphatidylinositol 4-kinase, PI4K)作为磷脂酰肌醇信号通路代谢中的关键酶, 在植物的生长过程中发挥着重要作用。通过生物信息学的方法从玉米数据库中鉴定出 13 个 ZmPI4K 家族成员, 通过系统进化、motif、基因结构、组织表达模式、顺式作用元件、诱导表达、互作蛋白对 ZmPI4Ks 成员进行分析。结果表明, 玉米 ZmPI4K 家族分为 3 个亚家族 γ 、 β 、 α ; 同属于一个亚家族成员的 motif 和基因结构相似。ZmPI4Ks 各成员在不同组织均有表达, 顺式作用元件和诱导表达结果显示, ZmPI4Ks 可能参与植物的生长发育且响应环境或激素胁迫。互作蛋白预测结果暗示, ZmPI4Ks 成员可能通过与脂质合成及转运相关蛋白互作来响应非生物胁迫。

关键词: 玉米; 磷脂酰肌醇 4-激酶(PI4K); 生物信息学; 干旱胁迫

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Identification and Bioinformatics Analysis of PI4K Gene Family in Maize

HUANG Meng-yue, ZHU Jian-tang, LI Hui

(University of Jinan, Jinan 250022, China)

Abstract: Phosphatidylinositol 4-kinase(PI4K), a key enzyme in the metabolism of phosphatidylinositol signaling pathway, plays an important role in the growth of plants. Thirteen ZmPI4K family members were identified from maize databases by bioinformatics, and the members of ZmPI4Ks were analyzed by phylogenetic, motif, gene structure, tissue expression patterns, cis-acting elements, induced expression, and reciprocal proteins. The results showed that the maize ZmPI4K family was divided into three subfamilies: γ , β , and α . The motifs and gene structures of the members belonging to the same subfamily were similar. ZmPI4Ks members were expressed in different tissues. The results of cis-acting elements and induced expression suggest that ZmPI4Ks may be involved in plant growth and development in response to environmental or hormonal stress; the results of interacting protein prediction imply that ZmPI4Ks members may respond to abiotic stress by interacting with proteins involved in lipid synthesis and transporting. This study aims to provide a theoretical basis for exploring the PI4K family of maize and other species, and provide genetic resources for molecular breeding.

Key words: Maize; Phosphatidylinositol 4-kinase(PI4K); Bioinformatic; Drought stress

磷脂酰肌醇(phosphatidylinositol, PI)是细胞的重要组成部分^[1], 不仅参与细胞内膜系统构成, 同时也是细胞膜功能发挥不可缺少的一部分。在植物中, 磷脂酰肌醇含有多种组分, 其中磷脂酰肌醇 4-磷酸(Phosphatidylinositol 4-phosphate, PI4P)是植物细胞中主要组成部分, 约占植物细胞中磷脂酰肌醇的

80%^[2]。磷脂酰肌醇在磷脂酰肌醇 4-激酶(Phosphatidylinositol 4-kinase, PI4K)催化下生成 PI4P, 经过一系列磷酸化途径, 最终生成肌醇三磷酸(Inositol-trisphosphate, IP3)和二酰甘油(Diacylglycerol, DAG)^[3]。

1999 年, 首次报导拟南芥中 PI4Ks 成员的分离与功能分析^[4], 打破了 PI4K 的研究主要集中于哺乳动物和酵母的现状。哺乳动物、酵母和植物中含有 PI4K 结构域的蛋白系统发育表明, 不同的 PI4K 蛋白对抑制剂的敏感性存在差异, 因此 PI4K 被分为 2 种类型: II 型和 III 型^[5]。其中, II 型 PI4K 是一种膜结合, 蛋白分子量为 55 kDa 的酶, 在聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)后易于复性; III 型 PI4K 存在两种形式 110 kDa 和 200 ~ 230 kDa^[6]。在拟南芥中预测有

录用日期: 2022-12-31

基金项目: 国家自然科学基金项目(31771797)

作者简介: 黄梦月(1998-), 女, 济南人, 硕士, 研究方向为玉米分子育种。Tel: 15628790190

E-mail: hmy_12345678@163.com

李 慧和朱建堂为本文通信作者。

12个PI4K蛋白,包括8个II型(AtPI4K γ 1-AtPI4K γ 8)和4个III型(AtPI4K α 1、AtPI4K α 2、AtPI4K β 1、AtPI4K β 2)蛋白^[6]。AtPI4K γ 5的突变体植株出现锯齿状叶片^[7]。AtPI4KIII β 1 β 2双突变体在萌发过程中对低温非常敏感^[8]。在棉花的两个II型PI4K中,相比于陆地棉纤维强度越高的海岛棉中*GbPI4K*表达持续时间越长^[9]。

玉米中关于PI4K家族研究还未有报道。本研究通过从数据库中搜索PI4K家族成员,对其进行进化树、基因结构、染色体定位、组织表达模式、顺式作用元件分析,并预测蛋白互作关系,为进一步研究玉米PI4K基因家族提供参考。

1 材料与方法

1.1 玉米PI4K基因的鉴定

以玉米(*Zea mays* L.)PI4K家族保守结构域PI3_PI4_kinase(序列号:PF00454)序列在NCBI(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)和Phytozome(<https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html>)数据库(E-value \leq 0.1)进行同源搜索,为了防止遗漏数据,同时还将已报道的拟南芥AtPI4K序列在数据库中进行检索比对,然后将下载的序列通过CD-Search(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>)数据库确定是否属于PI4K家族(γ 亚家族成员大多含有PI3_PI4_kinase结构域和Ubi结构域, α 亚家族成员含PI4Kc_III_alpha结构域, β 亚家族成员含有PI4Kc_III_beta结构域),利用DNAMAN软件去除同一基因不同转录本的冗余序列。在EnsemblPlants(<http://plants.ensembl.org/index.html>)数据库中查找各基因的内含子数量、ORF长度、编码氨基酸数量。利用Plant-PLoc2.0(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/plant-multi/>)进行玉米PI4Ks亚细胞定位的预测,利用ExPASy(<https://web.expasy.org/protparam/>)搜索蛋白分子量和等电点。

1.2 PI4K蛋白的进化树与序列分析

利用MEGA 6.0软件(除权配对法,重复次数为1 000次)对玉米和拟南芥PI4K蛋白序列进行系统进化树构建。利用在线网站MEME(<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>)进行motif分析,并利用TBtools软件对motif进行可视化。

1.3 玉米PI4K基因结构分析

利用GSDS2.0(<http://gsds.gao-lab.org/>)进行玉米PI4Ks基因结构分析。

1.4 玉米PI4K染色体定位及位置分析

在EnsemblPlants数据库中查找各基因的染色

体定位,利用MG2C(http://mg2c.iask.in/mg2c_v2.0/)进行染色体定位可视化。

1.5 玉米PI4K家族基因的组织表达模式分析

将玉米不同组织(根、茎、叶、授粉后6 d子粒、授粉后13 d子粒、授粉后15 d子粒、授粉后19 d子粒)液氮速冻,置于-80℃保存,用于提取RNA。

1.6 玉米PI4K基因家族启动子分析

在Phytozome数据库中下载每个玉米PI4K基因上游1 500 bp的序列作为启动子,使用The PlantCare(<https://www.plantcare.co.uk/>)对顺式作用元件进行预测和分析,并利用TBtools进行可视化。

1.7 ZmPI4K1、ZmPI4K5、ZmPI4K13在干旱胁迫下的表达分析

实验材料选用玉米自交系B73进行实验,取生长至2叶1心,生长一致的幼苗进行20%PEG6000处理,分别在0、2、4、12、24、48 h采集叶片,置于液氮速冻,后保存在-80℃冰箱。每个处理进行3个重复。

用Trizol法提取RNA,并进行反转录得到cDNA。利用在线网站(<https://sg.idtdna.com/Scitools/Applications/RealTimePCR/>)设计*ZmPI4K1*(F:5'-CTCAGGGTGCTGGTGCTA-3', R:5'-CTCTTTCTCAA-CCCACTT-3'),*ZmPI4K5*(F:5'-CACATTTCAAGC-TAAGCCACG-3', R:5'-GATAGGATCTCCCCTGCTAAAG-3'),*ZmPI4K13*(F:5'-GCCCTCGCACAATA-CAAAAC-3', R:5'-TGCCGATGACTGTACACTTC-3')的引物。选用TUB-核糖基化因子作为标准内参,使用SYBR-Green试剂在Bio-Rad CFX Connect™上进行RT-PCR反应。采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 方法进行计算,所有反应均重复3次。

1.8 玉米ZmPI4K1互作蛋白预测

利用STRING(<https://string-db.org/>)预测ZmPI4K1的互作蛋白。

2 结果与分析

2.1 玉米PI4K基因的鉴定和理化性质分析

在玉米数据库中鉴定出13个PI4K基因,将其命名为*ZmPI4K1*~*ZmPI4K13*。从表1中看出,*ZmPI4K1*~*ZmPI4K13*内含子个数不同,开放阅读框在1 332~5 280 bp,编码氨基酸长度在443~1 759 aa,蛋白分子量在47.12~183.67 kDa,等电点在5.31~8.51。亚细胞定位预测显示,*ZmPI4K1*、*ZmPI4K4*、*ZmPI4K5*定位于叶绿体,*ZmPI4K2*、*ZmPI4K3*、*ZmPI4K8*、*ZmPI4K10*、*ZmPI4K11*、*ZmPI4K13*定位于细胞核,*ZmPI4K6*、*ZmPI4K7*、*ZmPI4K9*、*ZmPI4K12*在叶绿体和细胞核均有表达。

表1 玉米PI4K基因家族
Table 1 PI4K genes family in maize

基因编号 Gene code	基因ID Gene ID	内含子个数 (个) Number of introns	开放阅读框 长度(bp) ORF length	氨基酸长度(aa) Amino acid length	蛋白分子量 (kDa) MW	等电点 PI	亚细胞定位预测 Subcellular location prediction
ZmPI4K1	Zm00001d005966	0	1 917	638	70.37	5.31	叶绿体
ZmPI4K2	Zm00001d007520	5	1 761	586	66.35	8.51	细胞核
ZmPI4K3	Zm00001d008265	0	1 332	443	47.12	5.90	细胞核
ZmPI4K4	Zm00001d009741	1	1 662	553	59.31	6.80	叶绿体
ZmPI4K5	Zm00001d013442	23	5 280	1 759	183.67	5.83	叶绿体
ZmPI4K6	Zm00001d020828	0	1 908	635	70.03	5.41	叶绿体、细胞核
ZmPI4K7	Zm00001d026559	0	1 886	621	68.75	5.81	叶绿体、细胞核
ZmPI4K8	Zm00001d030412	5	1 749	582	66.78	5.68	细胞核
ZmPI4K9	Zm00001d037056	1	1 707	568	62.74	5.47	叶绿体、细胞核
ZmPI4K10	Zm00001d040398	1	1 485	494	52.25	5.98	细胞核
ZmPI4K11	Zm00001d045757	0	1 929	642	72.03	5.46	细胞核
ZmPI4K12	Zm00001d046016	1	1 707	568	63.25	5.95	叶绿体、细胞核
ZmPI4K13	Zm00001d049076	16	3 804	1 267	140.79	5.64	细胞核

2.2 PI4K蛋白的进化树与序列分析

对所得玉米和拟南芥的蛋白序列进行系统进化分析,结果见图1。PI4K蛋白分为3个亚家族,其中,γ亚家族成员数量最多,β和α亚家族成员较少。对玉米和拟南芥的motif进行分析,其中,γ亚家族基因全部含有motif1、2、3、4、5、8,部分基因还含

有motif6、7、10;α亚家族的3个同源基因均只含有motif5、8、9;β亚家族部分基因含有motif5、8、9,少数基因只含有motif8。不同亚家族间motif差异较大,但同一亚家族中的基因的motif相似,暗示同一亚家族的基因进化上相对保守,可能发挥着相似的功能,不同亚家族的基因在功能上可能有所差异。

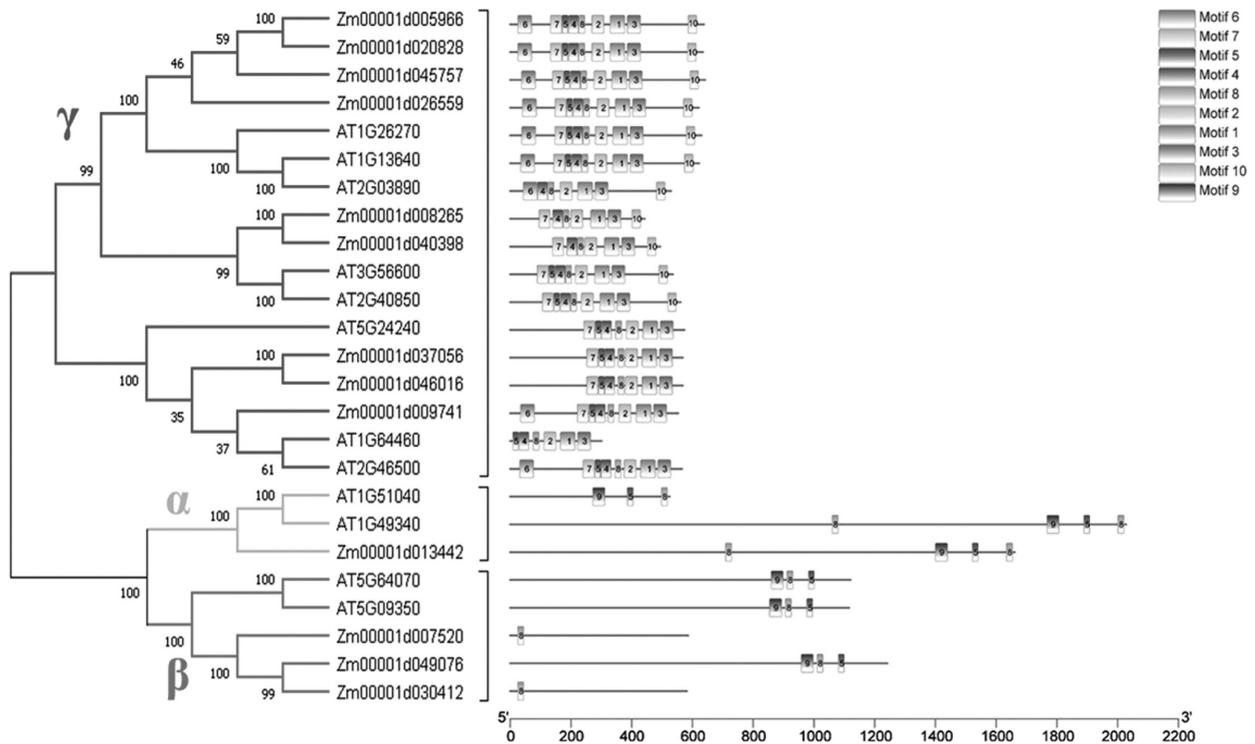


图1 玉米和拟南芥PI4K基因家族进化树和motif分析

Fig.1 Phylogenetic tree and motif analysis of PI4K genes family in maize and Arabidopsis

2.3 玉米 PI4K 基因结构分析

对玉米 PI4K 家族的 13 个基因进行系统进化分析和基因结构分析(图2)。γ亚家族的基因成员仅有 0 个或 1 个内含子,β和α亚家族的基因成员的基因结构中所含内含子较多。同一亚家族的基因成员的

基因结构相似,所以推测同一亚家族的蛋白具有相似的功能。

2.4 玉米 PI4K 染色体定位及位置分析

染色体定位分析表明(图3),ZmPI4Ks 家族成员在玉米的 10 条染色体均有分布。

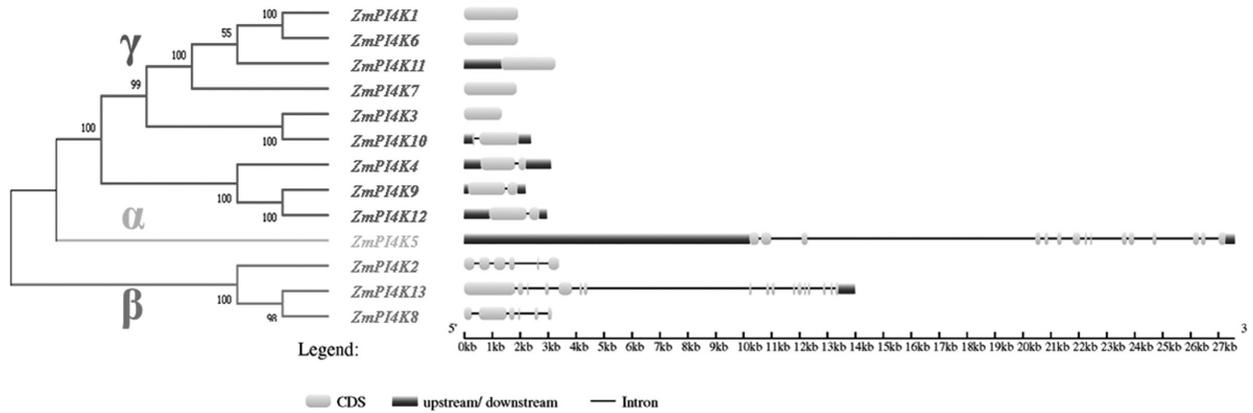


图2 玉米 PI4K 基因家族系统进化和基因结构分析

Fig.2 Phylogeny and gene structure analysis of PI4K genes family in maize

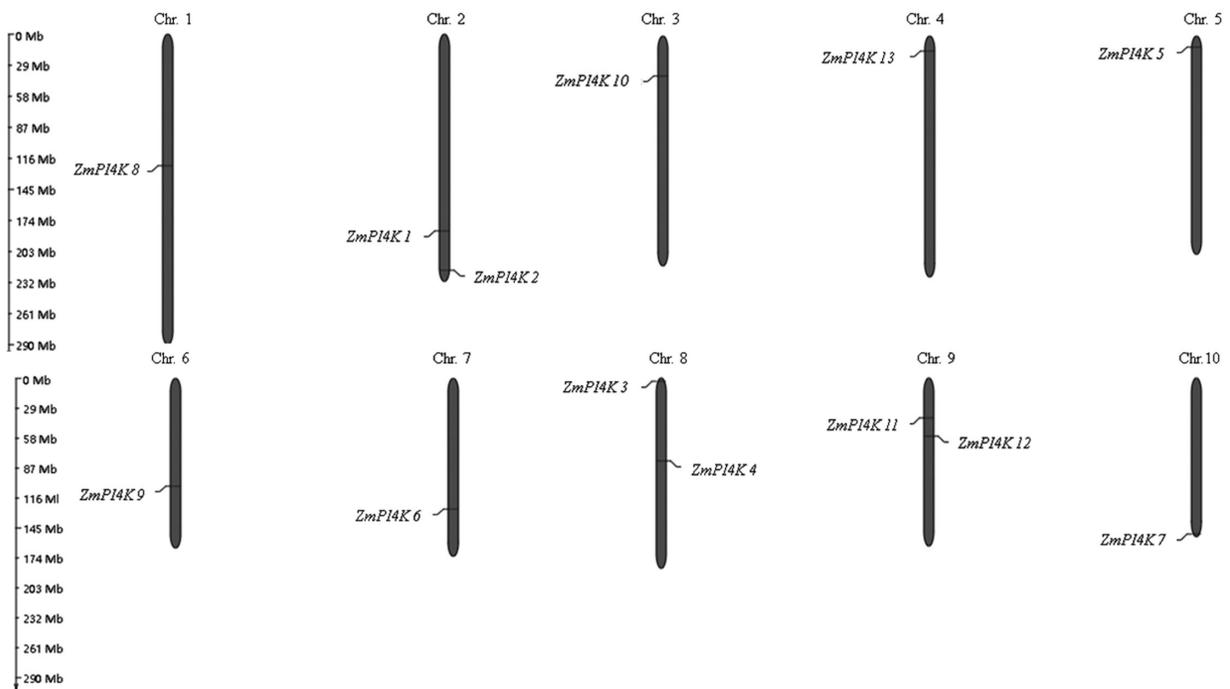


图3 玉米 PI4K 基因染色体定位

Fig.3 Chromosome localization of PI4K genes in maize

2.5 玉米 PI4K 家族基因的组织表达模式分析

为了研究 ZmPI4Ks 各基因在玉米不同组织的表达情况,在 3 个亚家族各选取 1 个基因通过实时定量 PCR 对其表达模式进行分析,结果见图 4。在受检测的 7 个组织或器官中均检测到 ZmPI4K1、ZmPI4K5 和 ZmPI4K13 的表达,表现为组成性表达模式,不同 PI4Ks 成员在各组织的表达量差异较大。

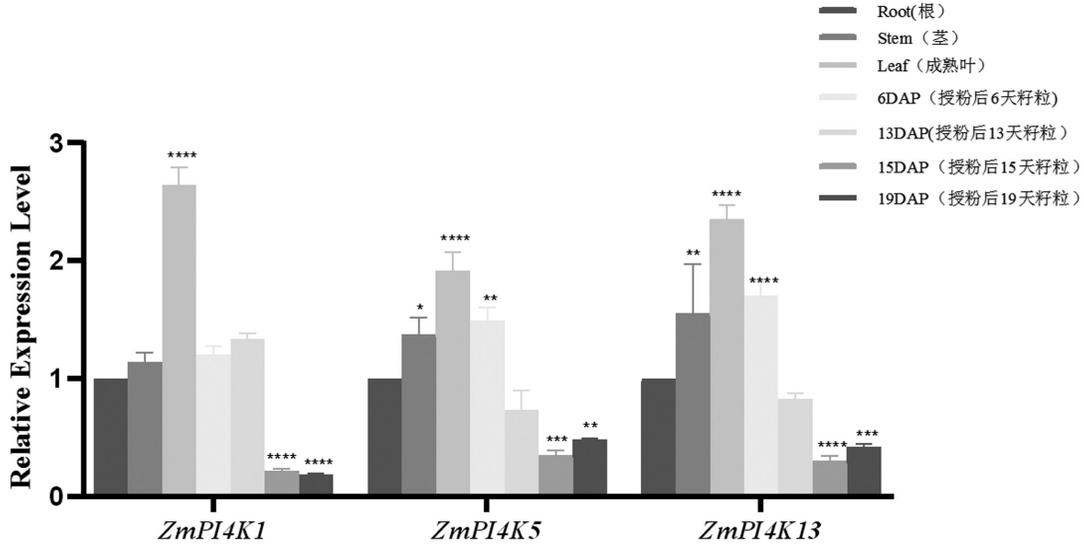
ZmPI4K1、ZmPI4K5 和 ZmPI4K13 均在成熟叶片中具有高表达,且 ZmPI4K5 和 ZmPI4K13 在早期发育的子粒中(授粉后 6 d)表达量显著高于子粒发育的中晚期(授粉后 15 d 和 19 d)。

2.6 玉米 PI4K 基因家族启动子中顺式作用元件分析

为了进一步探索 ZmPI4Ks 基因的功能和调控模

式,对13个玉米 *ZmPI4Ks* 基因进行顺式作用元件分析(图5)。*ZmPI4Ks* 成员均具有多个顺式作用元件,且不同基因之间差异较大。大部分的 *ZmPI4Ks* 基因发现具有响应激素的作用元件,如茉莉酸(JA)、生长

素(IAA)、脱落酸(ABA)等激素响应元件,这暗示着 *ZmPI4K* 家族可能与植物的生长发育存在联系。同时还发现, *ZmPI4Ks* 成员可能响应环境胁迫,如部分基因存在低温、厌氧、光响应元件等。



注:图中*、**、***和****分别表示0.05、0.01、0.001和0.0001水平显著差异。下同。

Note: *, **, *** and **** indicate the significant difference at the level of 0.05, 0.01, 0.001 and 0.0001, respectively. The same below.

图4 玉米 *ZmPI4K1*、*ZmPI4K5*、*ZmPI4K13* 组织表达模式分析

Fig.4 Tissue expression pattern analysis of *ZmPI4K1*, *ZmPI4K5* and *ZmPI4K13*

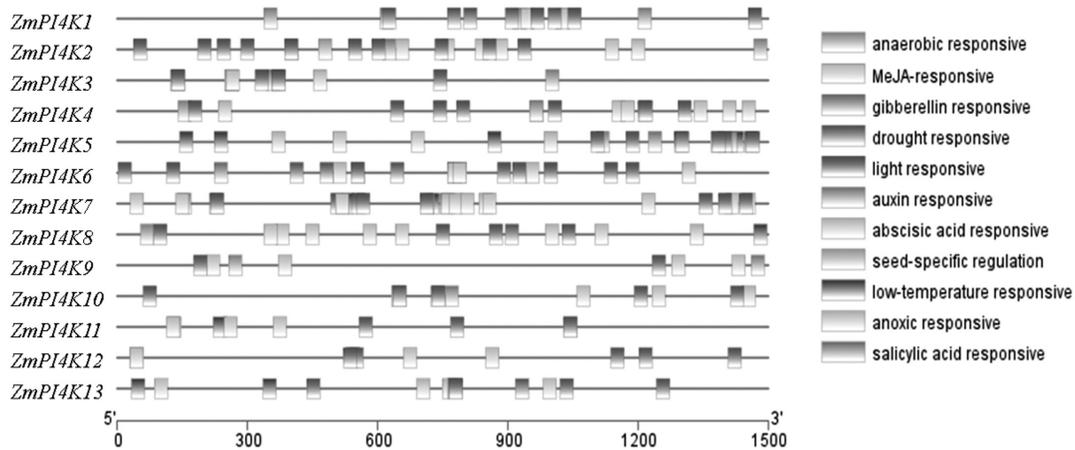


图5 玉米 PI4K 基因家族顺式作用元件分析

Fig.5 Putative regulatory cis-elements in maize PI4K family gene

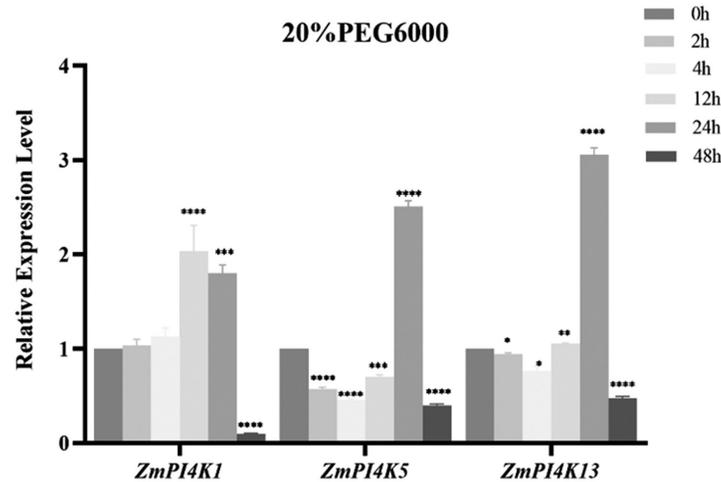
2.7 干旱胁迫下 *ZmPI4K1*、*ZmPI4K5*、*ZmPI4K13* 的表达模式分析

顺式作用元件分析表明, *ZmPI4Ks* 上游启动子中存在非生物胁迫响应元件。为了进一步探索 *ZmPI4Ks* 在干旱胁迫中是否发挥作用,在3个亚家族中各选择1个基因进行qPCR验证其表达情况,结果见图6。在胁迫处理下, *ZmPI4K1*、*ZmPI4K5*、*ZmPI4K13* 均被干旱胁迫诱导表达,其中, *ZmPI4K1* 在12 h达到最高水平,达到未处理水平的2.04倍; *Zm-*

PI4K5、*ZmPI4K13* 在24 h达到最高值,分别达到未处理的2.51倍和3.06倍。

2.8 玉米 *ZmPI4K1* 互作蛋白分析

为进一步探究 *ZmPI4K1* 基因的作用机制,预测了 *ZmPI4K1* 的互作蛋白,结果见表2。 *ZmPI4K1* 可能与磷脂酰肌醇4-激酶 $\alpha 1$ 、ABC转运蛋白、磷脂酰肌醇合酶等存在互作关系,预测 *ZmPI4K1* 与这些蛋白互作调控植物体内脂质合成及转运进而调控植物响应非生物胁迫。

图6 玉米 *ZmPI4K1*、*ZmPI4K5*、*ZmPI4K13* 在干旱胁迫的表达分析Fig.6 Expression analysis of *ZmPI4K1*, *ZmPI4K5* and *ZmPI4K13* under osmotic stress表2 玉米 *ZmPI4K1* 互作蛋白分析Table 2 Analysis of *ZmPI4K1* interaction protein in maize

互作基因 Interaction gene	基因描述 Gene description	氨基酸长度(aa) Amino acid length	互作系数 Interaction coefficient
<i>GRMZM2G114162</i>	磷脂酰肌醇4-激酶 α 1	1 936	0.860
<i>GRMZM2G446108</i>	线粒体甘油-3-磷酸脱氢酶SDP6	629	0.808
<i>GRMZM2G145446</i>	ABC转运蛋白C家族成员8	305	0.677
<i>GRMZM2G087850</i>	磷脂酰肌醇合酶2	215	0.656
<i>GRMZM2G110646</i>	磷脂酰肌醇合酶	215	0.656
<i>GRMZM2G105570</i>	ABC转运蛋白F家族蛋白1	705	0.614
<i>GRMZM5G831486</i>	磷脂酰肌醇-4,5磷酸激酶1	137	0.612
<i>GRMZM2G103721</i>	磷脂酰肌醇3-激酶	803	0.593
<i>GRMZM2G317382</i>	钾通道KAT3	1 594	0.591

3 结论与讨论

本研究全基因组水平共鉴定13个玉米 *Zm-PI4Ks* 成员,通过系统进化分析,将玉米 *ZmPI4Ks* 分为II型和III型,II型为 γ 亚家族,III型包括 α 和 β 亚家族。根据motif、基因结构、蛋白质的理化性质分析发现,同属于1个亚家族的基因具有一定的相似性。亚细胞定位和组成性表达模式显示,玉米 *Zm-PI4Ks* 主要定位于细胞核和叶绿体且在不同组织中均有表达,暗示该家族成员可能参与植物的生长发育过程^[10]。如拟南芥 *AtPI4K α 1* 在调控叶绿体分裂中发挥重要作用, *AtPI4K α 1* 与质体分裂蛋白1(*AtPVD1*)和质体分裂蛋白2(*AtPVD2*)相互作用,进而调控叶绿体的分裂^[11]。 *AtPI4K γ 2* 通过与E3连接酶(*AtMIEL1*)作用调节植物体内生长素的合成以及根系的发育^[12]。 *AtPI4KII β 1* 和 *AtPI4KII β 2* 功能的丧失诱导侧根原基的形成和向液泡的内吞运输^[13]。

对玉米 *ZmPI4Ks* 的13个成员的顺式作用元件和胁迫诱导下表达模式分析,结果显示, *ZmPI4Ks* 家族成员存在植物激素胁迫响应元件和环境胁迫响应元件。在干旱胁迫胁迫诱导下, *ZmPI4K1*、*ZmPI4K5*、*ZmPI4K13* 表达量增加,表明 *ZmPI4K* 家族部分成员响应干旱胁迫。 *TaPI4KII γ* 是 *ZmPI4K1* 的同源基因,在拟南芥中过表达 *TaPI4KII γ* 提高了对于盐胁迫和干旱胁迫的耐受性^[14]。过表达 *AtPI4K γ 3* 增强了拟南芥对于盐胁迫和ABA的耐受性,且延迟了拟南芥的开花时间^[14],推测 *ZmPI4Ks* 成员在抵御非生物胁迫方面也具有类似的作用。

通过对 *ZmPI4K1* 的互作蛋白预测,大部分互作蛋白为脂质合成及转运相关蛋白同时参与植物生长发育和盐旱胁迫的响应。如 *ATSDP6* 编码1种线粒体黄素腺嘌呤二核苷酸依赖性甘油-3-P脱氢酶,它是拟南芥甘油分解代谢和萌发后幼苗生长所必需的^[16]。ABC转运蛋白是最大的真核蛋白家族之一,

在干旱和盐胁迫的处理条件下, *AtABCG36*转基因拟南芥比野生型具有更重的鲜重和更低的 Na^+ 含量, 表明过表达 *AtABCG36* 提高了植株对干旱和盐胁迫的耐受性^[17]。 *OsKATI* 通过参与维持盐胁迫下细胞溶质中阳离子动态平衡, 提高了水稻对盐胁迫的耐受性^[18]。因此 *ZmPI4K1* 可能与互作蛋白相互作用来参与植物生长发育以及响应非生物胁迫。

本研究通过生物信息学的方法在玉米数据库中鉴定出 13 个玉米 *ZmPI4K* 家族成员, 通过系统进化将其划分为 3 个亚家族 (γ 、 β 、 α), 且同属于 1 个亚家族的成员 motif、基因结构相似。13 个 *ZmPI4Ks* 成员在玉米的 10 条染色体中随机分布。组织表达分析表明, *ZmPI4Ks* 在玉米的不同组织均有表达, 暗示该家族可能在玉米生长过程中发挥重要作用。顺式作用元件分析和诱导表达显示, *ZmPI4Ks* 家族可能参与植物生长发育并且响应植物的非生物胁迫。根据互作蛋白推测, *ZmPI4K1* 可能通过与其互作蛋白相互作用进而发挥生物学功能。

参考文献:

- [1] JUNG J Y, KIM Y W, KWAK J M, et al. Phosphatidylinositol 3- and 4-phosphate are required for normal stomatal movements[J]. *Plant Cell*, 2002, 14(10): 2399-2412.
- [2] 李莉, 井文, 章文华. 植物细胞中磷酸肌醇和磷脂酶 C 介导的信号转导[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(10): 1590-1596.
LI L, JING W, ZHANG W H. Signal transduction by phosphoinositides and phospholipase C in plant cells[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(10): 1590-1596. (in Chinese)
- [3] BALLA T. Phosphoinositides: tiny lipids with giant impact on cell regulation[J]. *Physiological Reviews*, 2013, 93(3): 1019-1137.
- [4] XUE H W, PICAL C, BREARLEY C, et al. A plant 126- kDa phosphatidylinositol 4- kinase with a novel repeat structure. Cloning and functional expression in baculovirus- infected insect cells[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 1999, 274(9): 5738-5745.
- [5] ENDEMANN G, DUNN S N, CANTLEY L C. Bovine brain contains two types of phosphatidylinositol kinase[J]. *Biochemistry*, 1987, 26(21): 6845-6852.
- [6] MUELLER-ROEBER B, PICAL C. Inositol phospholipid metabolism in arabidopsis. Characterized and putative isoforms of inositol phospholipid kinase and phosphoinositide-specific phospholipase C [J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(1): 22-46.
- [7] TANG Y, ZHAO C Y, TAN S T, et al. Arabidopsis type II Phosphatidylinositol 4- Kinase *PI4K γ 5* regulates auxin biosynthesis and leaf margin development through interacting with Membrane-Bound transcription factor *ANAC078*[J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12(8), e1006252.
- [8] DELAGE E, RUELLAND E, GUILLAS I, et al. Arabidopsis type-III phosphatidylinositol 4-kinases β 1 and β 2 are upstream of the phospholipase C pathway triggered by cold exposure[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2012, 53(3): 565-576.
- [9] LIU H W, SHI R F, WANG X F, et al. Cloning of a phosphatidylinositol 4-kinase gene based on fiber strength transcriptome QTL mapping in the cotton species *Gossypium barbadense*[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2012, 11(3): 3367- 3378.
- [10] 曹丽茹, 王国瑞, 张新, 等. 玉米 HSP90 基因家族的全基因组鉴定与分析[J]. *作物杂志*, 2021(5): 28-34.
CAO L R, WANG G R, ZHANG X, et al. Genome-wide identification and analysis of HSP90 gene family in maize[J]. *Crops*, 2021(5): 28-34. (in Chinese)
- [11] OKAZAKI K, MIYAGISHIMA S Y, WADA H. Phosphatidylinositol 4-phosphate negatively regulates chloroplast division in Arabidopsis[J]. *Plant Cell*, 2015, 27(3): 663-674.
- [12] ZHAO C Y, XUE H W. *PI4K γ 2* Interacts with E3 ligase *MIEL1* to regulate auxin metabolism and root development[J]. *Plant Physiology*, 2020, 184(2): 933-944.
- [13] RUBILAR-HERNÁNDEZ C, OSORIO-NAVARRO C, CABELLO F, et al. *PI4KIII β* Activity regulates lateral root formation driven by endocytic trafficking to the vacuole[J]. *Plant Physiology*, 2019, 181(1): 112-126.
- [14] LIU P, XU Z S, LU P P, et al. A wheat *PI4K* gene whose product possesses threonine autophosphorylation activity confers tolerance to drought and salt in Arabidopsis[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(10): 2915-2927.
- [15] AKHTER S, UDDIN M N, JEONG I S, et al. Role of Arabidopsis *At-PI4K γ 3*, a type II phosphoinositide 4-kinase, in abiotic stress responses and floral transition[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(1): 215-230.
- [16] QUETTIER A L, SHAW E, EASTMOND P J. SUGAR-DEPENDENT6 encodes a mitochondrial flavin adenine dinucleotide-dependent glycerol- 3- p dehydrogenase, which is required for glycerol catabolism and post germinative seedling growth in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology*, 2008, 148(1): 519-528.
- [17] KIM D Y, JIN J Y, ALEJANDRO S, et al. Overexpression of *AtABCG36* improves drought and salt stress resistance in Arabidopsis[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 139(2): 170-180.
- [18] OBATA T, KITAMOTO H K, NAKAMURA A, et al. Rice shaker potassium channel *OsKATI* confers tolerance to salinity stress on yeast and rice cells[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(4): 1978-1985.

(责任编辑: 朴红梅)