

## 刺五加 *PsbP* 基因的鉴定、适应性进化及分子动力学模拟

焦孟赢<sup>1</sup>, 李 畅<sup>1</sup>, 赵雪颖<sup>1</sup>, 马嘉程<sup>1</sup>, 崔亚奇<sup>1</sup>, 刘 鹏<sup>1</sup>, 刘颖硕<sup>2\*</sup>, 邢朝斌<sup>1\*</sup>

1. 华北理工大学生命科学院, 河北 唐山 063210

2. 华北理工大学冀唐学院, 河北 唐山 063210

**摘要:** 目的 筛选刺五加 *Eleutherococcus senticosus* 中的 *PsbP* 基因 (*EsPsbP* 基因), 分析其进化特征, 研究 *EsPsbP* 蛋白与 *PsbQ* 蛋白的结合方式, 探究其在不同光照下的表达量。方法 根据刺五加基因组数据筛选得到 *EsPsbP* 基因, 并对其进行生物信息学、适应性进化分析和分子动力学模拟, 根据转录组测序结果探究 *EsPsbP* 在不同光照下的表达量。结果 共筛选得到了 16 个 *EsPsbP* 基因并将其分为了 A~I 共 9 组。在刺五加种内与刺五加和龙牙楸木 *Aralia elata* 间共得到了 21 对共线性基因对, 并且基因对的  $K_a/K_s$  均小于 1。*EsPsbP* 基因没有正选择位点。*EsPsbP* 基因启动子中存在大量光响应元件、激素响应元件和干旱响应元件。分子动力学模拟发现 *PsbQ* 蛋白优先与 A 组的 *EsPsbP* 蛋白进行结合。转录组数据显示, 不同光质照射后, 有 9 个 *EsPsbP* 产生了差异表达。结论 刺五加的 16 条 *EsPsbP* 基因在进化中主要受到纯净选择, 这有助于维持基因的稳定性。基因结构特征的分化可能导致 *EsPsbP* 与 *PsbQ* 蛋白结合能力及对光质变化反应的差异, 这些特性可能与五加的生理适应及药材品质形成相关, 为进一步研究其功能奠定了基础。

**关键词:** 刺五加; *PsbP* 基因; 适应性进化; 分子对接; 分子动力学模拟

中图分类号: R282.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2025)01-0248-11

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2025.01.024

## Identification, adaptive evolution and molecular dynamics simulation of *PsbP* gene of *Eleutherococcus senticosus*

JIAO Mengying<sup>1</sup>, LI Chang<sup>1</sup>, ZHAO Xueying<sup>1</sup>, MA Jiacheng<sup>1</sup>, CUI Yaqi<sup>1</sup>, LIU Peng<sup>1</sup>, LIU Yingshuo<sup>2</sup>, XING Zhaobin<sup>1</sup>

1. College of Life Science, North China University of Science and Technology, Tangshan 063210, China

2. Jitang College, North China University of Science and Technology, Tangshan 063210, China

**Abstract: Objective** To screen the *EsPsbP* gene in *Eleutherococcus senticosus*, analyse its evolutionary characteristics, study the binding mode of *EsPsbP* protein and *PsbQ* protein, and explore its expression under different light. **Methods** The *EsPsbP* genes were screened and obtained based on the genomic data of *E. senticosus* and were subjected to bioinformatics, adaptive evolutionary analyses and molecular dynamics simulations, and the expression of *EsPsbP* under different light conditions was investigated based on the results of transcriptome sequencing. **Results** A total of 16 *EsPsbP* genes were screened and classified into nine groups, A—I. A total of 21 covariate gene pairs were obtained within *E. senticosus* and between *E. senticosus* and *Aralia elata*, and the  $K_a/K_s$  of the gene pairs were all less than 1. There was no positively selected site in *EsPsbP* gene, and a large number of light-responsive, hormone-responsive, and drought-responsive elements existed in the promoter of *EsPsbP* gene. Molecular dynamics simulations revealed that *PsbQ* proteins preferentially bound to *EsPsbP* proteins in group A. Transcriptomic data showed that nine *EsPsbPs* were differentially expressed after different light quality irradiation. **Conclusion** A total of 16 *EsPsbP* genes of *E. senticosus* have been subjected to predominantly pure selection during evolution, which has helped to maintain gene stability. The divergence of structural features of the genes may lead to differences in the binding capacity of *EsPsbP* and *PsbQ* proteins and the response to light quality changes, and these characteristics may be related to the physiological adaptations of *E. senticosus* and the formation of medicinal herb quality, which lays

收稿日期: 2024-08-05

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (32470398); 河北省中央引导地方科技发展资金 (236Z2501G); 河北省自然科学基金生物医药联合基金 (H2020209302)

作者简介: 焦孟赢 (2002—), 男, 硕士研究生, 研究方向为生物信息在药用植物中的应用。

\*通信作者: 邢朝斌 (1975—), 男, 教授, 研究方向为分子生药学。Tel: (0315)8805590 Fax: (0315)8805590 E-mail: xingzhaobin@ncst.edu.cn  
刘颖硕 (1983—), 女, 副教授, 研究方向为生物制药工程。E-mail: liuyingshuo3@163.com

the foundation for further research on its function.

**Key word:** *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim.; *PsbP* gene; adaptive evolution; molecular docking; molecular dynamics simulation

刺五加 *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. 又称西伯利亚人参, 是一种适应原样药物, 与人参 *Panax ginseng* C. A. Mey.、三七 *P. notoginseng* (Burk.) F. H. Chen 同属于五加科 (Araliaceae), 是我国珍贵的药用植物<sup>[1]</sup>。刺五加含有多种生物活性物质, 如苷类 (刺五加苷 B、刺五加苷 E、芝麻素等)<sup>[2]</sup>、黄酮类 (金丝桃苷、槲皮素、芦丁等)、香豆素类和多糖等<sup>[3]</sup>。刺五加具有增强记忆力<sup>[4]</sup>、提高自身免疫力、保护神经系统<sup>[5]</sup>、抗氧化、改善肾功能和安神等功能<sup>[6]</sup>。

光系统II (photosystem II, PSII) 是一种位于类囊体膜中的多亚基蛋白质复合物<sup>[7]</sup>, 可催化光驱动的电子从水转移到质体醌 (plastoquinone, PQ)<sup>[8]</sup>, 是光合作用中的重要组成部分。而 *PsbP* 蛋白与 *PsbO* 和 *PsbQ* 蛋白一起形成了高等植物和绿藻 PSII 不可或缺的外在蛋白结构域<sup>[9]</sup>, 其中 *PsbP* 蛋白既可以与 *PsbO* 蛋白结合, 又是 *PsbQ* 蛋白与 PSII 结合所必需的<sup>[7]</sup>。*PsbP* 蛋白是 PSII 的类囊体管腔亚基, 是一种核编码蛋白质<sup>[10]</sup>。该蛋白家族包括原型 *PsbP* 蛋白 (高等植物的 PSII 的外部亚基), 2 个 *PsbP* 样蛋白 (PPL 蛋白) 和 7 个 *PsbP* 结构域蛋白 (PPD 蛋白)<sup>[11]</sup>。此外, 在原核生物蓝藻和绿色氧细菌中, 存在一种 *PsbP* 蛋白成员 *CyanoP*<sup>[12]</sup>。*PsbP* 蛋白具有许多功能, *PsbP* 蛋白与类囊体膜的结合是光合作用稳定生产氧气所必须的, 这个过程会引起 *PsbP* 结构的变化。*PsbP* 的 N 端对这种构象变化的发生是必不可少的, 当 *PsbP* 蛋白在 N 末端被剥夺 15 个氨基酸时, 它不再能够改变膜的拓扑结构, 并且氧气的产生量急剧减少<sup>[13]</sup>, 并且如果敲除 *PsbP* 基因则会导致类囊体结构异常<sup>[14]</sup>。*PsbP* 蛋白还具有一个非常重要的功能就是控制水氧化的 2 个辅助因子  $Ca^{2+}$  和  $Cl^-$  的浓度<sup>[15]</sup>。目前拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.<sup>[10]</sup>、水稻 *Oryza sativa* L.<sup>[14]</sup>、烟草 *Nicotiana tabacum* L.<sup>[16]</sup> 等植物种都对 *PsbP* 蛋白进行了分析, 但在刺五加中还未有相关报道。

本研究将着重探究刺五加中 *EsPsbP* 基因家族的成员构成和结构差异情况, 通过染色体定位、共线性和压力选择分析, 来推断 *EsPsbP* 在刺五加中的扩张情况。探究 *EsPsbP* 基因家族存在的保守结

构域, 基因结构和进化关系, 通过分子对接和分子动力学模拟来分析 *EsPsbP* 蛋白与 *PsbQ* 蛋白之间的相互作用, 最后, 利用的转录组测序数据分析了 *EsPsbP* 基因在不同光质下的表达。为后续 *EsPsbP* 基因的功能鉴定和利用提供参考。

## 1 材料

刺五加样本采自河北省承德市雾灵山国家级自然保护区, 经华北理工大学邢朝斌教授鉴定为五加科植物刺五加 *E. senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim.。

## 2 方法

### 2.1 *EsPsbP* 基因的生物信息学分析

通过隐马尔可夫模型 (PF01789) 和 Blast 比对在刺五加的基因组测序数据<sup>[17]</sup>中筛选刺五加的全部 *EsPsbP* 基因, 并对其发育和进化分析。利用 ExPASy (<https://web.expasy.org/protparam/>) 对 *EsPsbP* 蛋白的基本理化性质进行分析。利用 TBtools 对 *EsPsbP* 基因家族进行染色体定位和物种内共线性分析。从龙牙楸木 *Aralia elata* (Miq.) Seem. 的基因组测序数据<sup>[18]</sup>中筛选出其 *AePsbP* 基因, 进而将刺五加与龙牙楸木的 *PsbP* 进行物种间的共线性分析<sup>[19]</sup>。使用 TBtools 的 Simple  $K_a/K_s$  Calculator 计算共线性基因对的非同义替换 ( $K_a$ )、同义替换 ( $K_s$ ) 和  $K_a/K_s$  值。 $K_a/K_s$  的值大于 1 表示正选择,  $K_a/K_s$  的值等于 1 表示中性选择,  $K_a/K_s$  的值小于 1 表示纯净选择<sup>[20]</sup>。通过 NCBI 中的 CDD 工具分析刺五加 *EsPsbP* 蛋白的结构功能域, 再利用 MEME (<https://meme-suite.org/meme/>) 对 *EsPsbP* 蛋白进行保守基序的预测分析<sup>[21]</sup>。使用在线网站 PLANTCARE 预测 *EsPsbP* 基因的顺式作用元件<sup>[19]</sup>。

### 2.2 *EsPsbP* 基因家族的进化选择和正选择位点分析

根据 Jiao 等<sup>[21]</sup>的方法, 对 *EsPsbP* 基因家族进行适应性进化分析, 通过估算核苷酸序列非同义替换率 (dN) 与同义替换率 (dS) 的比值 ( $\omega$ ) 来推测 *EsPsbP* 基因家族的进化趋势与所经受到的选择压力<sup>[21]</sup>。使用 Comdelc 程序<sup>[22]</sup>的位点模型对 *EsPsbP* 基因在进化过程中所受到的选择压力进行分析。位点模型假设不同位点的  $\omega$  值不同, 但进化树上各分支  $\omega$  值相同<sup>[23]</sup>。

### 2.3 EsPsbP 蛋白与 PsbQ 蛋白的分子对接及分子动力学模拟

在 PDB 数据库 (<https://www.rcsb.org/>) 中下载 PsbQ 蛋白 (PDB DOI: <https://doi.org/10.2210/pdb2MWQ/pdb>) 的 3D 模型。将转录组中表达的 *EsPsbP* 蛋白与 PsbQ 蛋白在 GRAMM 中进行分子对接, 并选择结合能最低的 3 组分子对接模型。使用 GROMACS 2023.2<sup>[24]</sup> 对这 3 组分子对接模型进行 100 ns 的全原子分子动力学 (MD) 模拟, 计算均方根偏差 (root mean square deviation, RMSD) 和根均方波动 (root mean square fluctuation, RMSF) 来分析分子动力学轨迹<sup>[25]</sup>。

### 2.4 不同光质处理下 *EsPsbP* 基因的表达分析

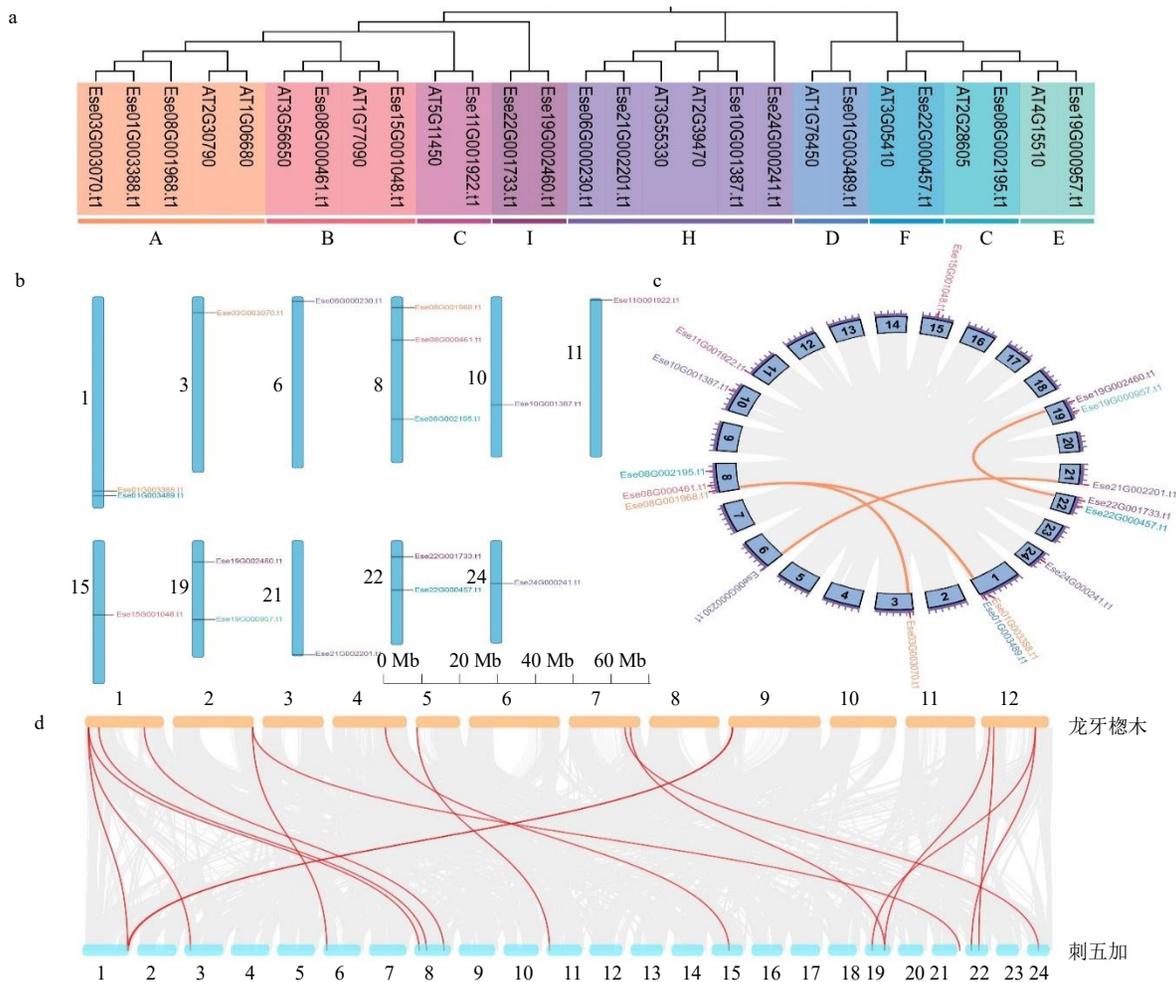
根据不同光质条件下刺五加的转录组测序数

据 (PRJNA1031420), 通过 Blast 将基因组中鉴定到的 *EsPsbP* 基因对应到转录组测序数据中。根据转录组测序的结果, 分析不同光质处理下刺五加 *EsPsbP* 基因的表达情况, 并通过不同光质条件下 *EsPsbP* 基因的 FPKM 值, 绘制差异表达基因的表达热图<sup>[21]</sup>。

## 3 结果与分析

### 3.1 *EsPsbP* 基因家族的鉴定及理化性质分析

在刺五加的基因组中共鉴定得到 16 个 *EsPsbP* 基因。根据 Sato 等<sup>[14]</sup> 的分类方法将刺五加和拟南芥的 PsbP 蛋白构建系统进化发育树 (图 1-a), 发现刺五加的 16 个 *EsPsbP* 基因被分为 9 个组, 其中有 2 个 *EsPsbP* 基因没有和拟南芥的 *AtPsbP* 基因聚类在一起而是单独成为 1 个分枝, 被定义为 I 组。在



a-刺五加 *EsPsbP* 的系统进化发育树; b-*EsPsbP* 基因的染色体定位; c-*EsPsbP* 基因家族的物种内共线性分析; d-刺五加和龙牙楸木 *PsbP* 的物种间共线性分析 (红色表示 *PsbP* 共线性基因, 灰色表示其他共线性基因); A~I-*EsPsbP* 基因的 9 个分组。

a-phylogenetic developmental tree of *EsPsbP* in *E. senticosus*; b-chromosomal localisation of *EsPsbP* genes; c-intraspecific covariance analysis of *EsPsbP* gene family; d-interspecific covariance analysis of *EsPsbP* in *E. senticosus* and *A. elata*. Red indicates *PsbP* covariate genes and grey indicates other covariate genes. A~I-9 groups of *EsPsbP* genes.

图 1 刺五加 *EsPsbP* 基因家族的系统进化发育、染色体定位和共线性分析

Fig. 1 Phylogenetic development, chromosomal localisation and covariance analysis of *EsPsbP* gene family

这9个组中，H组所含的基因数量最多，有4个；A组和B组次之，分别含有3个和2个；其余各组中都只含有1个*EsPsbP*基因。接着本课题组对这16个*EsPsbP*蛋白进行了理化性质分析（表1），刺五加*EsPsbP*蛋白的氨基酸数目在215~593个变化，平均氨基酸数目为282个，氨基酸数目最多的是Ese19G000957.t1（593个），最少的是Ese06G000230.t1（215个）；这些蛋白的相对分子质量介于23 600~66 000，平均相对分子质量为

31 000；68.8%的*EsPsbP*蛋白的等电点 $>7$ ，为碱性蛋白，仅有5个蛋白是酸性蛋白；此外，对16个*EsPsbP*蛋白的不稳定指数分析发现，有6个*EsPsbP*蛋白不稳定系数小于40，为稳定蛋白，其余10个*EsPsbP*蛋白为不稳定蛋白；根据亲水性平均值（GRAVY）的分析发现，有15个*EsPsbP*蛋白的亲水性平均值小于0，为亲水性蛋白，仅有1个*EsPsbP*蛋白（Ese08G002195.t1）的亲水性平均值 $>0$ ，说明*EsPsbP*是亲水性蛋白。

表1 *EsPsbP*蛋白的理化性质Table 1 Physicochemical properties of *EsPsbP* protein

ID	数量/aa	相对分子质量	PI	不稳定指数	GRAVY
Ese08G001968.t1	266	28 880	8.95	36.37	-0.355
Ese03G003070.t1	262	27 880	8.81	31.23	-0.260
Ese01G003388.t1	262	27 960	8.61	29.23	-0.301
Ese08G000461.t1	270	29 250	8.43	54.50	-0.208
Ese15G001048.t1	272	30 000	6.99	42.61	-0.205
Ese06G000230.t1	215	23 660	6.44	47.15	-0.181
Ese24G000241.t1	248	27 020	8.94	37.26	-0.036
Ese22G001733.t1	237	25 610	5.61	31.42	-0.455
Ese19G002460.t1	245	26 430	5.28	33.88	-0.341
Ese01G003489.t1	263	28 910	6.45	45.29	-0.322
Ese10G001387.t1	348	39 070	9.17	45.66	-0.234
Ese11G001922.t1	264	29 810	9.18	47.71	-0.392
Ese19G000957.t1	593	66 010	7.56	52.94	-0.157
Ese21G002201.t1	240	26 470	8.77	49.31	-0.255
Ese22G000457.t1	285	31 380	8.65	54.35	-0.167
Ese08G002195.t1	252	28 100	8.84	44.49	-0.031

### 3.2 *EsPsbP*基因的染色体定位及共线性分析

16个*EsPsbP*基因不均匀的分布在刺五加的11条染色体上（图1-b），大部分染色体上只分布有1个*EsPsbP*基因，而1、19、22号染色体上分布着2个基因，8号染色体上分布最多，有3个*EsPsbP*基因（Ese08G001968.t1、Ese08G000461.t1和Ese08G002195.t1），分别属于A、B、E组成员。并且同一组中的*EsPsbP*基因都分布在不同的染色体上。刺五加物种内基因共线性分析的结果显示（图1-c），*EsPsbP*基因家族中存在4对共线性基因对，并且有2个共线性基因对属于A组（Ese01G003388.t1和Ese08G001968.t1基因对与Ese03G003070.t1和Ese08G001968.t1基因对）。为了研究刺五加与其近缘种之间*PsbP*基因家族的进化关系，选择了已经完成基因组测序的龙牙櫟木与

刺五加进行物种间共线性分析。结果显示（图1-d），在刺五加和龙牙櫟木之间共鉴定到17对共线性*PsbP*基因，除Ese10G001387.t1外，其余15个*PsbP*基因都在龙牙櫟木中有对应的基因。这17个共线性*PsbP*基因对在刺五加8号染色体与龙牙櫟木1号染色体上的分布最多，有3对。值得注意的是，与物种内共线性分析的结果相同，物种间共线性基因对最多的组也是A组，有4对。为了探究刺五加*EsPsbP*基因在进化过程中的选择压力，本研究采用了共线性基因对的 $K_a/K_s$ 值来评估基因在进化过程中受到的选择压力（表2）。一般来说， $K_a/K_s < 1$ 、 $K_a/K_s = 1$ 和 $K_a/K_s > 1$ 表明基因相应地处于纯化、中性和正选择状态。21个*EsPsbP*的共线性基因对的 $K_a/K_s$ 值均 $< 1$ ，表明这些*EsPsbP*基因是在纯化选择的压力下进化的。

表2 *EsPsbP* 基因重复对的  $K_a/K_s$  分析

Table 2  $K_a/K_s$  analysis of *EsPsbP* gene repeat pairs

序列1	序列2	$K_a$	$K_s$	$K_a/K_s$
<i>Ese01G003388.t1</i>	<i>Ese08G001968.t1</i>	0.081 342	0.354 906	0.229 192
<i>Ese19G002460.t1</i>	<i>Ese22G001733.t1</i>	0.039 148	0.217 672	0.179 847
<i>Ese21G002201.t1</i>	<i>Ese06G000230.t1</i>	0.057 867	0.174 069	0.332 434
<i>Ese03G003070.t1</i>	<i>Ese08G001968.t1</i>	0.090 898	0.388 099	0.234 212
<i>Ese01G003388.t1</i>	<i>Ae1G00444.1</i>	0.062 546	0.257 256	0.243 128
<i>Ese01G003388.t1</i>	<i>Ae09G00409.1</i>	0.013 602	0.117 889	0.115 379
<i>Ese01G003489.t1</i>	<i>Ae09G00350.1</i>	0.044 633	0.161 419	0.276 504
<i>Ese11G001922.t1</i>	<i>Ae05G00053.1</i>	0.026 842	0.092 645	0.289 723
<i>Ese15G001048.t1</i>	<i>Ae04G01240.1</i>	0.024 576	0.109 936	0.223 545
<i>Ese19G000957.t1</i>	<i>Ae07G01460.1</i>	0.150 656	0.543 403	0.277 246
<i>Ese19G000957.t1</i>	<i>Ae12G00417.1</i>	0.141 478	0.338 234	0.418 285
<i>Ese19G002460.t1</i>	<i>Ae12G01338.1</i>	0.016 905	0.179 590	0.094 130
<i>Ese21G002201.t1</i>	<i>Ae02G03341.1</i>	0.036 241	0.097 931	0.370 070
<i>Ese22G000457.t1</i>	<i>Ae12G00597.1</i>	0.042 696	0.212 451	0.200 969
<i>Ese22G001733.t1</i>	<i>Ae12G01338.1</i>	0.031 639	0.158 564	0.199 535
<i>Ese24G000241.t1</i>	<i>Ae07G01226.1</i>	0.037 045	0.073 923	0.501 121
<i>Ese03G003070.t1</i>	<i>Ae01G00444.1</i>	0.068 543	0.305 319	0.224 496
<i>Ese06G000230.t1</i>	<i>Ae02G03341.1</i>	0.041 040	0.112 309	0.365 424
<i>Ese08G001968.t1</i>	<i>Ae01G00444.1</i>	0.045 050	0.114 480	0.393 523
<i>Ese08G000461.t1</i>	<i>Ae01G01667.1</i>	0.025 271	0.101 942	0.247 896
<i>Ese08G002195.t1</i>	<i>Ae01G03082.1</i>	0.038 864	0.153 660	0.252 922

### 3.3 *EsPsbP* 基因的压力选择分析

为了确定 *EsPsbP* 基因中特定核苷酸位点经受多样选择的可能性,本课题组对 *EsPsbP* 基因的每个位点进行了选择压力分析(表3),并选择位点模型进行计算(表4)。结果表明,单比率模型 M0 和离散模型 M3 的 LRT 检验结果为  $P < 0.01$ 。说明备选假设模型 M3 成立, M3 优于 M0,说明各个位点存在选择压力的差异,但是由于 M3 的  $\omega_2 < 1$ ,说明不存在正选择位点。M1a 与 M2a 模型之间的 LRT 检验的结果为  $P = 0.741 71$ ,证明 M2a 不成立。在模型 M7 与 M8 的比较中, LRT 检验结果为  $P = 0.497 56$ ,证明模型 M8 不成立。位点模型的计算结果证明,在 *EsPsbP* 基因的进化过程中不存在正选择位点,即负选择占据着主导地位。

### 3.4 *EsPsbP* 蛋白的保守基序、保守结构域、基因结构分析

为了进一步探索刺五加中 *EsPsbP* 蛋白的保守性以及差异性,使用 MEME 基序搜索工具对 *EsPsbP* 中的保守基序进行分析。在这些 *EsPsbP* 蛋白中共鉴定到 6 个保守基序(motif 1~6,图 2-A),除 *Ese01G003489.t1* 蛋白外,其余 15 个 *EsPsbP* 蛋白都至少含有 2 个 motif,并且 motif 3 为 15 个 *EsPsbP*

表3 *PsbP* 基因的适应性进化分析

Table 3 Adaptive evolutionary analysis of *EsPsbP* genes

模型	参数	$\Delta \ln L$	参数估计值
M0	31	-8 269.460 640	$\omega = 0.212 26$
M1a	32	-8 351.927 508	$P_0 = 0.006 14, \omega_0 = 0.000 00$ $P_1 = 0.993 86, \omega_1 = 1.000 00$
M2a	34	-8 351.628 714	$P_0 = 0.006 13, \omega_0 = 0.000 00$ $P_1 = 0.965 93, \omega_1 = 1.000 00$ $P_2 = 0.027 93, \omega_2 = 3.436 65$
M3	35	-8 225.380 832	$P_0 = 0.006 09, \omega_0 = 0.000 00$ $P_1 = 0.209 52, \omega_1 = 0.089 74$ $P_2 = 0.784 39, \omega_2 = 0.263 22$
M7	32	-8 226.520 436	$P = 2.272 08, q = 7.368 93$
M8	34	-8 225.822 406	$P_0 = 0.975 88, P = 2.399 63,$ $q = 8.757 19, P_1 = 0.024 12,$ $\omega = 1.651 72$

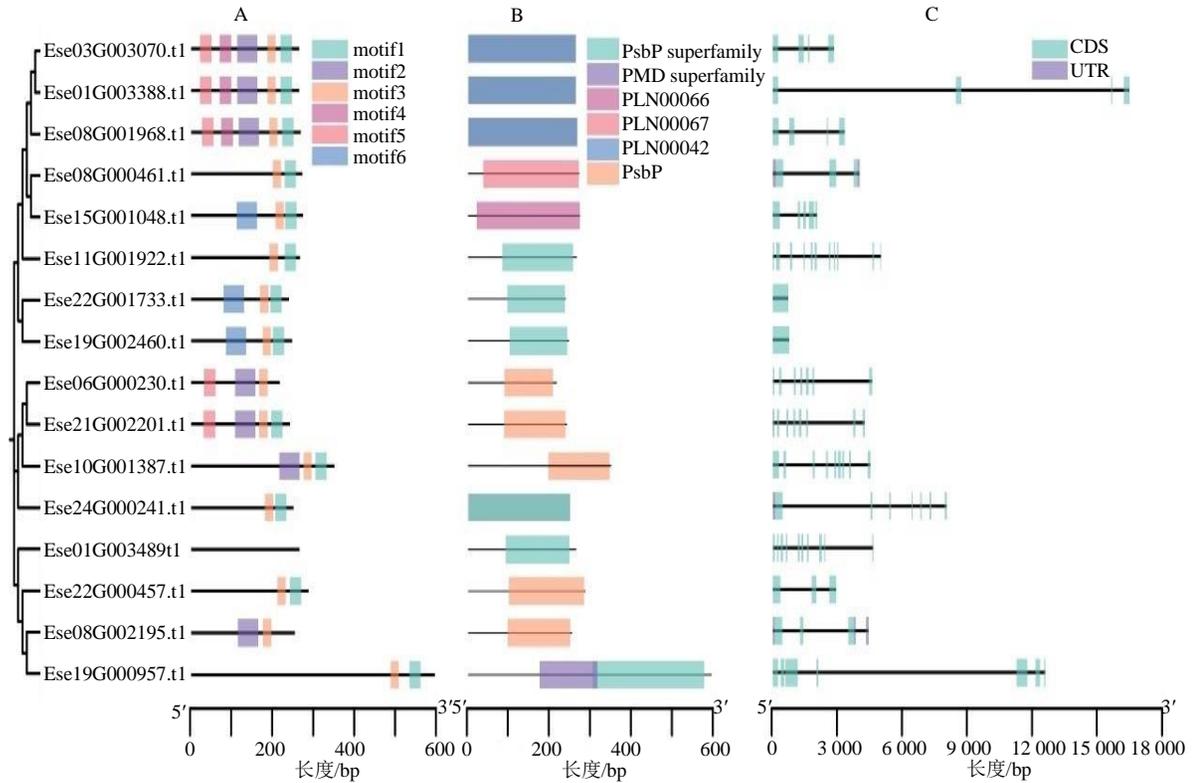
表4 LRT 检验结果

Table 4 LRT test results

模型比较	df	$2\Delta \ln L$	P 值
M0 vs M3	4	387.161 35	$< 0.010$
M1a vs M2a	2	4.279 75	0.741 71
M7 vs M8	2	0.000 538	0.497 56

蛋白所共有。刺五加中有 81.2%的 *EsPsbP* 蛋白含有 motif 1, 只有 3 个 *EsPsbP* 蛋白没有 motif 1, 分别是 Ese01G003489.t1、Ese06G000230.t1 和 Ese08G002195.t1 蛋白。将刺五加与拟南芥的 *PsbP* 中的 motif 3 和 motif 1 序列进行比对, 发现他们的序列基本一致, 因此推测 motif 3 和 motif 1 是刺五

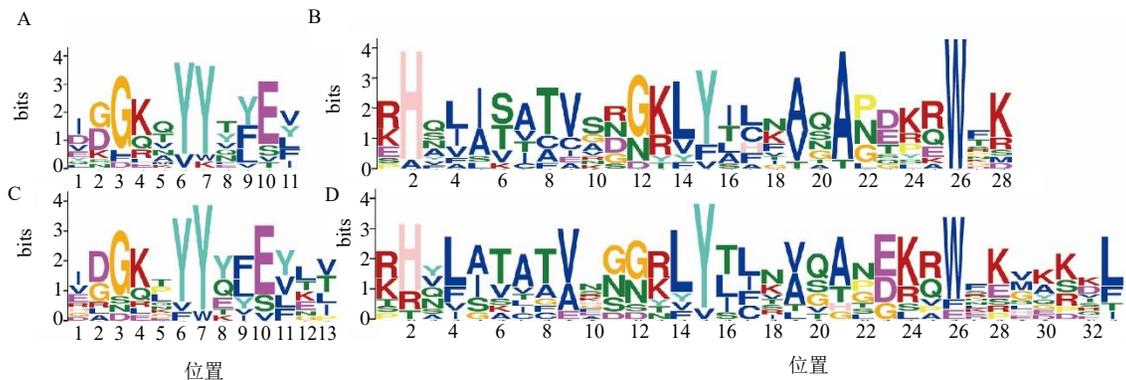
加和拟南芥中 *PsbP* 的共同保守基序 (图 3)。刺五加 *EsPsbP* 蛋白家族成员的保守结构域类型主要有 *PsbP* superfamily、*PsbP*、PLN00066 和 PLN00042 为主 (图 2-B), PLN00067 和 PMD superfamily 只出现了 1 次, 其中 PLN00066、PLN00067 和 PLN00042 属于 *PsbP* superfamily。在这 16 个蛋白中



A 为 *EsPsbP* 蛋白保守基序的分布; B 为 *EsPsbP* 蛋白的保守结构域; C 为 *EsPsbP* 的外显子-内含子结构。绿框表示外显子; 线表示内含子。  
A is distribution of conserved motifs of *EsPsbP* protein; B is conserved structural domains of *EsPsbP* protein; C is exon-intron structure of *EsPsbP*.  
Green boxes indicate exons; lines indicate introns.

图 2 *EsPsbP* 基因家族的保守基序、保守结构域和基因结构分析

Fig. 2 Conserved motifs, conserved domains and gene structure analysis of *EsPsbP* gene family



A 和 B 为 *EsPsbP* 的 motif 1 和 motif 3, C 和 D 为 *AtPsbP* 的 motif 1 和 motif 3。  
A and B are motif 1 and motif 3 of *EsPsbP*, C and D are motif 1 and motif 3 of *AtPsbP*.

图 3 *EsPsbP* 和 *AtPsbP* 的保守基序

Fig. 3 Conserved motifs of *EsPsbP* and *AtPsbP*

绝大部分蛋白只有 1 个保守结构域，但 *Ese19G000957.t11* 蛋白具有 PsbP superfamily 和 PMD superfamily 2 个结构域，推测 *Ese19G000957.t1* 蛋白可能具有 2 种不同的功能。为了进一步了解 *EsPsbP* 基因的结构特征，对其进行了基因结构分析（图 2-C），结果显示，*EsPsbP* 基因的长度大部分在 9 kb 之内，仅有 2 个基因的长度大于 9 kb，分别是 *Ese19G000957.t1* 和 *Ese01G003388.t1*。在这 16 个 *EsPsbP* 基因中共有 3 个基因含有 UTR 结构，其中 *Ese08G000461.t1* 和 *Ese08G002195.t1* 含有 5'UTR 和 3'UTR 结构，*Ese24G000241.t1* 只含有 5'UTR。有 87.5% 的 *EsPsbP* 基因含有内含子片段，仅有 2 个 *EsPsbP* 基因没有内含子，它们分别是 *Ese08G000461.t1* 和 *Ese15G001048.t1*，并且这 2 个基因都属于刺五加中特有的 I 组。

### 3.5 *EsPsbP* 基因启动子的顺式作用元件分析

除常见的顺式作用元件 TAAT-box、CAAT-box 外，刺五加 *EsPsbP* 基因的启动子中还含有 3 类主要的顺式作用元件，分别是响应光、干旱和激素的启动子顺式作用元件（图 4）。在这 3 类顺式作用元件中，响应光的顺式作用元件最多，包括 Box 4、G-Box、GT1-motif、MRE、ATC-motif、AE-box、ACE、AAAC-motif、ATCT-motif、MRE、Sp1、AT1-motif 和 3-AF1 binding site，其中 Box 4 分布最为广泛，除 *Ese01G003388.t1* 外，其余 15 个基因的启动子中都有分布；在这 16 个基因中 *Ese03G003070.t1* 基因的启动子光响应元件种类最多，有 6 种。而在 *Ese08G000461.t1* 中仅有 Box 4 一种光响应元件。3

类顺式作用元件中响应干旱的顺式作用元件最少，仅有 MBS 一种，分布在 9 个 *EsPsbP* 基因中，并且除 C、D 和 G 组外，其余 6 组中至少都有 1 个 *EsPsbP* 基因的启动子含有干旱响应元件。

### 3.6 *EsPsbP* 与 *EsPsbPQ* 蛋白的分子对接及分子动力学模拟

将刺五加的 *EsPsbP* 蛋白与 PsbQ 蛋白分别进行分子对接，发现 *EsPsbP* 与 PsbQ 蛋白的结合主要是通过氢键和盐桥来结合的，并且 16 组分子对接模型中结合能最大是 -23.84 kJ/mol（表 5），说明这 16 组对接模型结果是可行。接着选出结合能最低的 3 组对接模型[模型 a (PsbQ-*Ese08G001968.t1*)、模型 b (PsbQ-*Ese01G003388.t1*) 和模型 c (PsbQ-*Ese22G001733.t1*)]进行分析（图 5-A），其中 *Ese08G001968.t1*、*Ese01G003388.t1* 属于 A 组，*Ese22G001733.t1* 属于 I 组。在这 3 组模型中，模型 c 结合能最高（-41.42 kJ/mol），模型 a 的结合能最低（-51.04 kJ/mol）。对这 3 组模型进行了分子动力学模拟，采用 RMSD 来评估复合物结构的差异和变化，并评估复合物的稳定性，如图 5-B 所示，3 组蛋白复合体系运行 100 ns 的结果表明，模型 a 和模型 b 的蛋白复合体系在运行大约 30 ns 后 RMSD 值达到平衡，并在平均值附近振荡，表明系统达到稳定状态，说明 PsbQ 蛋白与 *Ese08G001968.t1*、*Ese01G003388.t1* 蛋白进行结合后具有良好的结构稳定性。而模型 c 的蛋白复合体系的 RMSD 值虽然在 0~60 ns 时非常稳定并且低于其他 2 组，但是在 60~100 ns 时，它的 RMSD 值波动非常大，最高达到了约 5 nm，这表明模型 c 的蛋白复合体并不能实

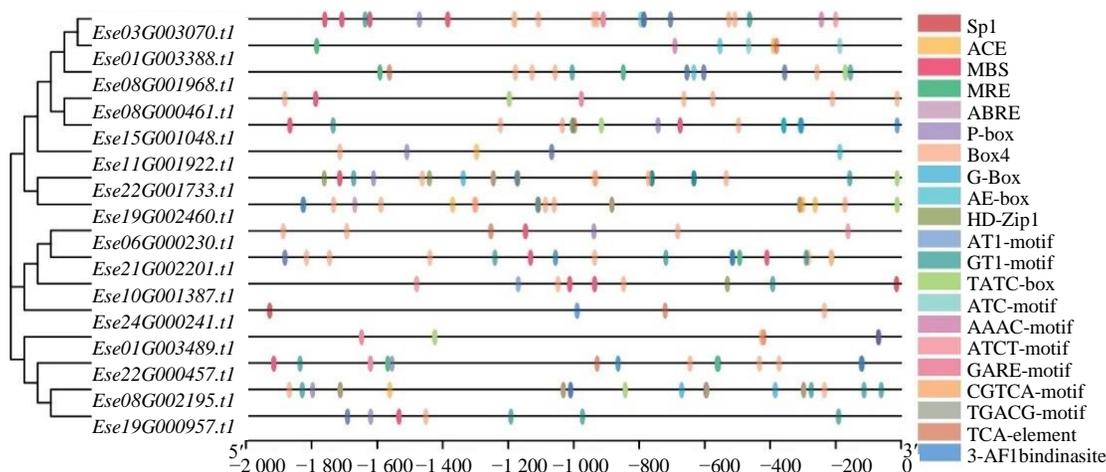


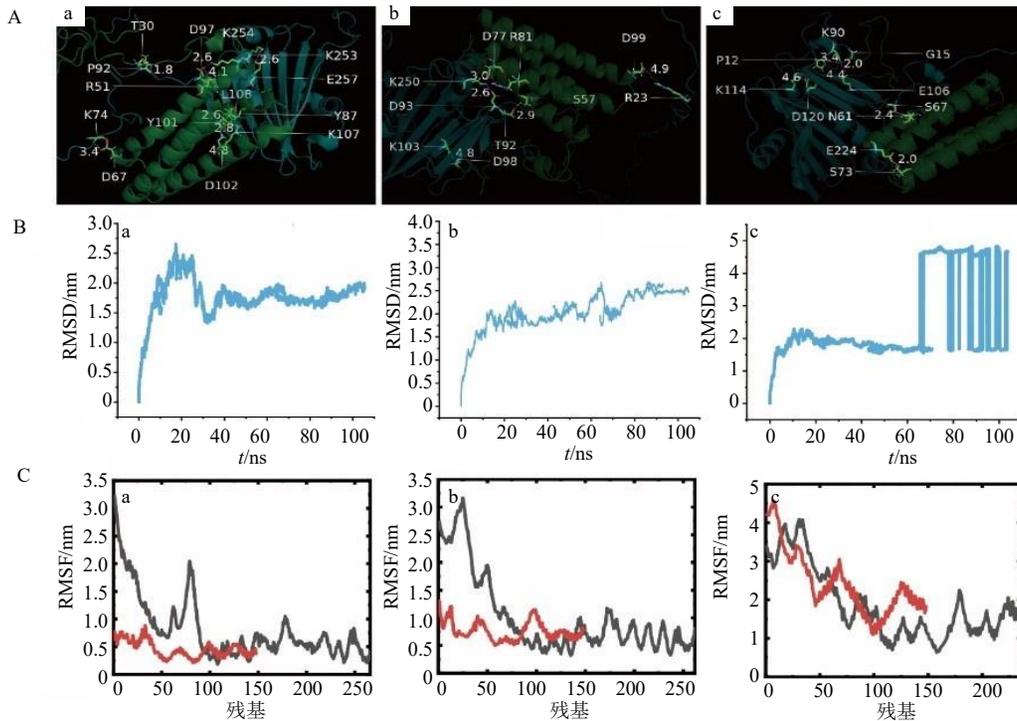
图 4 *EsPsbP* 基因启动子的光响应元件分析

Fig. 4 Analysis of light-responsive elements of *EsPsbP* gene promoter

表 5 分子对接模型结合能

Table 5 Molecular docking model binding energies

模型	结合能/(kJ·mol <sup>-1</sup> )	模型	结合能/(kJ·mol <sup>-1</sup> )
PsbQ-Ese08G001968.t1	-51.04	PsbQ-Ese15G001048.t1	-35.56
PsbQ-Ese03G003070.t1	-23.84	PsbQ-Ese24G000241.t1	-35.14
PsbQ-Ese01G003388.t1	-43.93	PsbQ-Ese10G001387.t1	-34.72
PsbQ-Ese22G001733.t1	-41.42	PsbQ-Ese19G002460.t1	-33.05
PsbQ-Ese21G002201.t1	-40.58	PsbQ-Ese11G001922.t1	-31.38
PsbQ-Ese19G000957.t1	-40.16	PsbQ-Ese01G003489.t1	-30.12
PsbQ-Ese06G000230.t1	-38.91	PsbQ-Ese08G002195.t1	-26.77
PsbQ-Ese22G000457.t1	-37.23	PsbQ-Ese08G000461.t1	-30.96



a-a 模型 (PsbQ 与 Ese08G001968.t1); b-b 模型 (PsbQ 与 Ese01G003388.t1); c-c 模型 (PsbQ 与 Ese22G001733.t1); A 为 EsPsbP 与 PsbQ 蛋白的分子对接; B 和 C 分别为 EsPsbP 与 PsbQ 蛋白复合体系的分子动力学轨迹的 RMSD、RMSF 分析; C 图中红色代表 PsbQ 蛋白, 黑色代表 EsPsbP 蛋白。  
a-models a (PsbQ with Ese08G001968.t1), b-model b (PsbQ with Ese01G003388.t1); c-model b (PsbQ with Ese22G001733.t1); A is the molecular docking of EsPsbP with PsbQ protein; B and C are the RMSD and RMSF analyses of the molecular dynamics trajectories of the composite system of EsPsbP and PsbQ proteins, respectively; red colour in C represents PsbQ protein, black colour represents EsPsbP protein.

图 5 EsPsbP 与 PsbQ 蛋白的分子对接及动力学模拟

Fig. 5 Molecular docking and kinetic simulation of EsPsbP with PsbQ protein

现较长时间的稳定结合。采用 RMSF 分析氨基酸的运动 (图 5-C) 的结果表明, 虽然模型 a 和模型 b 蛋白复合体系中的 RMSF 值有很大波动, 但是与模型 c 的蛋白复合体系相比, 其余 2 组蛋白复合体系中的相互作用氨基酸残基的 RMSF 波动范围很小, 分别在 0.18~1.1 nm 和 0.5~1.1 nm, 这表明这些区域在相互作用过程中的构象变化非常小。而模型 c 的蛋白复合体系中的相互作用氨基酸残基 RMSF 波动范围在 0.95~4 nm, 说明这些区域在相互作用过程中构象发生了较大的变化。

### 3.7 光质对 EsPsbP 基因表达的影响

将从基因组中鉴定到的 EsPsbP 与红、绿、蓝、白光质照射下刺五加的转录组测序数据进行 BLAST 比对, 共筛选出 12 个在转录组中表达的 EsPsbP 基因, 其中有 9 个 EsPsbP 的表达量在不同光质下存在差异表达 (| fold change | ≥ 2)。这 9 个 EsPsbP 基因中的大部分在白光或红光下表达上调 (图 6), 在绿光处理下仅有 2 个 EsPsbP 基因 (Cluster-97596.0、Cluster-28259.11) 的表达显著上调, 其他 EsPsbP 在绿光下均表达下调。表明这些 EsPsbP 基因具有响应

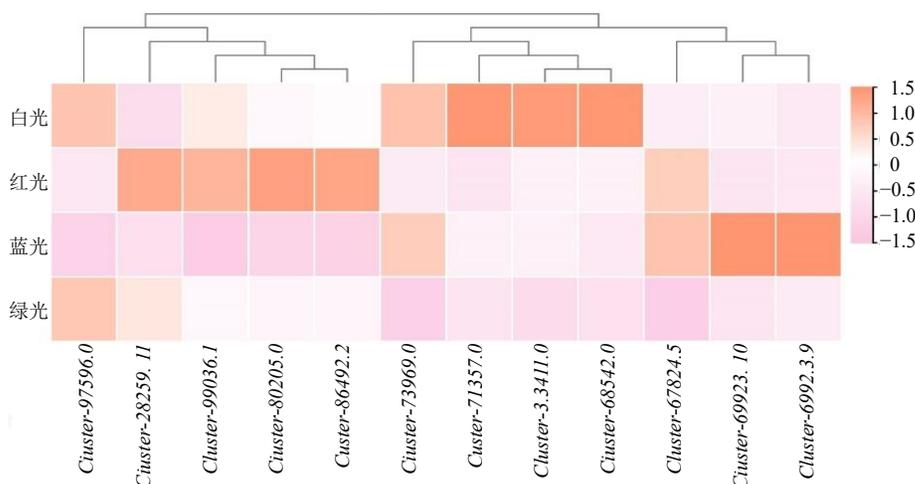


图6 刺五加 *EsPsbP* 基因的表达分析

Fig. 6 Expression analysis of *EsPsbP* gene

不同光质变化而改变自身表达的特性。

#### 4 讨论

*PsbP* 蛋白是叶绿体 PSII 的析氧复合物 (OEC) 的组成部分<sup>[11]</sup>, 在光合作用中发挥着重要的作用, 如参与 PSII 的组装<sup>[26]</sup>、结合  $Ca^{+}$  和  $Cl^{-}$ <sup>[27]</sup>、提高光合作用速率<sup>[7]</sup>等。目前对于植物中单个或几个 *PsbP* 蛋白的结构和功能特性研究较多, 但对植物基因组水平 *PsbP* 基因家族的系统研究较少。因此, 本研究基于刺五加的基因组和不同光照条件下的转录组测序数据对 *EsPsbP* 基因家族进行了系统分析。

植物中 *PsbP* 基因的数量和分类表现出很大的多样性, 如拟南芥有 11 个 *PsbP* 基因, 被分为 A-H 共 8 个组, 而在水稻中鉴定到 10 个 *PsbP* 基因, 按照拟南芥的分类方法, 水稻则是没有 C 组<sup>[14]</sup>。在本研究中, 本研究在刺五加的基因组中鉴定得到了 16 个 *EsPsbP* 基因, 除了与拟南芥相同的 8 个组之外, 还具有具有额外的 I 组 (图 2-A), 这是在水稻和拟南芥都没有的, 推测 I 组是刺五加中所特有的。基因结构和保守基序的差异可能导致不同的 *EsPsbP* 蛋白具有不同的功能特性, 这些特性可能与刺五加对光照等环境因素的适应以及药材品质的形成密切相关。本研究将刺五加的 *EsPsbP* 基因分为了 9 组, 不同组之间具有不同的基因结构或保守基序, 如 D 组的 *Ese01G003489.t1* 没有与其他组相似的保守基序, 但却有与其他组相似的基因结构和保守结构域, 推测其可能在进化过程中发生了保守基序的丢失, 但仍保留了 *PsbP* 基因家族的其他特征; 而 I 组的 *Ese22G001733.t1*、*Ese19G002460.t1* 与其他组的基因结构截然不同, 其他组中的基因结构都包含

多个内含子片段, 而 I 组的 2 个基因却只包含 CDS 序列, 这可能就是 I 组单独成为一组的原因。以上结果表明, 刺五加中的 *EsPsbP* 蛋白与拟南芥中的 *AtPsbP* 蛋白的氨基酸序列相似性都很低<sup>[28]</sup>。在植物中, 全基因组复制 (WGD)、大片段复制和串联复是基因扩增的 3 种主要方式<sup>[29]</sup>, 而 WGD 与大片段复制的区别在于 WGD 形成的共线区通常是较大的区块 (覆盖更多的基因对)<sup>[30]</sup>。本研究对 *EsPsbP* 基因进行了染色体定位和物种内共线性分析的结果显示, 刺五加具有 4 对共线性 *EsPsbP* 基因对, 而没有串联重复基因 (图 2-B、C), 并且这 4 对共线性基因对是通过大片段复制得来的, 这些结果表明大片段复制是 *EsPsbP* 家族扩张的重要驱动因素。 $K_a/K_s$  比值可以确定编码蛋白质的基因是否受到选择压力<sup>[31]</sup>。 $K_a/K_s$  分析表明, 刺五加基因组中所有重复的 *EsPsbP* 基因对都受到了纯化选择, 表明消除 *EsPsbP* 基因的不利突变可能有助于刺五加应对复杂的环境变化。

通过对 *EsPsbP* 的适应性进化分析发现, 在 *EsPsbP* 基因中没有检测到正选择位点, 负选择在 *EsPsbP* 基因家族的进化过程中占据主导地位。这表明 *EsPsbP* 基因在进化过程中经受了强烈的负选择。在进化过程中, *EsPsbP* 基因的结构和功能很可能在早期就已被固定, 其适应性进化可能早已经趋于稳定, 使正选择位点难以检测到<sup>[32]</sup>。总之, *EsPsbP* 基因在刺五加的进化过程中经历了以负选择为主的进化选择, 形成了高度保守的进化特征, 这将对 *EsPsbP* 基因原有功能的保持及发挥作用具有重要意义。

转录调控在基因表达的调控中起主导作用,基因表达主要由其在基因启动子上的顺式作用元件控制,基因上游调节序列中的顺式作用元件可以影响对压力和激素的反应、生长和发育<sup>[33]</sup>。刺五加 *EsPsbP* 基因启动子分析的结果显示,所用的成员都包含光响应元件 Box 4,此外,还鉴定出大量与胁迫相关的顺式元件,包括光响应元件(G-Box、GT1-motif、MRE等)、干旱胁迫响应元件(MBS)、和激素响应元件(ABRE、CGTCA-motif等),表明 *EsPsbP* 基因可能在光信号传导、激素和干旱胁迫反应中发挥关键作用。

研究发现去除 PsbP 和 PsbQ 蛋白会导致 OEC 蛋白质构象发生变化,而 PsbP 重组为 PSII 恢复了这种构象变化<sup>[34]</sup>。但是当 PsbP 的 N 端被截断时,被截断的 PsbP (缺少 15 个 N 端残基)虽然可以与 PSII 结合,但不能恢复 OEC 构象以及  $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{Cl}^-$  的保留能力<sup>[35]</sup>。而 PsbQ 可以恢复 N 端截断的 PsbP 蛋白的功能<sup>[36]</sup>。虽然 Kakiuchi 等<sup>[35]</sup>已对这一现象做出解释,但没有对 PsbP 与 PsbQ 蛋白具体的相互作用进行研究。因此本研究对 PsbQ 与刺五加的 *EsPsbP* 蛋白进行了分子对接和动力学模拟,结果说明 PsbQ 优先与 *EsPsbP* 家族中的 A 组蛋白结合,并且发现了 A 组特有的结合位点残基(以 Ese08G001968.t1 序列为例),包括 Asp-97、Asp102、Lys-107、Lys-254。不同的 *EsPsbP* 蛋白具有不同的功能,如 PPD3 蛋白的抑制或过表达影响了植株的生长速率和胁迫耐受性<sup>[37]</sup>。因此 A 组之外的 *EsPsbP* 蛋白可能参与其他不同的反应,进而发挥不同的功能。已有研究表明,不同波长的光质(蓝光、红光和绿光)可影响刺五加的次生代谢和药材质量,而 *EsPsbP* 蛋白作为 PSII 中重要的组成部分,其表达量随着光质的不同而产生变化,说明 *EsPsbP* 基因可能在刺五加的不同生长阶段或环境条件下发挥作用,例如光质变化时,通过调节自身表达量来适应环境,进而影响刺五加的药材品质形成<sup>[38]</sup>。

综上所述,本研究通过生物信息学分析、分子动力学模拟和转录组数据分析揭示了有关刺五加 *EsPsbP* 基因的宝贵信息,这对后续进一步研究 *EsPsbP* 蛋白的具体功能具有重要价值。

**利益冲突** 所有作者均声明不存在利益冲突

#### 参考文献

[1] Huang L Z, Zhao H F, Huang B K, et al. *Acanthopanax senticosus*: Review of botany, chemistry and

pharmacology [J]. *Pharmazie*, 2011, 66(2): 83-97.

- [2] Li X J, Kim K W, Kim D C, et al. Three novel monoterpenoid glycosides from fruits of *Eleutherococcus henryi* [J]. *Nat Prod Res*, 2021, 35(8): 1299-1306.
- [3] Jia A L, Zhang Y H, Gao H, et al. A review of *Acanthopanax senticosus* (Rupr and Maxim.) harms: From ethnopharmacological use to modern application [J]. *J Ethnopharmacol*, 2021, 268: 113586.
- [4] Zhang Y Q, Zhang Y L, Liu Z K. Effects of *Acanthopanax senticosus* supplementation on innate immunity and changes of related immune factors in healthy mice [J]. *Innate Immun*, 2021, 27(6): 461-469.
- [5] Yamazaki T, Shimosaka S, Sasaki H, et al. (+)-Syringaresinol-di-O-beta-D-glucoside, a phenolic compound from *Acanthopanax senticosus* Harms, suppresses proinflammatory mediators in SW982 human synovial sarcoma cells by inhibiting activating protein-1 and/or nuclear factor-kappaB activities [J]. *Toxicol In Vitro*, 2007, 21(8): 1530-1537.
- [6] Peng Q, Chen J Y, Duan H Y, et al. Determination of kaurenoic acid in *Acanthopanax trifoliatum* by ultra-high performance liquid chromatography coupled with tandem mass spectrometry (UHPLC-MS/MS) [J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 3378.
- [7] Bricker T M, Roose J L, Fagerlund R D, et al. The extrinsic proteins of Photosystem II [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1817(1): 121-142.
- [8] Järvi S, Suorsa M, Aro E M. Photosystem II repair in plant chloroplasts: Regulation, assisting proteins and shared components with photosystem II biogenesis [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2015, 1847(9): 900-909.
- [9] Ifuku K, Ishihara S, Sato F. Molecular functions of oxygen-evolving complex family proteins in photosynthetic electron flow [J]. *J Integr Plant Biol*, 2010, 52(8): 723-734.
- [10] Ishihara S, Takabayashi A, Ido K, et al. Distinct functions for the two PsbP-like proteins PPL1 and PPL2 in the chloroplast thylakoid lumen of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2007, 145(3): 668-679.
- [11] Bricker T M, Roose J L, Zhang P P, et al. The PsbP family of proteins [J]. *Photosynth Res*, 2013, 116(2/3): 235-250.
- [12] De las rivias J, Balsera M, Barber J. Evolution of oxygenic photosynthesis: Genome-wide analysis of the OEC extrinsic proteins [J]. *Trends Plant Sci*, 2004, 9(1): 18-25.
- [13] Rathner A, Chandra K, Rathner P, et al. Resonance assignment of PsbP: An extrinsic protein from photosystem II of *Spinacia oleracea* [J]. *Biomol NMR Assign*, 2015, 9(2): 341-346.

- [14] Sato N. Phylogenomic and structural modeling analyses of the PsbP superfamily reveal multiple small segment additions in the evolution of photosystem II-associated PsbP protein in green plants [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2010, 56(1): 176-186.
- [15] Popelková H, Yocum C F. Current status of the role of Cl<sup>-</sup> ion in the oxygen-evolving complex [J]. *Photosynth Res*, 2007, 93(1/2/3): 111-121.
- [16] Ifuku K, Nakatsu T, Kato H, *et al.* Crystal structure of the PsbP protein of photosystem II from *Nicotiana tabacum* [J]. *EMBO Rep*, 2004, 5(4): 362-367.
- [17] Yang Z J, Chen S S, Wang S F, *et al.* Chromosomal-scale genome assembly of *Eleutherococcus senticosus* provides insights into chromosome evolution in Araliaceae [J]. *Mol Ecol Resour*, 2021, 21(7): 2204-2220.
- [18] Wang Y, Zhang H, Ri H C, *et al.* Deletion and tandem duplications of biosynthetic genes drive the diversity of triterpenoids in *Aralia elata* [J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 2224.
- [19] Dong J, Zhao X L, Song X, *et al.* Identification of *Eleutherococcus senticosus* NAC transcription factors and their mechanisms in mediating DNA methylation of EsFPS, EsSS, and EsSE promoters to regulate saponin synthesis [J]. *BMC Genomics*, 2024, 25(1): 536.
- [20] Chen C J, Chen H, Zhang Y, *et al.* TBtools: An integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(8): 1194-1202.
- [21] Jiao M Y, Zhang J, Cheng W W, *et al.* Identification of the AP2/ERF transcription factor family of *Eleutherococcus senticosus* and its expression correlation with drought stress [J]. *3 Biotech*, 2023, 13(7): 259.
- [22] Yang Z H. PAML 4: Phylogenetic analysis by maximum likelihood [J]. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(8): 1586-1591.
- [23] Bos D H, Posada D. Using models of nucleotide evolution to build phylogenetic trees [J]. *Dev Comp Immunol*, 2005, 29(3): 211-227.
- [24] van der Spoel D, Lindahl E, Hess B, *et al.* GROMACS: Fast, flexible, and free [J]. *J Comput Chem*, 2005, 26(16): 1701-1718.
- [25] Martin J, Frezza E. A dynamical view of protein-protein complexes: Studies by molecular dynamics simulations [J]. *Front Mol Biosci*, 2022, 9: 970109.
- [26] Heinz S, Liauw P, Nickelsen J, *et al.* Analysis of photosystem II biogenesis in cyanobacteria [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2016, 1857(3): 274-287.
- [27] Michoux F, Takasaka K, Boehm M, *et al.* Structure of CyanoP at 2.8 Å: Implications for the evolution and function of the PsbP subunit of photosystem II [J]. *Biochemistry*, 2010, 49(35): 7411-7413.
- [28] Hong Y C, Wang Z, Liu X, *et al.* Two chloroplast proteins negatively regulate plant drought resistance through separate pathways [J]. *Plant Physiol*, 2020, 182(2): 1007-1021.
- [29] Sun L Q, Zhao L J, Huang H, *et al.* Genome-wide identification, evolution and function analysis of UGTs superfamily in cotton [J]. *Front Mol Biosci*, 2022, 9: 965403.
- [30] Yu L Y, Fei C, Wang D S, *et al.* Genome-wide identification, evolution and expression profiles analysis of bHLH gene family in *Castanea mollissima* [J]. *Front Genet*, 2023, 14: 1193953.
- [31] Hurst L D. The Ka/Ks ratio: Diagnosing the form of sequence evolution [J]. *Trends Genet*, 2002, 18(9): 486.
- [32] Chen Q P, Yang H, Feng X, *et al.* Two decades of suspect evidence for adaptive molecular evolution-negative selection confounding positive-selection signals [J]. *Natl Sci Rev*, 2022, 9(5): nwab217.
- [33] Hernandez-Garcia C M, Finer J J. Identification and validation of promoters and cis-acting regulatory elements [J]. *Plant Sci*, 2014, 217/218: 109-119.
- [34] Ifuku K, Ido K, Sato F. Molecular functions of PsbP and PsbQ proteins in the photosystem II super complex [J]. *J Photochem Photobiol B*, 2011, 104(1/2): 158-164.
- [35] Kakiuchi S, Uno C, Ido K, *et al.* The PsbQ protein stabilizes the functional binding of the PsbP protein to photosystem II in higher plants [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2012, 1817(8): 1346-1351.
- [36] Ifuku K. The PsbP and PsbQ family proteins in the photosynthetic machinery of chloroplasts [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2014, 81: 108-114.
- [37] Jeh H E, Sanchez R, Beltrán J, *et al.* Sensory plastid-associated PsbP DOMAIN-CONTAINING PROTEIN 3 triggers plant growth- and defense-related epigenetic responses [J]. *Plant J*, 2023, 115(2): 414-433.
- [38] Li C, Jiao M Y, Zhao X Y, *et al.* bZIP transcription factor responds to changes in light quality and affects saponins synthesis in *Eleutherococcus senticosus* [J]. *Int J Biol Macromol*, 2024, 279(Pt 2): 135273.

[责任编辑 时圣明]