

费思恬, 侯鹰翔, 宋松泉, 等. 水稻 GT 家族成员鉴定及响应非生物胁迫的表达分析[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(3): 417-431.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2025.03.001

水稻 GT 家族成员鉴定及响应非生物胁迫的表达分析

费思恬^{1,2,3}, 侯鹰翔^{1,2}, 宋松泉¹, 罗勇², 张超^{1,2}

(1. 湘南学院南岭现代种业研究院, 湖南 郴州 423000; 2. 湘南学院化学与环境科学学院, 湖南 郴州 423000; 3. 湘南学院郴州市汝城小黄姜繁育技术研发中心, 湖南 郴州 423000)

摘要: GT 家族是植物中一类重要的转录因子, 在植物生长发育以及逆境响应中发挥重要作用。本研究结合生物信息学和转录组学对该家族成员、蛋白质理化性质、进化关系以及非生物胁迫响应模式进行分析。结果表明, 水稻基因组中共有 52 个 GT 基因, 这些基因分布在 12 条染色体上。基于系统进化分析, GT 蛋白家族可分为 3 个亚家族。大多数 GT 基因在水稻叶片、叶鞘、根和茎等营养器官中的相对表达量较低, 而在花序、胚和胚乳等生殖器官中的相对表达量较高。相较于油菜素内酯(BR)、细胞分裂素(CTK)和赤霉素(GA), GT 基因对脱落酸(ABA)、茉莉酸(JA)和生长素(IAA)的响应更为显著, 表明 GT 家族成员可能参与 ABA、JA 和 IAA 介导的植物逆境响应过程。在光周期下, *OsGT2*、*OsGT18*、*OsGT17*、*OsGT25* 和 *OsGT10* 的相对表达量呈现昼降夜升的表达模式, *OsGT15*、*OsGT34* 和 *OsGT16* 的相对表达量呈现昼升夜降的表达模式。这些基因的表达可能受到光信号的调控。盐胁迫下, *OsGT2* 在耐盐品种盐稻 3931 和广湘 24S 中的相对表达量上升, 在不耐盐品种 19H216 和晶 4155S 中的相对表达量下降。水淹胁迫下, *OsGT51*、*OsGT48* 在耐水淹品种 LS273 根系中的相对表达量下降, 在不耐水淹品种 ZZ39 根系中的相对表达量与对照相比无显著差异。表明 *OsGT51*、*OsGT48* 可能参与了水稻对水淹胁迫的响应过程。随着高温胁迫、干旱胁迫和重金属镉胁迫时间的延长, 中花 11 大多数 GT 基因的相对表达量下降, 仅有少数 GT 基因的相对表达量上升。本研究结果为深入解析 GT 转录因子家族在水稻生长发育和逆境响应中的分子机制提供了重要依据。

关键词: 水稻; GT 家族; 生物信息学; 基因表达; 非生物胁迫

中图分类号: S511 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2025)03-0417-15

Identification of GT family members in rice and expression analysis in response to abiotic stresses

FEI Sitian^{1,2,3}, HOU Yingxiang^{1,2}, SONG Songquan¹, LUO Yong², ZHANG Chao^{1,2}

(1. Nanling Research Institute for Modern Seed Industry, Xiangnan University, Chenzhou 423000, China; 2. College of Chemistry and Environmental Science, Xiangnan University, Chenzhou 423000, China; 3. R&D Center for Breeding Technology of Rucheng Small Yellow Ginger in Chenzhou City, Xiangnan University, Chenzhou 423000, China)

收稿日期: 2024-07-25

基金项目: 湖南省教育厅科学研究项目(22C0548); 郴州国家可持续发展议程创新示范区建设省级专项(2022sfq06); 湖南省科技创新计划资助项目(2023RC3190); 湘南学院校级科研项目青年项目(2023XJ33)

作者简介: 费思恬(1997-), 女, 湖南郴州人, 硕士, 助理实验师, 主要从事植物分子生物学研究。(E-mail) 924770209@qq.com

通讯作者: 张超, (E-mail) KingofZC@126.com

Abstract: The GT family is an important class of transcription factors in plants, playing a crucial role in plant growth, development, and stress responses. In this study, bioinformatics and transcriptomics were combined to analyze the protein physicochemical properties, evolutionary relationships, and abiotic stress response patterns of the family members. The results showed that there were 52 GT genes in the rice genome, which were distributed on 12 chromosomes. Based on phylogenetic analysis, the GT

protein family could be divided into three subfamilies. The relative expression levels of most *GT* genes were low in vegetative organs such as rice leaves, leaf sheaths, roots, and stems. In contrast, relatively high expression levels were observed in reproductive organs such as inflorescences, embryos, and endosperms. Compared with brassinosteroid (BR), cytokinin (CTK), and gibberellin (GA), *GT* genes responded more significantly to abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA), and auxin (IAA), indicating that GT family members may be involved in the plant stress response processes mediated by ABA, JA, and IAA. Under photoperiod conditions, the relative expression levels of *OsGT2*, *OsGT18*, *OsGT17*, *OsGT25*, and *OsGT10* decreased during the day and increased at night, while those of *OsGT15*, *OsGT34*, and *OsGT16* increased during the day and decreased at night. The expression of these genes may be regulated by light signals. Under salt stress, the relative expression level of *OsGT2* increased in the salt-tolerant varieties Yandao 3931 and Guangxiang 24S, but decreased in the salt-sensitive varieties 19H216 and Jing 4155S. Under waterlogging stress, the relative expression levels of *OsGT51* and *OsGT48* decreased in the roots of the waterlogging-tolerant variety LS273, while the relative expression levels in the roots of the waterlogging-sensitive variety ZZ39 were not significantly different from the control. This indicated that *OsGT51* and *OsGT48* may be involved in the response of rice to waterlogging stress. With the prolongation of high-temperature stress, drought stress, and heavy metal cadmium stress, the relative expression levels of most *GT* genes in Zhonghua 11 decreased, while only a few *GT* genes showed an increase. The results of this study provide an important basis for in-depth analysis of the molecular mechanisms of the GT transcription factor family in rice growth, development, and stress responses.

Key words: rice; GT family; bioinformatics; gene expression; abiotic stress

GT 蛋白富含碱性和酸性氨基酸以及脯氨酸和谷氨酰胺残基,并能特异性结合 DNA 上的 GT 元件(光响应元件)^[1-2];GT 蛋白保守结构域含有 3 个连续的 α 螺旋结构,故也被称为三螺旋(Trihelix)转录因子。GT 转录因子的 N-末端的氨基酸序列高度保守,根据其保守结构域和 DNA 结合域的结构特点,可将植物 GT 蛋白分为 5 个亚家族,分别是 GT1、GT2、GT γ 、SH4 和 SIP1^[3-4]。不同亚家族 GT 蛋白的 N 端 Trihelix 结构域、第 4 α 螺旋结构域、中央 α 螺旋结构域、C 端长的 α 螺旋结构域和第 3 个酸残基的类型均存在差异^[5-6]。GT 蛋白广泛存在于植物中,目前已在多种植物中完成了鉴定工作。拟南芥中有 27 个 GT 家族成员^[7],大豆中有 63 个 GT 家族成员^[8],番茄中有 36 个 GT 家族成员^[9],毛果杨中有 56 个 GT 家族成员^[10],藜麦中有 47 个 GT 家族成员^[11],菊花中有 20 个 GT 家族成员^[12],白桦中有 8 个 GT 家族成员^[13]。通过同源序列分析比对,研究者推测动物中可能也存在 Trihelix 转录因子^[14-15];有报道指出,人类和果蝇体内检测到了 GT 蛋白,但该结论仍需进一步验证^[16]。目前对 GT 家族的研究主要集中在植物中^[17],主要以拟南芥、烟草、水稻等模式植物为研究对象^[2,5,18]。

GT 转录因子最初在豌豆中被发现,它能够与光响应基因 *rbcS-3A* 的启动子区结合并调节其表达,被命名为 GT1^[19]。在水稻中,*rml1* 基因编码了

一段长 385 aa 的 GT 蛋白,在变化或连续的光照条件下,该基因表达量下降,且随着光照和黑暗交替的周期表达量呈有规律的变化^[1]。在植物生长发育调控中,GT 蛋白参与了叶片、花形态、毛状体及胚胎发育等过程^[20-21]。在拟南芥花瓣脱落突变体中克隆到的 *PTL* 基因编码的蛋白质属于 GT 家族,其功能是调控花萼和花瓣的正常发育,*PTL* 基因突变会导致萼片边缘生长过剩以及花瓣形态异常^[22-23]。GTL1 属于 GT 转录因子 GT-2 亚家族的一员,能够调节拟南芥毛状体细胞周期相关基因的表达,其功能丧失会导致细胞核 DNA 含量增加^[24]。在水稻中,*GRY79* 基因定位于 2 号染色体上,其编码区发生单碱基突变会导致水稻幼苗在三叶期之前叶片呈黄绿色,表明该基因编码的三螺旋嵌合体在水稻幼苗期叶绿体发育中具有重要作用^[25]。此外,有研究结果表明,拟南芥中的 GT 转录因子 ASIL1 和 ASIL2 参与了胚胎晚期发育,并且这 2 个 GT 转录因子可能存在功能冗余^[26]。

除调控生长发育外,GT 家族成员还在植物响应非生物胁迫中发挥重要作用。GT 家族成员基因的表达受高盐、干旱、冷害等胁迫的强烈诱导,参与植物对这些非生物胁迫的应答反应^[3,27-31]。在拟南芥中,异源表达大豆 GT 基因 *GmGT-2A* 和 *GmGT-2B* 能够显著提高转基因拟南芥对盐胁迫、冷冻胁迫和干旱胁迫的耐受性。此外,*GmGT-2B* 过表达植株中部

分胁迫应答相关基因的表达量上调幅度更大, *GmGT-2B* 抗胁迫能力可能比 *GmGT-2A* 更强^[30]。拟南芥 GT 转录因子 AtGT2L 能够与钙调蛋白结合,其过表达可显著提高拟南芥对低温胁迫和盐胁迫的抗逆性^[32]; AtGTL1 转录因子通过抑制 *SDD1* 基因的表达增加气孔密度,从而负向调节水分利用效率和耐旱性^[29]。在水稻中, *OsGTγ-1* 的表达受到盐胁迫的诱导,过表达 *OsGTγ-1* 基因可提高水稻对盐胁迫的耐受性^[27],过表达 *OsGTγ-2* 基因可提高盐胁迫下水稻种子的萌发率、幼苗存活率^[33]。本研究拟通过对水稻 GT 家族的基因组结构和表达模式进行生物信息学分析,旨在发现该家族中响应逆境胁迫的功能基因,为水稻分子育种提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以日本晴基因组为参考,获取水稻 GT 家族氨基酸序列。GT 家族成员的转录表达谱检测和激素响应表达均采用日本晴,相关数据来源于 Rice4X44K Microarray 芯片数据。盐胁迫试验所用水稻品种为盐稻 3931(常规稻,耐盐)、19H216(常规稻,不耐盐)、广湘 24S(不育系,耐盐)、晶 4155S(不育系,不耐盐);水淹胁迫试验所用水稻品种为 LS273(耐水淹)和 ZZ39(不耐水淹);高温、干旱和重金属镉胁迫试验所用水稻品种为中花 11。

1.2 水稻 GT 家族蛋白理化性质与系统进化树分析

通过文献检索获取水稻 GT 家族基因登录号^[27,34-35],利用 RiceXPro 数据库(<https://ricexpro.dna.affrc.go.jp/>)检索 GT 家族成员氨基酸长度、等电点和相对分子量等信息。下载蛋白质氨基酸序列后,利用 MEGA 6.0 软件进行 GT 家族蛋白氨基酸序列多重比对,利用近邻法构建系统进化树,通过在线工具 iTOL(<https://itol.embl.de/login.cgi>)修饰处理进化树。

1.3 水稻 GT 家族基因芯片数据分析

从水稻数据库 RiceXPro(<https://ricexpro.dna.affrc.go.jp/>)获取芯片数据,包括水稻不同部位 GT 基因表达数据、多种激素处理后的水稻幼苗 GT 基因表达数据、光周期下的水稻幼苗 GT 基因表达数据。通过 MeV4.6 软件对数据进行统计分析并作图。

1.4 水稻非生物胁迫处理与 GT 基因表达分析

盐胁迫试验选用盐稻 3931、广湘 24S、晶 4155S 和 19H216,在苗龄 20 d 时用 0.8% NaCl 溶液培养水稻幼苗,培养 48 h 后取水稻根部。水淹胁迫处理选用 LS273 和 ZZ39,稻种催芽至破胸露白,在水深 10 cm 的培养箱中培养,培养 5 d 后,分别取幼苗根部和茎叶。高温胁迫试验选用中花 11,在苗龄 20 d 时对水稻幼苗进行 45 °C 高温处理,取处理 24 h、36 h、48 h 的水稻茎叶。干旱胁迫试验选用中花 11,在苗龄 20 d 时用 25% PEG6000 溶液培养水稻幼苗,取处理 12 h、24 h、36 h 的水稻茎叶。重金属镉胁迫试验选用中花 11,在苗龄 20 d 时用 100 μmol/L CdCl₂ 培养水稻幼苗,分别取处理 24 h、36 h、48 h 的根和茎叶。所有非生物胁迫试验均设置 3 次重复,另设常规培养水稻作为对照。

所有非生物胁迫试验均在光照培养箱中进行,光周期为 14 h 光照/10 h 黑暗,高温胁迫试验温度设置为 45 °C,其余胁迫试验温度均设置为 28 °C。提取水稻样本的总 RNA,并通过反转录合成 cDNA,构建文库。转录组测序后,在测序结果中筛选 GT 家族基因的表达数据,并对其归一化与中位化处理,利用 MeV4.6 软件绘制热图。

2 结果与分析

2.1 水稻 GT 家族成员

检索水稻 GT 家族成员的 RGAP-ID 号,共获得 52 个 GT 基因,根据它们在染色体的位置依次进行编号(*OsGT1*~*OsGT52*),同时对它们在染色体上的位置、编码氨基酸数、编码蛋白质相对分子量、编码蛋白质等电点进行分析。如表 1 所示,GT 基因在水稻的 12 对染色体上均有分布,在 1 号、2 号和 4 号染色体上的 GT 基因数量较多,分别为 9 个、8 个和 10 个,而在 6 号染色体上仅有 1 个 GT 基因。对 GT 家族成员氨基酸序列长度分析,发现该家族成员氨基酸序列长度为 90~883 aa,其中 *OsGT40* 最短,为 90 aa, *OsGT14* 最长,为 883 aa。GT 家族成员蛋白质相对分子量为 9 830.45~97 367.70,其中 *OsGT40* 编码的蛋白质相对分子量最小, *OsGT14* 编码的蛋白质相对分子量最大。GT 家族成员蛋白质等电点为 4.13~10.74,其中 *OsGT40* 编码的蛋白质等电点最小, *OsGT30* 编码的蛋白质等电点最大。

表 1 水稻 GT 家族成员信息

Table 1 Information on members of the GT family in rice

基因名称	基因号	染色体	染色体位置	编码氨基酸数	编码蛋白质 相对分子量	编码蛋白质 等电点
<i>OsGT1</i>	LOC_Os01g11200	1	6 002 858~6 000 333	276	31 795.51	8.33
<i>OsGT2</i>	LOC_Os01g21590	1	12 091 633~12 093 276	548	57 857.60	6.82
<i>OsGT3</i>	LOC_Os01g27590	1	15 392 073~15 389 732	377	41 080.72	8.56
<i>OsGT4</i>	LOC_Os01g34400	1	18 974 408~18 972 693	409	46 064.01	9.38
<i>OsGT5</i>	LOC_Os01g36850	1	20 521 541~20 518 681	390	44 284.50	6.44
<i>OsGT6</i>	LOC_Os01g48320	1	27 692 209~27 690 411	333	35 919.30	10.10
<i>OsGT7</i>	LOC_Os01g52090	1	29 952 644~29 951 353	323	35 763.60	5.28
<i>OsGT8</i>	LOC_Os01g62410	1	36 122 778~36 128 487	588	64 100.12	8.40
<i>OsGT9</i>	LOC_Os01g70230	1	40 665 090~40 666 542	299	31 551.30	8.09
<i>OsGT10</i>	LOC_Os02g01380	2	219 151~222 133	371	40 503.20	5.18
<i>OsGT11</i>	LOC_Os02g07800	2	4 083 023~4 086 047	436	46 239.94	4.18
<i>OsGT12</i>	LOC_Os02g08450	2	4 552 377~4 549 907	656	74 349.60	7.46
<i>OsGT13</i>	LOC_Os02g31160	2	18 661 837~18 658 028	375	39 550.58	4.88
<i>OsGT14</i>	LOC_Os02g33610	2	20 005 963~20 013 852	883	97 367.70	9.14
<i>OsGT15</i>	LOC_Os02g33770	2	20 147 866~20 150 010	411	46 666.80	6.75
<i>OsGT16</i>	LOC_Os02g35690	2	21 451 348~21 449 599	420	44 438.70	6.53
<i>OsGT17</i>	LOC_Os02g43300	2	26 103 142~26 099 235	629	67 740.10	4.60
<i>OsGT18</i>	LOC_Os03g02240	3	756 170~752 024	726	76 494.90	7.11
<i>OsGT19</i>	LOC_Os03g18330	3	10 274 876~10 275 520	215	23 714.00	10.31
<i>OsGT20</i>	LOC_Os03g18340	3	10 277 042~10 277 809	256	27 438.10	10.34
<i>OsGT21</i>	LOC_Os03g44130	3	24 794 517~24 792 645	368	41 741.66	7.13
<i>OsGT22</i>	LOC_Os03g46350	3	26 216 708~26 218 289	346	36 835.90	6.53
<i>OsGT23</i>	LOC_Os04g21860	4	12 385 421~12 387 325	418	47 145.14	9.56
<i>OsGT24</i>	LOC_Os04g30890	4	18 459 056~18 457 553	267	28 619.42	10.38
<i>OsGT25</i>	LOC_Os04g32590	4	19 615 783~19 613 118	330	34 882.57	5.63
<i>OsGT26</i>	LOC_Os04g33300	4	20 138 880~20 141 866	302	31 995.50	8.61
<i>OsGT27</i>	LOC_Os04g36790	4	22 212 579~22 214 515	418	43 926.20	7.04
<i>OsGT28</i>	LOC_Os04g40930	4	24 296 450~24 301 211	386	41 926.80	6.03
<i>OsGT29</i>	LOC_Os04g45750	4	27 080 595~27 077 367	529	57 456.90	5.89
<i>OsGT30</i>	LOC_Os04g45940	4	27 210 157~27 211 268	206	22 366.52	10.74
<i>OsGT31</i>	LOC_Os04g51320	4	30 395 776~30 393 182	278	32 270.10	7.46
<i>OsGT32</i>	LOC_Os04g57530	4	34 233 373~34 231 186	391	41 437.16	8.98
<i>OsGT33</i>	LOC_Os05g03740	5	1 643 448~1 644 746	334	36 946.90	6.16
<i>OsGT34</i>	LOC_Os05g48690	5	27 899 055~27 902 500	347	37 444.30	10.50
<i>OsGT35</i>	LOC_Os06g32944	6	19 192 398~19 186 997	292	32 816.84	8.29
<i>OsGT36</i>	LOC_Os07g02500	7	873 000~874 297	368	41 741.66	7.13
<i>OsGT37</i>	LOC_Os07g10950	7	6 004 536~6 000 624	479	54 227.67	9.43
<i>OsGT38</i>	LOC_Os08g08130	8	4 620 410~4 617 994	390	44 276.51	6.61
<i>OsGT39</i>	LOC_Os08g12950	8	7 693 297~7 692 044	418	47 152.04	9.31
<i>OsGT40</i>	LOC_Os08g17100	8	10 464 738~10 466 281	90	9 830.45	4.13
<i>OsGT41</i>	LOC_Os08g37810	8	23 951 363~23 953 011	316	35 062.40	7.71
<i>OsGT42</i>	LOC_Os08g44690	8	28 085 297~28 086 208	304	34 829.08	9.87
<i>OsGT43</i>	LOC_Os09g03570	9	1 759 371~1 752 491	644	73 568.81	9.38
<i>OsGT44</i>	LOC_Os09g38570	9	22 188 092~22 191 842	337	36 335.90	7.05
<i>OsGT45</i>	LOC_Os10g33030	10	17 299 658~17 298 361	368	41 697.60	7.13
<i>OsGT46</i>	LOC_Os10g37240	10	19 934 782~19 928 995	861	88 757.00	5.71
<i>OsGT47</i>	LOC_Os10g41460	10	22 284 367~22 285 920	337	35 636.00	9.19
<i>OsGT48</i>	LOC_Os11g06410	11	3 091 535~3 096 323	484	55 062.90	6.71
<i>OsGT49</i>	LOC_Os11g17954	11	10 086 180~10 081 786	515	58 100.80	8.32
<i>OsGT50</i>	LOC_Os11g38660	11	22 944 104~22 941 580	646	72 971.09	7.63
<i>OsGT51</i>	LOC_Os12g06640	12	3 222 907~3 218 983	433	48 773.10	6.59
<i>OsGT52</i>	LOC_Os12g10550	12	5 596 782~5 598 905	296	33 502.66	8.21

2.2 水稻 GT 家族成员聚类分析

通过 MEGA6 对水稻 52 个 GT 蛋白进行氨基酸序列比对及聚类分析,如图 1 所示,该家族成员分为 3 个亚类,其中 I 亚类中有 18 个成员,II 亚类和 III 亚类中分别有 17 个成员。在 I 亚类中,OsGT12 和 OsGT50 聚为一个分支,归属于 GT2 亚族;OsGT9、OsGT13 和 OsGT25 聚为一个分支,OsGT32 和 OsGT22 聚为一个分支,这 2 个分支共同归属于 SH4 亚族,表明这 2 个分支的亲缘关系较近。在 II 亚类中,OsGT15、OsGT2、OsGT51 和 OsGT48 聚为一个分

支,归属于 GT γ 亚族;OsGT3、OsGT38、OsGT5、OsGT49、OsGT35、OsGT42、OsGT39 和 OsGT23 聚为一个分支,均属于 GT1 亚族。在 III 亚类中,OsGT43、OsGT45、OsGT37、OsGT36 和 OsGT21 聚为一个分支,归属于 GT2 亚族;OsGT30、OsGT47、OsGT41 和 OsGT44 聚为一个分支,归属于 SIP1 亚族;此外,OsGT6、OsGT34、OsGT19、OsGT20、OsGT16 和 OsGT27 聚为一个分支,归属于 SIP1 亚族。亲缘关系较近的 GT 成员在功能上是否存在冗余,还有待于进一步研究。

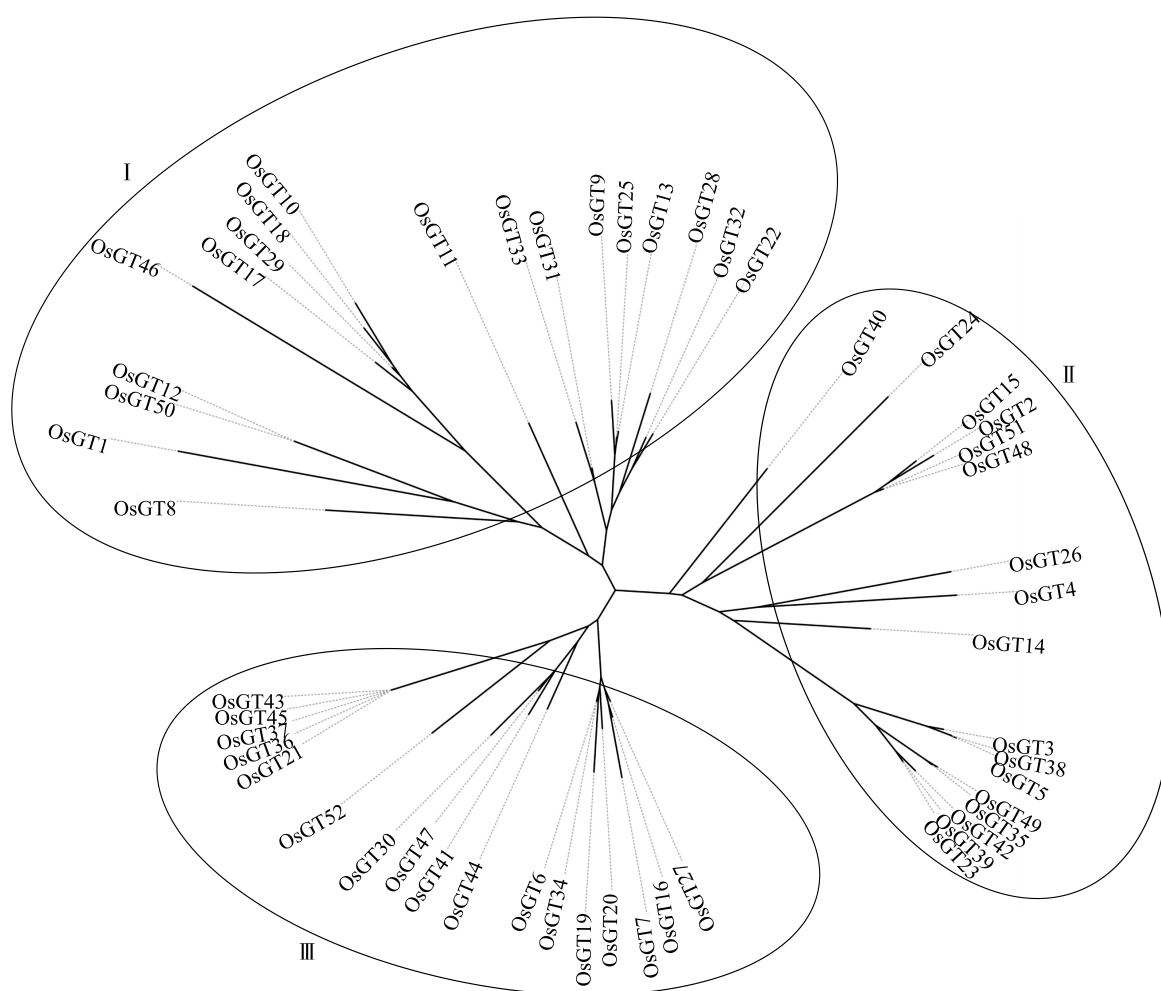


图 1 水稻 GT 家族成员聚类分析

Fig.1 Cluster analysis of GT family members in rice

2.3 水稻 GT 家族基因的组织特异性表达

利用 Rice 4X44K Microarray 芯片检索分析 GT 基因在根、茎、叶片等 7 个不同组织中的相对表达量。如图 2 所示,GT 基因在不同组织中的表达具有特异性。大多数 GT 基因在水稻叶片、叶鞘、根和茎等营养器官

中的相对表达量较低,在叶鞘中几乎不表达,而在花序、胚和胚乳等生殖器官中的相对表达量较高。

OsGT4、OsGT5、OsGT35 和 OsGT38 在胚乳中的相对表达量较高,在根部的相对表达量次之,在叶鞘、花序、茎和胚中的相对表达量较低。OsGT2、Os-

GT6、*OsGT17*、*OsGT21*、*OsGT30*、*OsGT36* 和 *OsGT48* 在胚和胚乳中的相对表达量较高,在叶片、叶鞘和茎中的相对表达量较低。此外,*OsGT7*、*OsGT10*、*OsGT11*、*OsGT19*、*OsGT26*、*OsGT27*、*OsGT29* 和 *OsGT3* 在花序

和胚中的相对表达量较高,在叶片和叶鞘中的相对表达量较低。综上,大多数 *GT* 基因在花序、胚或胚乳中的相对表达量较高,表明 *GT* 家族基因可能在这些器官发育过程中发挥重要的调控作用。

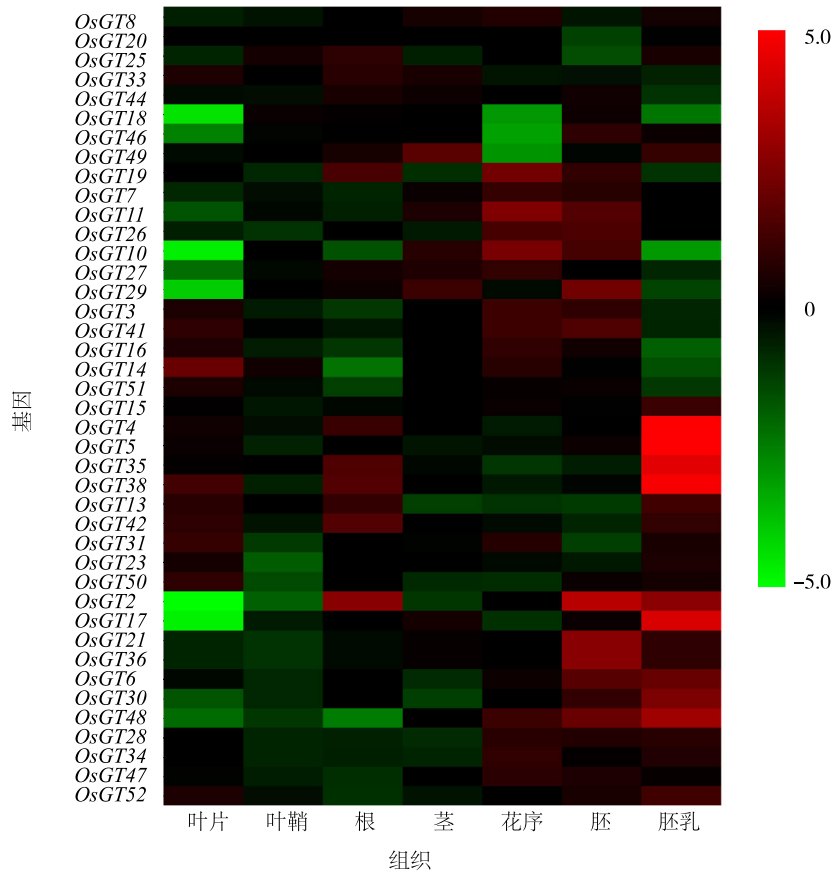


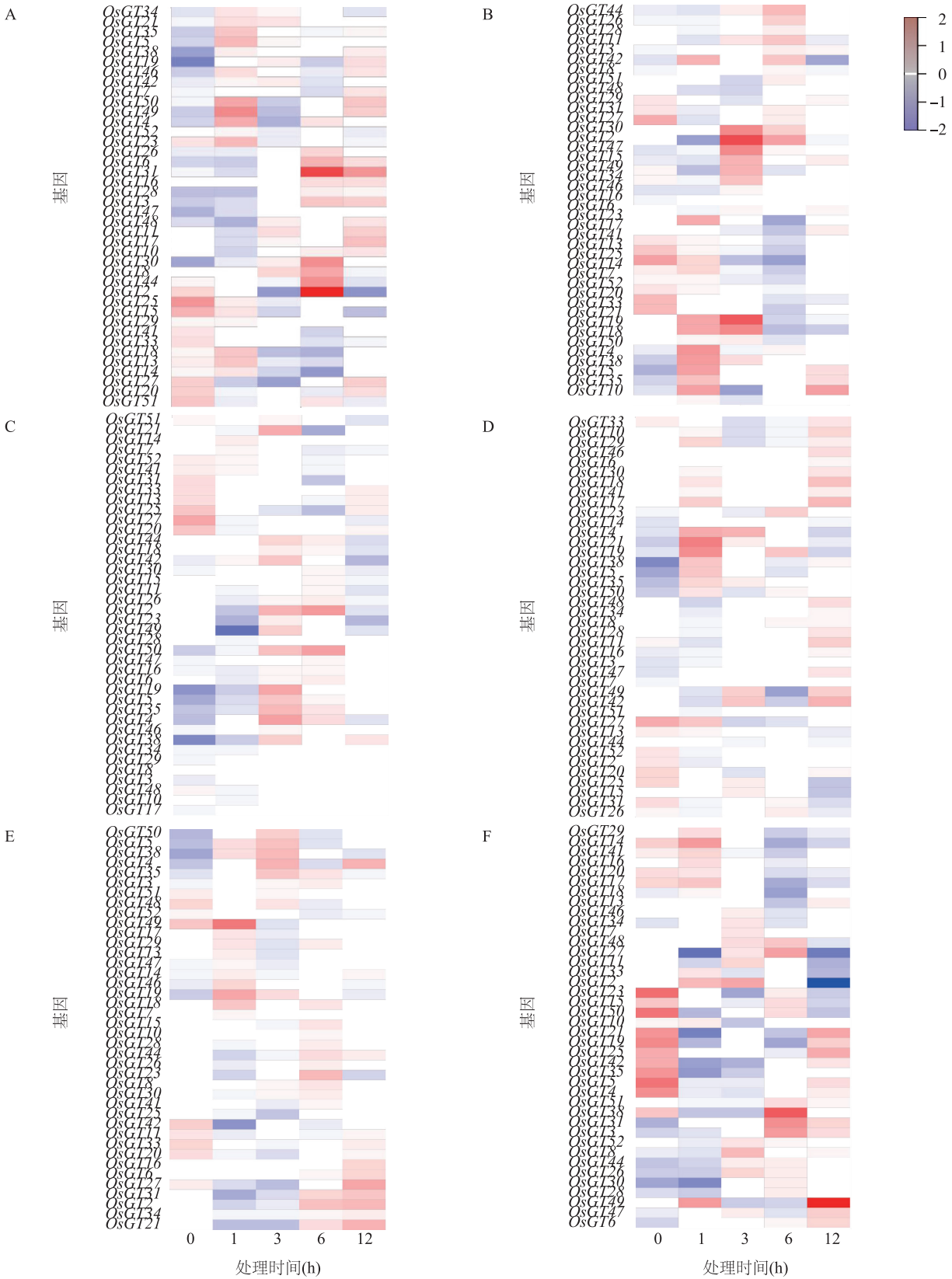
图2 水稻 *GT* 基因的组织特异性表达分析结果

Fig.2 The results of tissue-specific expression analysis of *GT* genes in rice

2.4 激素处理下水稻 *GT* 家族基因的表达

为探究水稻苗期 *GT* 家族基因对植物激素的响应,从 Rice 4X44K Microarray 数据库中提取了 20 d 龄水稻幼苗在不同激素处理下的芯片数据。*GT* 基因对不同激素的响应表现出显著差异。如图 3A 所示,脱落酸(ABA)处理下,大多数 *GT* 基因的相对表达量上升,仅少数 *GT* 基因的表达受到抑制。如图 3B 所示,生长素(IAA)处理下,*OsGT4*、*OsGT5*、*OsGT10*、*OsGT23*、*OsGT35*、*OsGT38*、*OsGT42*、*OsGT50* 的相对表达量呈现出先上升后下降的趋势,在处理 1 h 相对表达量上升,处理 3 h 相对表达量下降;*OsGT2*、*OsGT15*、*OsGT21*、*OsGT19*、*OsGT30*、*OsGT34*、*OsGT47* 和 *OsGT49* 的相对表达量则在处理 3 h 达到峰值。如图 3C 所示,油菜素内酯(BR)处理下,大多数基

因的相对表达量随处理时间的延长呈先上升后下降的趋势,*OsGT13*、*OsGT20*、*OsGT25*、*OsGT31*、*OsGT33* 少数基因表达受 BR 抑制,但处理 12 h 后抑制作用减弱。如图 3D 和 3E 所示,细胞分裂素(CTK)和赤霉素(GA)处理下,*GT* 基因的相对表达量无显著变化,表明 *GT* 基因对 CTK 和 GA 的响应较弱。如图 3F 所示,茉莉酸(JA)处理下,*GT* 基因可以分为两类:一类 *GT* 基因在处理 6 h 或 12 h 相对表达量下降,如 *OsGT27*、*OsGT11*、*OsGT33*、*OsGT2*、*OsGT23*、*OsGT15*、*OsGT50*、*OsGT10*、*OsGT21*、*OsGT19*、*OsGT25*、*OsGT42*、*OsGT35*、*OsGT4*、*OsGT5*;另一类 *GT* 基因在处理 6 h 或 12 h 相对表达量上升,如 *OsGT3*、*OsGT31*、*OsGT51*、*OsGT38*、*OsGT30*、*OsGT28*、*OsGT49*、*OsGT47*、*OsGT6* 等。



A:脱落酸处理;B:生长素处理;C:油菜素内酯处理;D:细胞分裂素处理;E:赤霉素处理;F:茉莉酸处理。

图3 激素处理下水稻 GT 基因的表达

Fig.3 Expression of GT genes in rice under hormone treatment

综上可知,在 ABA 处理下,大多数 *GT* 基因的相对表达量呈上升趋势,少数基因的相对表达量下降; IAA 处理下,大多数基因的相对表达量呈先上升后降低的趋势; JA 处理下,一部分 *GT* 基因的相对表达量下降,另一部分 *GT* 基因的相对表达量上升。此外, *GT* 基因对 CTK 和 GA 的响应不明显。

2.5 光周期下水稻 *GT* 基因的表达

为探究 *GT* 基因在水稻生长发育过程中对光周期的响应模式,从 Rice 4X44K Microarray 数据库中获取水稻幼苗移栽后第 28 d、42 d、56 d 在光暗条件下的芯片数据,分析该家族基因在昼、夜的表达差异(图 4)。

如图 4 所示, *GT* 家族的大多数成员在 12:00 和 24:00 的相对表达量有较大差异。在白天 *OsGT2*、*OsGT18*、*OsGT17*、*OsGT25* 和 *OsGT10* 的相对表达量低于夜晚,呈现昼降夜升的表达模式。而 *OsGT15*、*OsGT34* 和 *OsGT16* 基因的相对表达量呈现昼升夜降的表达模式。值得注意的是,呈昼降夜升表达模式的 *GT* 基因,其夜间相对表达量也随着移栽后时间的延长逐渐增加,并于第移栽后 56 d 24:00 达到最高值。

综上, *GT* 基因对光周期的响应主要呈现昼高夜低和昼低夜高两种表达模式,且表现出规律性的昼夜波动。表明 *GT* 基因的表达可能受到光照的调控。

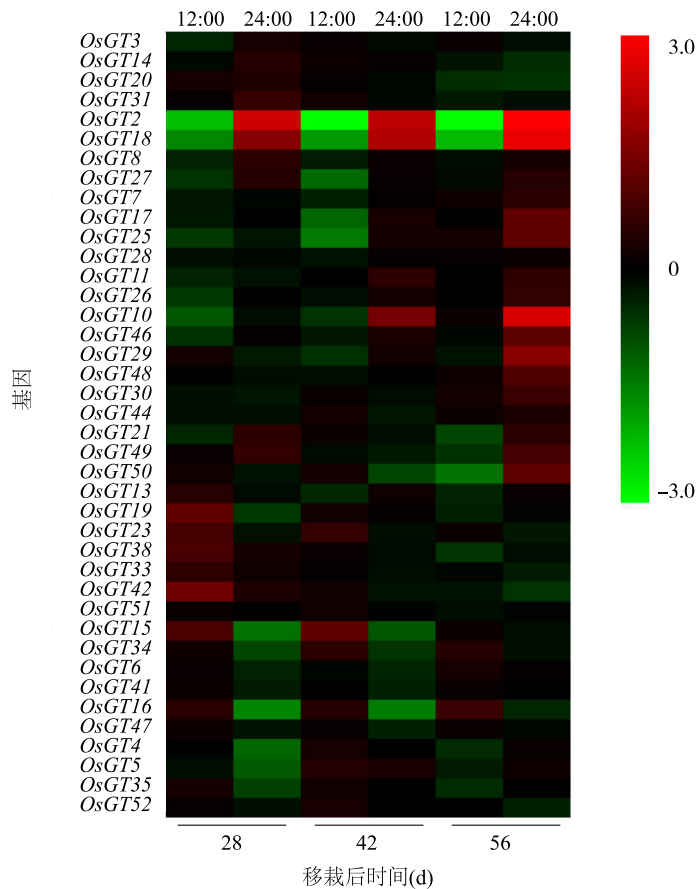


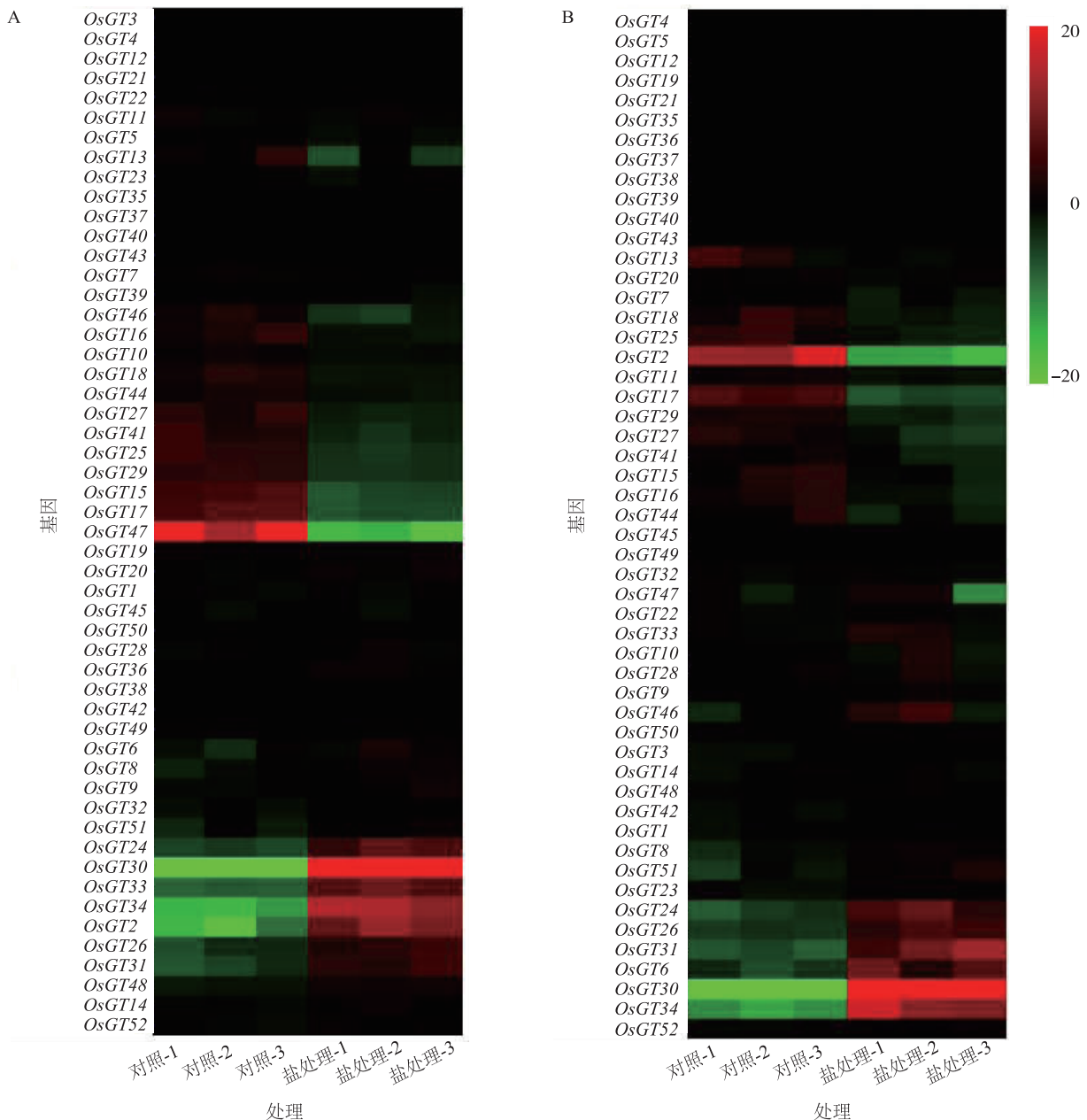
图 4 光周期下水稻 *GT* 基因的表达

Fig.4 Expression of *GT* genes in rice under photoperiods

2.6 盐胁迫下水稻 *GT* 基因的表达

为探究 *GT* 家族基因在水稻苗期响应盐胁迫的表达模式,对水稻 20 d 龄的幼苗进行 48 h 盐胁迫处理,取幼苗根部进行转录组测序。如图 5、图 6 所示,盐胁迫下, *GT* 家族基因的相对表达量呈现较大的差异。盐胁迫下,耐盐品种盐稻 3931 中 *OsGT13*、*OsGT15*、*OsGT17*、*OsGT25*、*OsGT27*、*OsGT29*、*OsGT41*、*Os-*

GT46、*OsGT47* 的相对表达量下降; *OsGT1*、*OsGT19*、*OsGT20* 相对表达量和对照相比无明显差异; *OsGT2*、*OsGT24*、*OsGT26*、*OsGT30*、*OsGT31*、*OsGT33* 和 *OsGT34* 的相对表达量上升。盐胁迫下,耐盐品种广湘 24S 中 *OsGT2*、*OsGT6*、*OsGT24*、*OsGT26*、*OsGT30*、*OsGT31*、*OsGT33* 和 *OsGT34* 的相对表达量上升; *OsGT15*、*OsGT17*、*OsGT25*、*OsGT29*、*OsGT47* 的相对表达量下降。



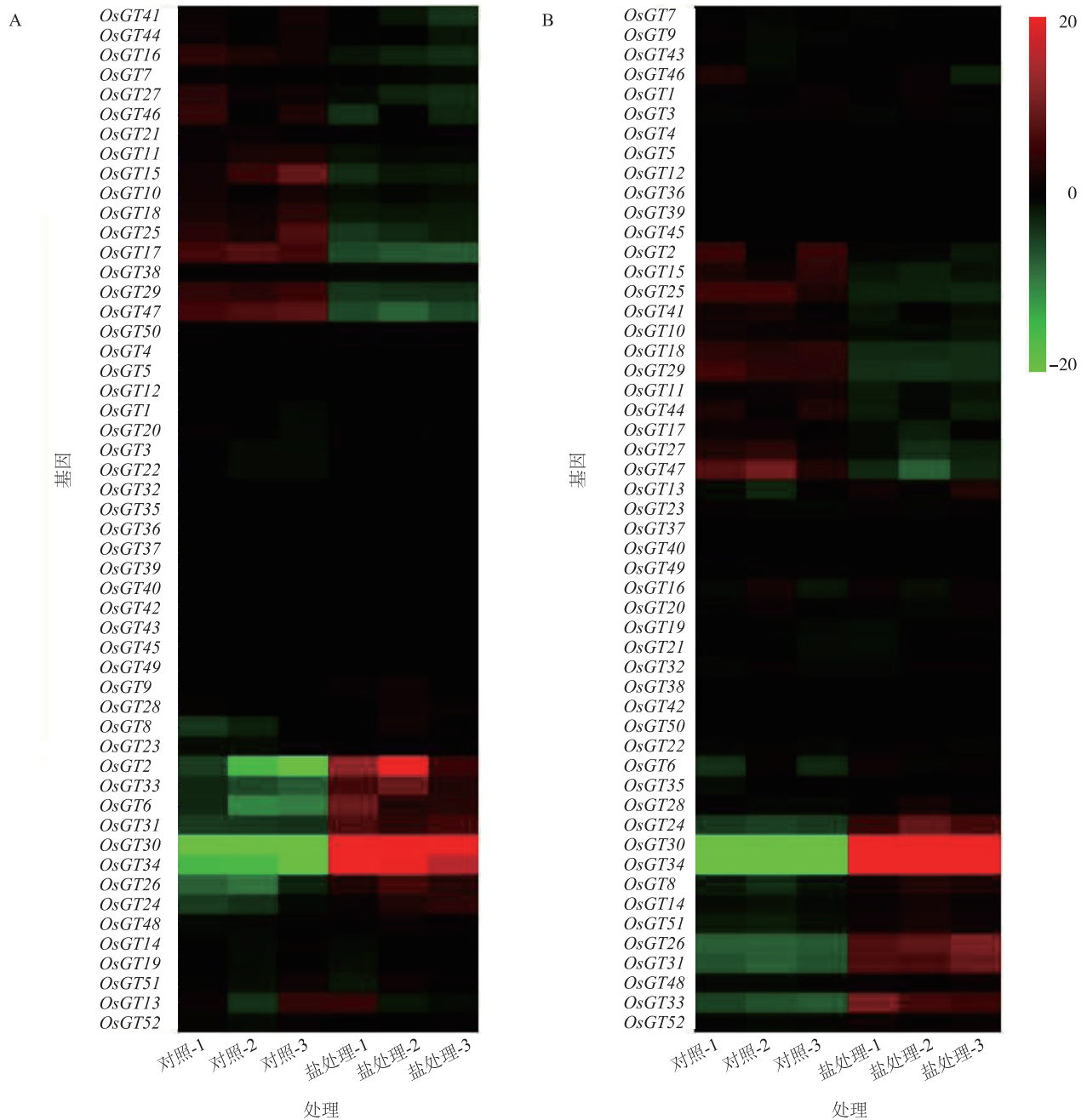
A: 盐稻 3931; B: 19H216。

图 5 盐胁迫下耐盐水稻品种盐稻 3931 和不耐盐水稻品种 19H216 中 GT 基因的表达

Fig.5 Expression of GT genes in salt-tolerant variety Yandao 3931 and salt-sensitive variety 19H216 under salt stress

在盐胁迫下,不耐盐品种 19H216 中大多数 GT 基因的相对表达量和对照相比无显著差异,仅 *OsGT2*、*OsGT17*、*OsGT27*、*OsGT29* 的相对表达量下降;*OsGT6*、*OsGT24*、*OsGT26*、*OsGT30*、*OsGT31* 和 *OsGT34* 的相对表达量上升。在盐胁迫下,不耐盐品种晶 4155S 中 *OsGT24*、*OsGT26*、*OsGT30*、*OsGT31*、*OsGT33* 和 *OsGT34* 的相对表达量上升,*OsGT2*、*OsGT15*、*OsGT18*、*OsGT25*、*OsGT29* 和 *OsGT47* 的相对表达量下降。

综上,盐胁迫下,4 个水稻品种中 *OsGT24*、*OsGT26*、*OsGT30*、*OsGT34* 的相对表达量均上升。值得注意的是,盐胁迫下,耐盐品种盐稻 3931 和广湘 24S 中 *OsGT2* 的相对表达量均上升,不耐盐品种 19H216 和晶 4155S 中 *OsGT2* 的相对表达量均下降,表现出显著的品种特异性响应模式。基于 *OsGT2* 在耐盐品种和盐敏感品种中的差异表达,推测其可能在水稻响应盐胁迫过程中发挥重要作用。



A: 广湘 24S; B: 晶 4155S。

图 6 盐胁迫下耐盐水稻品种广湘 24S 和不耐盐水稻品种晶 4155S 中 GT 基因的表达

Fig.6 Expression of GT genes in salt-tolerant variety Guangxiang 24S and salt-sensitive variety Jing 4155S under salt stress

2.7 水淹胁迫下水稻 GT 基因的表达

为揭示 GT 基因在水稻水淹胁迫下的表达模式,对耐水淹品种 LS273 和不耐水淹品种 ZZ39 进行水淹胁迫处理,并取幼苗根系和叶片进行转录组测序,分析了该家族基因在水淹胁迫下的表达特征。如图 7A 所示,水淹胁迫下,不耐水淹品种 ZZ39 根系中 *OsGT2*、*OsGT13*、*OsGT25*、*OsGT30*、*OsGT46*、*Os-*

GT47 的相对表达量上升。水淹胁迫下, *OsGT51*、*OsGT48* 在不耐水淹品种 ZZ39 根系中的相对表量和对照相比无显著差异,而在耐水淹品种 LS273 根系中的表达量下降。水淹胁迫下, *OsGT15* 在不耐水淹品种 ZZ39 根系中的相对表达量上升,在耐水淹品种 LS273 根系中的相对表达量下降。水淹胁迫下, *OsGT11*、*OsGT17*、*OsGT18*、*OsGT33* 在不耐淹品种 ZZ39

根系中的相对表达量下降,而在耐水淹品种 LS273 根系中的相对表达量上升。此外,水淹胁迫下, *OsGT42*、*OsGT22*、*OsGT32*、*OsGT5*、*OsGT36*、*OsGT37*、*OsGT49*、*OsGT52* 在耐水淹品种 LS273 根系和不耐水淹品种 ZZ39 根系中的相对表达量无显著差异。

如图 7B 所示,水淹胁迫下, *OsGT7*、*OsGT16*、*OsGT2*、*OsGT15*、*OsGT29*、*OsGT24*、*OsGT44*、*OsGT17*、*OsGT46*、*OsGT13*、*OsGT10*、*OsGT30*、*OsGT18*、*OsGT47* 在耐水淹品种 LS273 叶片中相对表达量上升,其中 *OsGT2*、*OsGT15*、*OsGT29*、*OsGT17*、*OsGT46* 在不耐水淹品种 ZZ39 叶片中的相对表达量上升,而 *OsGT30*、*OsGT18*、*OsGT47*、*OsGT7*、*OsGT16*、*OsGT25* 在不耐水淹品种 ZZ39 叶片中的相对表达量下降。水淹胁迫下, *OsGT26*、*OsGT48*、*OsGT14*、*OsGT51* 在耐水淹品种 LS273 叶片中的相对表达量下降;而 *OsGT48*、*OsGT51* 在不耐水淹品种 ZZ39 叶片中的相对表达量和对照相比无显著差异, *OsGT26*、*OsGT14* 在不耐水淹品种 ZZ39 叶片中的相对表达量下降。

综上,水淹胁迫下,耐水淹品种 LS273 和不耐水淹品种 ZZ39 的根系和叶片中 *OsGT2* 和 *OsGT46* 的相对表达量上升,而 *OsGT14*、*OsGT15* 和 *OsGT51* 的相对表达量下降。值得注意的是,水淹胁迫下, *OsGT51*、*OsGT48* 在耐水淹品种 LS273 根系中的相对表达量下降,在不耐水淹品种 ZZ39 根系中的相对表达量与对照相比无显著差异。 *OsGT51*、*OsGT48* 可能参与了水稻对水淹胁迫的响应过程,其生物学功能有待进一步验证。

2.8 高温胁迫、干旱胁迫和镉胁迫下水稻 GT 基因的表达

进一步分析水稻 GT 基因在高温胁迫、干旱胁迫和镉胁迫下的表达。如图 8A 所示,在高温胁迫处理 24 h, *OsGT2*、*OsGT25*、*OsGT13*、*OsGT16*、*OsGT41*、*OsGT47*、*OsGT51* 的相对表达量下降,而 *OsGT8*、*OsGT26*、*OsGT34*、*OsGT6*、*OsGT46*、*OsGT15*、*OsGT30* 的相对表达量上升。随着高温胁迫处理时间的延长,大多数 GT 基因的相对表达量呈下降趋势。值得注意的是,随着高温胁迫处理时间的延长, *OsGT33* 的相对表达量上升,在高温胁迫处理 48 h, *OsGT33* 的相对表达量达到最大。 *OsGT49*、*OsGT17*、*OsGT50*、*OsGT35*、*OsGT36*、*OsGT38*、*OsGT43*、*OsGT3*、*OsGT11*、*OsGT29*、*OsGT48*、*OsGT42*、*OsGT21*、*OsGT23*、*OsGT5* 和 *OsGT52* 的表达几乎不受高温胁迫的影响。

如图 8B 所示,干旱胁迫处理 24 h, *OsGT25*、*Os-*

GT34、*OsGT6*、*OsGT41* 和 *OsGT47* 的相对表达量下降,干旱胁迫处理 36 h,这些基因的相对表达量上升。干旱胁迫处理 36 h, *OsGT2* 和 *OsGT13* 的相对表达量下降, *OsGT25*、*OsGT26* 和 *OsGT30* 的相对表达量上升,推测这些基因可能参与了水稻的干旱胁迫响应。

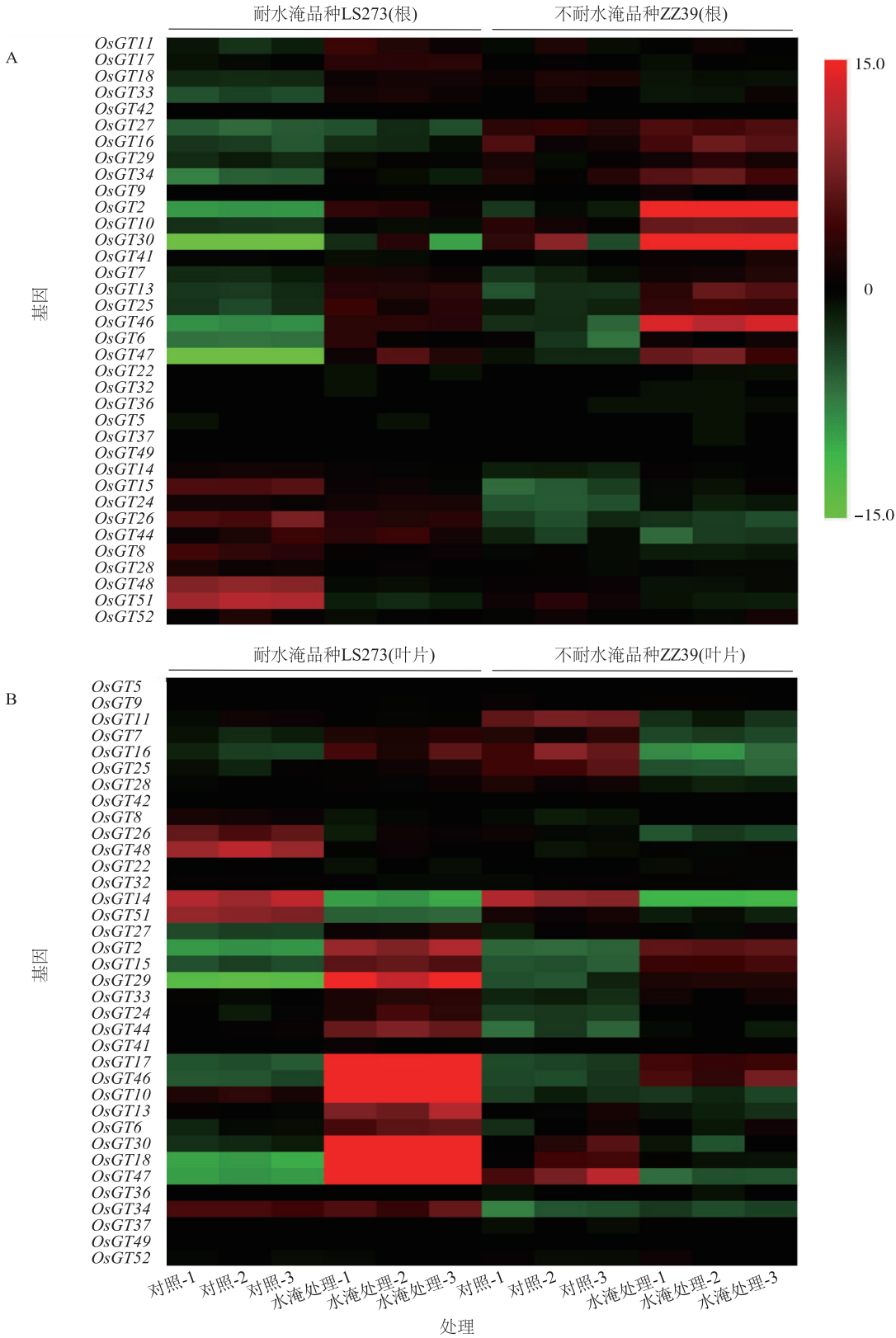
如图 8C 所示,镉胁迫处理 24 h, *OsGT2*、*OsGT13*、*OsGT25*、*OsGT47*、*OsGT41* 的相对表达量下降, *OsGT11*、*OsGT15*、*OsGT30* 和 *OsGT51* 的相对表达量上升。镉胁迫处理 36 h, *OsGT26*、*OsGT10*、*OsGT18*、*OsGT46* 和 *OsGT17* 的相对表达量上升,镉胁迫处理 48 h,这些基因的相对表达量下降。

3 讨论与结论

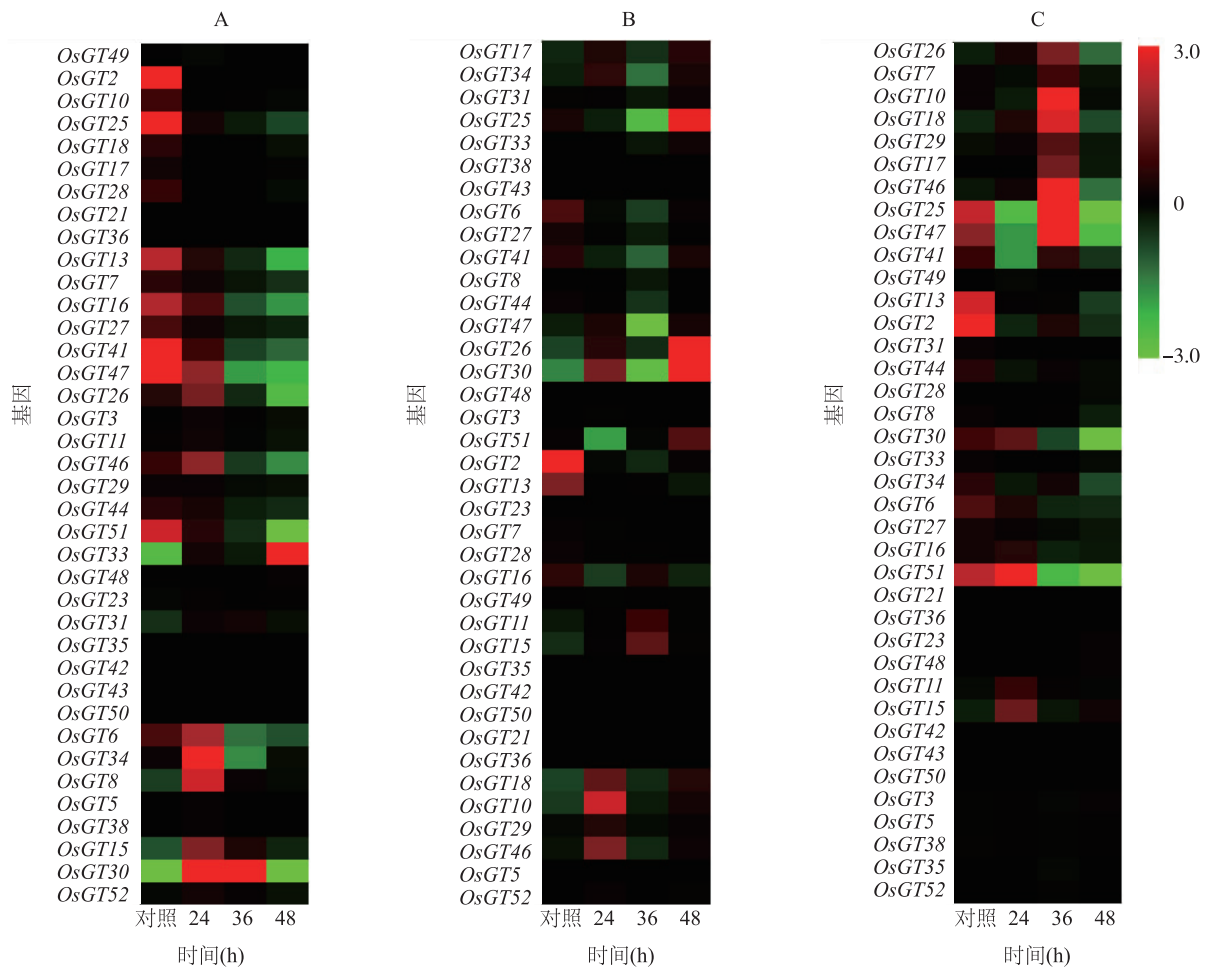
水稻产量的形成与其生长发育过程密切相关,随着极端天气的频发,逆境胁迫已成为限制水稻生长的重要因素之一。因此,选育抗逆性水稻品种是当前育种工作的重点。

转录因子是一类在真核生物基因转录时起关键调控作用的蛋白质,主要通过特异性结合靶标基因启动子区域的顺式作用元件来激活或抑制基因的转录,从而参与调控多项生命活动过程。近些年来,随着功能基因组学与生物信息学的快速发展,已在植物中鉴定到 60 多个转录因子家族^[36],如 ZFP、MYB、NAC、WRKY、bZIP、TCP、bHLH、MADS、VQ、GT 等^[37-46]。这些转录因子作为植物体内重要的调控蛋白质,在植物生长发育及其响应生物与非生物胁迫中发挥重要作用。与其他转录因子家族相比,GT 家族的研究相对较少^[2,17],其功能和调控机制仍有待进一步深入探索。

本研究将 52 个 GT 家族成员分为 3 个亚家族。Kaplan-Levy 等^[4]将 29 个水稻 GT 蛋白分成 GT1、GT2、GT γ 、SH4 和 SIP1 5 个亚族,并将本研究中的 *OsGT2*、*OsGT48* 和 *OsGT51* 归于 GT γ 亚族。Li 等^[35]对 41 个水稻 GT 蛋白进行聚类分析,将本研究中的 *OsGT15* 和 *OsGT24* 的 GT 蛋白也归为 GT γ 亚族。本研究中, *OsGT2*、*OsGT48*、*OsGT51*、*OsGT15* 和 *OsGT24* 均属于第 II 亚类,与前人研究结果一致。基于聚类分析结果并结合相关文献^[4,27,35],可以确定 I 亚类中主要包含 GT2 和 SH4 亚族,II 亚类主要包含 GT γ 和 GT1 亚族,III 亚类主要包含 GT2 和 SIP1 亚族。本研究在前人研究的基础上,丰富了 GT 家族成员,进一步完善了 GT 家族的基因组信息。



A:根系中 GT 基因的表达; B:叶片中 GT 基因的表达。
图 7 水淹胁迫下水稻 GT 基因的表达
Fig.7 Expression of GT genes in rice under waterlogging stress



A: 高温处理后茎叶 GT 基因的表达情况; B: 干旱处理后茎叶 GT 基因的表达情况; C: 重金属镉处理后根系 GT 基因的表达情况。

图 8 高温胁迫、干旱胁迫和镉胁迫下水稻 GT 基因的表达模式

Fig.8 Expression patterns of GT genes in rice under high-temperature stress, drought stress and cadmium stress

OsGT21 和 *OsGT36*、*OsGT5* 和 *OsGT38* 在进化树中具有紧密的亲缘关系,它们在水稻 7 个组织中的表达模式也高度相似,可能具有相似的生物学功能。而 *OsGT51* 和 *OsGT48*、*OsGT35* 和 *OsGT49* 尽管进化距离较近,但在水稻不同组织中的表达水平差异较大,表明其功能可能发生了分化。大多数 GT 基因在水稻叶片、叶鞘、根和茎等营养器官中的相对表达量较低,而在花序、胚和胚乳等生殖器官中的相对表达量较高。

ABA 和 JA 作为逆境胁迫响应的重要激素,在调控植物逆境应答与生长发育平衡中发挥关键作用。本研究发现,相较于 BR、CTK、GA,GT 基因对 ABA、JA 和 IAA 响应更为显著,表明 GT 家族成员可能参与 ABA、JA 和 IAA 介导的植物逆境响应过程。在光周期下, *OsGT2*、*OsGT18*、*OsGT17*、*OsGT25* 和 *Os-*

GT10 的相对表达量呈现昼降夜升的表达模式, *OsGT15*、*OsGT34* 和 *OsGT16* 的相对表达量呈现昼升夜降的表达模式。这些基因的表达可能受到光信号的调控。盐胁迫下, *OsGT2* 在耐盐品种盐稻 3931 和广湘 24S 中的相对表达量上升,在不耐盐品种 19H216 和晶 4155S 中的相对表达量下降。

水淹胁迫下,根和叶片的 GT 基因表达模式存在差异。水淹胁迫下,不耐水淹品种 ZZ39 根中 *OsGT2*、*OsGT13*、*OsGT25*、*OsGT30*、*OsGT46* 和 *OsGT47* 的相对表达量上升。水淹胁迫下,耐水淹品种 LS273 和不耐水淹品种 ZZ39 的根系和叶片中, *OsGT2* 和 *OsGT46* 的相对表达量上升,而 *OsGT14*、*OsGT15* 和 *OsGT51* 的相对表达量下降。水淹胁迫下, *OsGT51*、*OsGT48* 在耐水淹品种 LS273 根系中的相对表达量下降,在不耐水淹品种 ZZ39 根系中的相对表达量

与对照相比无显著差异。*OsGT51*、*OsGT48* 可能参与了水稻对水淹胁迫的响应过程,其生物学功能有待进一步验证。

随着高温胁迫、干旱胁迫和重金属镉胁迫时间的延长,中花 11 大多数 *GT* 基因的表达受到抑制。值得注意的是,在高温胁迫处理 48 h, *OsGT33* 的相对表达量达到最大。干旱胁迫处理 36 h, *OsGT25*、*OsGT26* 和 *OsGT30* 的相对表达量上升。镉胁迫处理 36 h, *OsGT26*、*OsGT10*、*OsGT18*、*OsGT46* 和 *OsGT17* 的相对表达量升高,镉胁迫处理 48 h,这些基因的相对表达量下降。

参考文献:

- [1] WANG R, HONG G F, HAN B. Transcript abundance of *rml1*, encoding a putative GT1-like factor in rice, is up-regulated by *Magnaporthe grisea* and down-regulated by light[J]. *Gene*, 2004, 324:105-115.
- [2] 罗军玲,赵娜,卢长明. 植物 Trihelix 转录因子家族研究进展[J]. *遗传*, 2012, 34(12):1551-1560.
- [3] QIN Y, MA X, YU G H, et al. Evolutionary history of trihelix family and their functional diversification[J]. *DNA Research*, 2014, 21:499-510.
- [4] KAPLAN-LEVY R N, BREWER P B, QUON T, et al. The trihelix family of transcription factors-light, stress and development[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(3):163-171.
- [5] 向小雪,娄红梅,杨庆玲. Trihelix 转录因子家族研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2022, 50(6):7-11.
- [6] 周颖君,王浩,纪剑辉. 植物 Trihelix 转录因子家族的分类、结构和功能研究进展[J]. *湖北农业科学*, 2015, 54(22):5501-5503, 5547.
- [7] XU H Y, SHI X X, HE L, et al. *Arabidopsis thaliana* trihelix transcription factor AST1 mediates salt and osmotic stress tolerance by binding to a novel AGAG-Box and some GT motifs[J]. *Plant Cell Physiology*, 2018, 59(5):946-965.
- [8] OSORIO M B, BÜCKER-NETO L, CASTILHOS G, et al. Identification and in silico characterization of soybean trihelix-GT and bHLH transcription factors involved in stress responses[J]. *Genetics Molecular Biology*, 2012, 35(S1):233-246.
- [9] YU C Y, SONG L L, SONG J W, et al. ShCIGT, a trihelix family gene, mediates cold and drought tolerance by interacting with SnRK1 in tomato[J]. *Plant Science*, 2018, 270:140-149.
- [10] WANG Z C, LIU Q G, WANG H Z, et al. Comprehensive analysis of trihelix genes and their expression under biotic and abiotic stresses in *Populus trichocarpa*[J]. *Scientific Reports*, 2016(6):36274.
- [11] LI K Y, FAN Y, ZHOU G Y, et al. Genome-wide identification, phylogenetic analysis, and expression profiles of trihelix transcription factor family genes in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under abiotic stress conditions[J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1):499.
- [12] SONG A P, WU D, FAN Q Q, et al. Transcriptome-wide identification and expression profiling analysis of *Chrysanthemum* trihelix transcription factors[J]. *International Journal of Molecular Science*, 2016, 17(2):1-13.
- [13] 宁小萌,孙晶晶,冯思雨,等. 白桦 Trihelix 家族全基因组鉴定及抗病表达模式分析[J]. *西北植物学报*, 2022, 42(6):920-929.
- [14] DEHESH K, HUNG H, TEPPERMAN J M, et al. GT-2; a transcription factor with twin autonomous DNA-binding domains of closely related but different target sequence specificity[J]. *The EMBO Journal*, 1992, 11(11):4131-4144.
- [15] 陆婷婷. 水稻全长 cDNA 序列的比较分析、相关数据库的构建植物与动物 trihelix 转录因子基因家族的比较研究[D]. 上海:上海交通大学, 2011.
- [16] 杨有新,王峰,蔡加星,等. 光质和光敏色素在植物逆境响应中的作用研究进展[J]. *园艺学报*, 2014, 41(9):1861-1872.
- [17] 于冰,陈孟迪,王宇光. 植物三螺旋 Trihelix 转录因子家族与环境相互作用的研究进展[J]. *植物遗传资源学报*, 2019(5):1134-1140.
- [18] 卢惠君,李子义,贺子航,等. 植物 Trihelix 转录因子响应非生物胁迫的研究进展[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(10):3241-3246.
- [19] GREEN P J, KAY S A, CHUA N H. Sequence-specific interactions of a pea nuclear factor with light-responsive elements upstream of the *rbcS-3A* gene[J]. *The EMBO Journal*, 1987, 9(6):2543-2549.
- [20] YANG L L, QI S L, TOUQUEER A, et al. SIGT11 controls floral organ patterning and floral determinacy in tomato[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1):562.
- [21] GAO M J, LYDIATE D J, LI X, et al. Repression of seed maturation genes by a trihelix transcriptional repressor in *Arabidopsis* seedlings[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(1):54-71.
- [22] BREWER P B, HOWLES P A, DORIAN K, et al. PETAL LOSS, a trihelix transcription factor gene, regulates perianth architecture in the *Arabidopsis* flower[J]. *Development*, 2004, 131(16):4035-4045.
- [23] GRIFFITH M E, DA SILVA CONCEICAO A, SMYTH D R. PETAL LOSS gene regulates initiation and orientation of second whorl organs in the *Arabidopsis* flower[J]. *Development*, 1999, 126(24):5635-5644.
- [24] BREUER C, KAWAMURA A, ICHIKAWA T, et al. The trihelix transcription factor GTL1 regulates ploidy-dependent cell growth in the *Arabidopsis* trichome[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(8):2307-2322.
- [25] WAN C M, LI C M, MA X Z, et al. GRY79 encoding a putative metallo- β -lactamase-trihelix chimera is involved in chloroplast development at early seedling stage of rice[J]. *Plant Cell Report*,

- 2015,34(8):1353-1363.
- [26] BARR M S, WILLMANN M R, JENIK P D. Is there a role for trihelix transcription factors in embryo maturation? [J]. *Plant Signaling and Behavior*,2012,7(2):205-209.
- [27] FANG Y J, XIE K B, HOU X, et al. Systematic analysis of GT factor family of rice reveals a novel subfamily involved in stress responses[J]. *Molecular Genetics Genomics*,2010,283(2):157-169.
- [28] SUN W J, CHEN Y, YAO M, et al. Genome-wide characterization of trihelix genes reveals Cqtrihelix23 enhances the salt tolerance in quinoa (*Chenopodium quinoa*) [J]. *Physiologia Plantarum*,2024,176(1):e14170.
- [29] YOO C Y, PENCE H E, JIN J B, et al. The *Arabidopsis* GTL1 transcription factor regulates water use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density via transrepression of SDD1 [J]. *The Plant Cell*,2010,22(12):4128-4141.
- [30] XIE Z M, ZOU H F, LEI G, et al. Soybean trihelix transcription factors GmGT-2A and GmGT-2B improve plant tolerance to abiotic stresses in transgenic *Arabidopsis* [J]. *PLoS One*,2009,4(9):e6898-912.
- [31] LANG Z L, XU Z L, LI L Y, et al. Comprehensive genomic analysis of tTrihelix family in tea plant (*Camellia sinensis*) and their putative roles in osmotic stress[J]. *Plants*,2023,13(1):70.
- [32] XI J, QIU Y J, DU L Q, et al. Plant-specific trihelix transcription factor AtGT2L interacts with calcium/calmodulin and responds to cold and salt stresses[J]. *Plant Science*,2012(185/186):274-280.
- [33] LIU X S, WU D C, SHAN T F, et al. The trihelix transcription factor OsGTγ-2 is involved adaption to salt stress in rice[J]. *Plant Molecular Biology*,2020,103(4/5):545-560.
- [34] 纪剑辉,周颖君,吴贺贺,等. 水稻 Trihelix 转录因子家族全基因组分析及功能预测[J]. *遗传*,2015,37(12):1228-1241.
- [35] LI J M, ZHANG M H, SUN J, et al. Genome-wide characterization and identification of trihelix transcription factor and expression profiling in response to abiotic stresses in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *International Journal of Molecular Science*,2019,20(2):251.
- [36] JIN J P, TIAN F, YANG D C, et al. PlantTFDB 4.0:toward a central hub for transcription factors and regulatory interactions in plants[J]. *Nucleic Acids Research*,2017,45(D1):1040-1045.
- [37] 李琳,丁峰,潘介春,等. 植物锌指蛋白转录因子家族研究进展[J]. *热带农业科学*,2020,40(2):65-75.
- [38] 黄倩茹,刘晓慧,张爱冬,等. MYB 基因家族研究进展[J]. *江西农业学报*,2022,34(2):146-153,159.
- [39] 荣欢,任师杰,汪梓坪,等. 植物 NAC 转录因子的结构及功能研究进展[J]. *江苏农业科学*,2020,48(18):44-53.
- [40] 颜君,郭兴启,曹学成. WRKY 转录因子的基因组水平研究现状[J]. *生物技术通报*,2015,31(11):9-17.
- [41] 张计育,渠慎春,郭忠仁,等. 植物 bZIP 转录因子的生物学功能[J]. *西北植物学报*,2011,31(5):1066-1075.
- [42] 雷其冬,孙旭东,徐慧妮. 转录因子 TCP4 参与植物生长发育和抗逆调节研究进展[J]. *华北农学报*,2021,36(S1):210-214.
- [43] 安昌,陆琳,沈梦千,等. 植物 bHLH 基因家族研究进展及在药用植物中的应用前景[J]. *生物技术通报*,2023,39(10):1-16.
- [44] LAI X L, DAHER H, GALIEN A, et al. Structural basis for plant MADS transcription factor oligomerization[J]. *Computational and Structural Biotechnology Journal*,2019,17:946-953.
- [45] TIAN J F, ZHANG J H, FRANCIS F. Large-scale identification and characterization analysis of VQ family genes in plants, especially gymnosperms[J]. *International Journal Molecular Science*,2023,24(19):14968.
- [46] WU T, YANG Q H, ZHOU R, et al. Large-scale analysis of trihelix transcription factors reveals their expansion and evolutionary footprint in plants [J]. *Physiologia Plantarum*,2023,175(5):e14039.

(责任编辑:成纾寒)