

王楠艺, 范高领, 付文婷, 等. 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因鉴定及其在涝胁迫下的表达分析[J]. 江苏农业学报, 2025, 41(1): 134-149.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2025.01.016

辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因鉴定及其在涝胁迫下的表达分析

王楠艺¹, 范高领¹, 付文婷¹, 吴迪¹, 杨娅¹, 黄冬福¹, 王立浩², 吴康云³, 何建文¹
(1. 贵州省农业科学院辣椒研究所, 贵州 贵阳 550006; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081; 3. 农业农村部喀斯特山区作物基因资源与种质创新重点实验室, 贵州 贵阳 550006)

摘要: 为了探究辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族在响应涝胁迫中的作用, 本研究通过生物信息学方法对辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族蛋白理化性质、基因结构、染色体定位、顺式作用元件进行了全面分析。结果表明, 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族包含 91 个成员, 多数成员定位于细胞核。91 个成员可被分为 6 个亚族, 不同亚族的成员基因结构存在差异。 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因启动子区域主要包含植物生长发育元件、植物激素响应元件及逆境胁迫响应元件。对耐涝辣椒资源 GC41 和涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 在涝胁迫下的转录组数据进行分析, 结果表明, 在 GC41 中, CaC_2H_2-17 、 CaC_2H_2-87 在涝胁迫处理 3 d 时相对表达量高, CaC_2H_2-17 、 CaC_2H_2-87 在 GC39 中未表达。筛选出 CaC_2H_2-16 (Capana01g003556)、 CaC_2H_2-32 (Capana04g001616)、 CaC_2H_2-72 (Capana11g000176)、 CaC_2H_2-73 (Capana11g000178)、 CaC_2H_2-87 (Capana12g000773) 5 个转录因子, 这 5 个转录因子分别调控了 419 个、526 个、566 个、305 个、480 个差异表达基因。本研究结果为辣椒 C_2H_2 家族成员的功能解析及耐涝辣椒资源的分子育种提供了重要的理论依据和数据支持。

关键词: 辣椒; C_2H_2 型锌指蛋白; 涝胁迫; 生物信息学

中图分类号: S641.3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025) 01-0134-16

Identification of the C_2H_2 -type zinc finger protein family genes in *Capsicum annuum* L. and their expression analysis under waterlogging stress

WANG Nanyi¹, FAN Gaoling¹, FU Wenting¹, WU Di¹, YANG Ya¹, HUANG Dongfu¹,
WANG Lihao², WU Kangyun³, HE Jianwen¹

(1. Institute of Pepper, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang 550006, China; 2. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 3. Key Laboratory of Crop Genetic Resources and Germplasm Innovation in Karst Region, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Guiyang 550006, China)

收稿日期: 2024-06-03

基金项目: 贵州省农业科学院一般基金项目[黔农科一般基金 (2024) 26 号]; 贵州省山地农业关键核心技术攻关项目 (GZNYGJHX-2023008); 贵州省辣椒产业技术体系遗传育种功能实验室项目 (GZLJCYJSTX-02)

作者简介: 王楠艺 (1997-), 男, 贵州毕节人, 硕士, 助理研究员, 主要从事辣椒种质资源遗传改良与创新研究。(E-mail) wang-nanyi0202@163.com

通讯作者: 何建文, (E-mail) 569809092@qq.com

Abstract: To investigate the role of the *Capsicum annuum* L. C_2H_2 -type zinc finger protein family in response to waterlogging stress, the physical and chemical properties, gene structure, chromosome localization, and *cis*-acting elements of the C_2H_2 -type zinc finger protein family were comprehensively analyzed by bioinformatics methods. The results showed that the *Capsicum annuum* L. C_2H_2 -type zinc finger protein family contained 91 members, most of which were located in the nucleus. The 91

members could be divided into six subfamilies, and the gene structure of members in different subfamilies was different. The promoter regions of C₂H₂-type zinc finger protein family genes mainly included plant growth and development elements, plant hormone response elements, and abiotic stress response elements. The transcriptome data of the waterlogging-tolerant pepper GC41 and the waterlogging-sensitive pepper GC39 under waterlogging stress were analyzed. In GC41, *CaC₂H₂-17* and *CaC₂H₂-87* were highly expressed at 3 d under waterlogging stress, while *CaC₂H₂-17* and *CaC₂H₂-87* were not expressed in GC39. In this study, five transcription factors *CaC₂H₂-16* (Capana01g003556), *CaC₂H₂-32* (Capana04g001616), *CaC₂H₂-72* (Capana11g000176), *CaC₂H₂-73* (Capana11g000178), and *CaC₂H₂-87* (Capana12g000773) were screened out, and these five transcription factors regulated 419, 526, 566, 305, and 480 differentially expressed genes, respectively. The results of this study provide important theoretical basis and data support for the functional analysis of C₂H₂ family members in *Capsicum annuum* L. and molecular breeding of waterlogging-tolerant pepper.

Key words: *Capsicum annuum* L.; C₂H₂-type zinc finger protein; waterlogging stress; bioinformatics

锌指蛋白(Zinc-finger protein, ZFP)是一类广泛存在于真核生物中的转录因子,其多肽链通过结合锌离子(Zn²⁺)形成稳定的三维指状结构^[1],根据组氨酸(His)和半胱氨酸(Cys)残基的不同位置和数量,大致可分为C₂H₂、C₂H₅、C₃C₃、C₃HC₄、C₆、C₈等类型^[2-3]。其中C₂H₂型锌指蛋白参与植物的细胞分化、转录调控代谢、逆境胁迫响应等多种途径^[4]。

辣椒(*Capsicum annuum* L.)作为起源于南美洲秘鲁地区的重要经济作物,在中国有400多年的种植历史^[5]。目前,辣椒是中国播种面积和经济产值最大的蔬菜作物之一,贵州辣椒种植面积位列全国第一。辣椒属于浅根性植物,根系较弱,吸收根数量较少,虽然其抗旱能力强,但耐涝能力较弱^[6],贵州地处西南地区,降雨量多,水涝灾害对辣椒种植影响较大,积水会导致辣椒植株死亡,产量降低,造成严重经济损失。因此,挖掘辣椒耐涝基因是当前辣椒耐涝育种的重要工作。

目前C₂H₂型锌指蛋白已在多种植物中被鉴定,如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[7]、棉花(*Gossypium* spp)^[8]、水稻(*Oryza sativa* L.)^[9]、蓝莓(*Vaccinium* spp.)^[10]、大麻(*Cannabis sativa* L.)^[11]、核桃(*Juglans regia* L.)^[12]等。研究表明,C₂H₂型锌指蛋白参与植物生长发育及响应非生物胁迫。如在拟南芥中,C₂H₂型转录因子AtIDD5参与了植物生长发育和逆境胁迫反应的调控^[13],过表达*SICZFP1*可增强转基因拟南芥的耐低温能力^[14]、*OsMSR15*参与调控干旱胁迫下水稻生长发育相关基因的表达^[15]。在山新杨中,C₂H₂型锌指蛋白*PdZFP26*基因过表达可提高植物耐盐性^[16]。在苹果中,C₂H₂型转录因子MdZAT10可抑制植物

体对活性氧的清除能力,导致活性氧在体内积累,从而降低植物的抗旱性^[17]。以上研究结果表明,在植物应对非生物胁迫的过程中,C₂H₂型转录因子既可通过正向调控发挥积极作用,也可通过负向调控降低植物的抗胁迫能力。

目前尚无关于C₂H₂型锌指蛋白家族对辣椒涝胁迫响应机制的研究。因此,在辣椒中鉴定C₂H₂型锌指蛋白并探究其在辣椒涝胁迫中的响应机制具有重要意义。本研究拟选用2种耐涝性不同的辣椒资源为试验材料,基于全基因组进行生物信息学分析,并结合不同时期的转录组测序数据,系统探究辣椒C₂H₂型锌指蛋白在辣椒涝胁迫响应中的作用。同时,预测可能参与涝胁迫响应的基因,为培育辣椒耐涝资源提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为耐涝辣椒资源GC41及涝胁迫敏感型辣椒资源GC39^[18]。试验在贵州省贵阳市农业科学院辣椒研究所猫坡塘大棚内进行。2023年3月9日将耐涝辣椒资源GC41及涝胁迫敏感型辣椒资源GC39分别播种于漂盘中,采用漂浮育苗方式培育,待幼苗长至四叶一心时,移栽至营养钵(直径7.5 cm,高9.0 cm)中,钵内填充土壤和育苗基质(2:1,体积比)。幼苗培育至六叶一心后,选择长势一致的植株进行涝胁迫处理。

将植株置于蓝色封底大盆(长65 cm,宽48 cm,高15 cm)中,进行持续淹水处理,每天补水以保持水面始终高于土面2~3 cm,水涝胁迫持续处理9 d。9 d后,停止水涝胁迫持续处理,将植株从水中移出,转为常规管理,继续培养3 d。分别在水涝胁迫

处理前、水涝胁迫处理 3 d、水涝胁迫处理 6 d、水涝胁迫处理 9 d、常规管理 3 d 采集植株叶片,将叶片用纯水清洗干净后用液氮速冻,随后转移至 -80°C 超低温冰箱保存,用于转录组测序。每个处理重复 3 次,每个重复选取 10 株植株进行检测。

1.2 辣椒 C_2H_2 基因的鉴定与理化性质分析

从茄科基因组数据库 (Sol Genomics Network, https://solgenomics.net/ftp/genomes/Capsicum_annuum/C.annuum_zunla/assemblies/) 中下载 Zunla-1 辣椒基因组与注释文件。从拟南芥 TAIR 数据库 (<http://www.arabidopsis.org>) 中下载拟南芥 C_2H_2 型锌指蛋白氨基酸序列,将其作为参考序列构建文库,在 Zunla-1 辣椒基因组数据库中进行本地 BLASTP 比对,获得辣椒 C_2H_2 候选基因。将候选基因提交到美国国家生物技术信息中心 (NCBI) 中的 Batch CDD search、Swiss-Prot 和 InterPro 数据库进行比对和功能验证。将验证后的蛋白质序列提交至 ExPasy 工具 (http://web.expasy.org/compute_pi),对 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员的蛋白质理化性质进行分析,包括氨基酸数量、相对分子量、理论等电点、不稳定系数、亲水性平均系数等。利用 WOLFPSORT 在线网站 (<http://www.genscript.com/wolf-psort.html>) 预测辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员的亚细胞定位,以确定其在细胞内的位置分布。

1.3 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族系统进化树构建

通过 MAFFT 软件对 91 个辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白 (CaC_2H_2) 成员的氨基酸序列进行序列比对,利用 IQ-tree 软件采用最大似然法 (Maximum likelihood) 构建辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员系统进化树。所用模型为 VT+F+R4,进行 1 000 次重复验证。利用在线工具 ITOL 对进化树进行美化。

1.4 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白保守基序和基因结构分析

利用 MEME 网站 (<http://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 分析 CaC_2H_2 型锌指蛋白的保守基序,设定最大基序数为 10。利用软件 TBtools 从基因组注释文件中提取 CaC_2H_2 型锌指蛋白编码序列 (CDS)。利用 TBtools 绘制 CaC_2H_2 型锌指蛋白家族成员进化树和分析基因结构。

1.5 辣椒 C_2H_2 基因染色体位置分布和串联重复鉴定

利用软件 TBtools 从基因组文件与基因注释文件中提取辣椒 C_2H_2 基因的染色体位置信息,并构建

辣椒 C_2H_2 基因 (CaC_2H_2) 在染色体上的物理分布图谱。利用软件 MCScanX 计算分析辣椒 C_2H_2 在染色体上存在的串联重复,定位在同一染色体 200 kb 以内共线性被鉴定为串联复制。使用 MCScanX 软件对 CaC_2H_2 基因在染色体上的串联重复进行分析。串联重复基因是指在同一染色体上多个序列连续重复出现且物理距离小于 200 kb 的基因。共线性分析进一步揭示基因间的重复模式和进化关系。

1.6 物种内共线性分析

利用 TBtools 和 MCScanX 软件对辣椒不同染色体间 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员的共线性基因对进行计算分析。将分析结果导入 Circos 软件构建辣椒染色体间的共线性关系图。图中红色线条标注 CaC_2H_2 型锌指蛋白家族成员之间的共线性基因对,直观展示其不同染色体上的共线性关系。

1.7 物种间共线性分析

利用 TBtools 和 MCScanX 软件对辣椒与拟南芥、水稻的 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员的共线性关系进行计算与分析。共线性分析结果用于绘制物种间共线性关系图,以直观展示不同物种间 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因组的保守性。图中使用红色线条标注辣椒与拟南芥、水稻的 C_2H_2 共线性基因对。

1.8 启动子区域顺式作用元件

利用 TBtools 提取 CaC_2H_2 基因上游 2 000 bp 的序列作为启动子序列,使用在线软件 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html>) 进行顺式作用元件预测分析。

1.9 涝胁迫下辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因表达模式分析

根据转录组测序数据中辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员的每百万映射片段的外显子模型的每千碱基片段数 (FPKM) 值,利用 TBtools 软件进行热图绘制,直观展示基因在不同处理条件下的表达模式。

1.10 涝胁迫下 C_2H_2 转录因子调控网络分析

从前期转录组测序数据中提取 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员在涝胁迫处理下 5 个时期的表达量。以 q 值 < 0.05 为标准筛选差异表达基因 (DEG),对同一资源不同处理的差异表达基因取交集,并对 2 个辣椒资源的差异表达基因取并集。利用 Samtools 提取筛选出差异表达基因上游 2 000 bp 序列,并将其提交至 PlantTFDB 数据库进行转录因子结合位点预

测,预测参数采用默认阈值。利用 Gephi 0.10.1 (<https://gephi.org/>) 构建 C₂H₂ 型锌指蛋白家族基因的转录调控网络,为其调控机制的研究提供直观参考。

2 结果与分析

2.1 辣椒 C₂H₂ 型锌指蛋白家族成员全基因组鉴定及蛋白质理化性质分析

如表 1 所示,在辣椒 Zunla-1 基因组中鉴定得到 C₂H₂ 型锌指蛋白家族成员 91 个,根据其在染色体上分

布的位置顺序命名为 CaC₂H₂-01 (Capana00g000052) ~ CaC₂H₂-91 (Capana12g002763)。91 个辣椒 C₂H₂ 型锌指蛋白氨基酸的数量为 110~1 288 个,蛋白质相对分子量为 12 172.36~141 600.95,理论等电点为 4.53~9.94,不稳定系数为 18.71~74.62,脂肪族指数为 45.91~112.36,亲水性平均系数为 -1.214~-0.106。亚细胞结构定位预测结果表明,CaC₂H₂ 蛋白主要分布在细胞核中,仅有 6 个 CaC₂H₂ 蛋白定位于其他位置(细胞质、叶绿体及线粒体)。

表 1 辣椒 C₂H₂ 型锌指蛋白家族蛋白理化性质

Table 1 Physicochemical properties of C₂H₂-type zinc finger protein family proteins in *Capsicum annuum* L.

名称	基因登录号	氨基酸数量 (个)	相对分子量	理论等电点	不稳定系数	脂肪族指数	亲水性 平均系数	亚细胞定位
CaC ₂ H ₂ -01	Capana00g000052	154	17 632.32	9.43	57.41	72.86	-0.495	细胞核
CaC ₂ H ₂ -02	Capana00g000692	246	28 308.53	6.99	34.60	66.10	-0.802	细胞核
CaC ₂ H ₂ -03	Capana00g000811	246	28 267.61	7.79	34.35	67.28	-0.785	细胞核
CaC ₂ H ₂ -04	Capana00g001024	291	32 620.35	7.04	53.83	67.01	-0.765	细胞核
CaC ₂ H ₂ -05	Capana00g001119	209	23 830.61	9.08	36.73	67.08	-0.741	细胞核
CaC ₂ H ₂ -06	Capana00g003787	381	43 926.48	8.40	67.59	61.92	-0.815	细胞核
CaC ₂ H ₂ -07	Capana00g005106	724	80 840.40	8.70	46.35	74.64	-0.635	细胞核
CaC ₂ H ₂ -08	Capana01g000172	247	27 372.50	5.22	63.30	50.61	-0.870	细胞核
CaC ₂ H ₂ -09	Capana01g000620	407	45 715.16	6.47	53.57	57.00	-1.042	细胞核
CaC ₂ H ₂ -10	Capana01g000623	284	32 327.46	8.93	50.36	52.92	-0.869	细胞核
CaC ₂ H ₂ -11	Capana01g001051	261	28 859.43	5.44	66.86	53.52	-0.881	细胞核
CaC ₂ H ₂ -12	Capana01g001112	824	92 534.52	6.22	49.17	73.13	-0.438	细胞核
CaC ₂ H ₂ -13	Capana01g002196	447	50 519.80	6.94	42.78	50.81	-1.214	细胞核
CaC ₂ H ₂ -14	Capana01g003019	322	36 381.45	5.62	46.39	89.04	-0.267	叶绿体
CaC ₂ H ₂ -15	Capana01g003554	529	59 787.71	6.07	42.98	58.62	-1.054	细胞核
CaC ₂ H ₂ -16	Capana01g003556	189	20 958.15	4.80	38.40	74.71	-0.603	细胞核
CaC ₂ H ₂ -17	Capana01g004050	365	41 547.40	5.73	38.39	63.04	-0.705	细胞核
CaC ₂ H ₂ -18	Capana01g004312	850	96 133.52	6.36	48.68	70.31	-0.487	细胞核
CaC ₂ H ₂ -19	Capana02g003306	460	51 323.58	5.54	48.00	67.15	-0.614	细胞核
CaC ₂ H ₂ -20	Capana02g003311	449	50 008.94	5.29	51.74	65.77	-0.630	细胞核
CaC ₂ H ₂ -21	Capana02g003457	189	20 809.90	8.96	61.76	55.71	-0.621	细胞核
CaC ₂ H ₂ -22	Capana03g000104	395	45 712.39	8.97	34.35	74.53	-0.792	细胞核
CaC ₂ H ₂ -23	Capana03g000169	537	58 049.95	8.93	49.22	57.49	-0.596	细胞核
CaC ₂ H ₂ -24	Capana03g000849	486	54 439.38	8.53	60.02	62.96	-0.823	细胞核
CaC ₂ H ₂ -25	Capana03g000879	573	65 420.75	5.03	49.04	52.76	-1.204	细胞核
CaC ₂ H ₂ -26	Capana03g002681	843	96 079.31	6.54	43.25	69.41	-0.706	细胞核
CaC ₂ H ₂ -27	Capana03g002746	352	39 742.12	8.94	45.67	75.85	-0.608	叶绿体
CaC ₂ H ₂ -28	Capana03g003364	154	17 388.02	6.34	40.53	53.25	-0.934	细胞核
CaC ₂ H ₂ -29	Capana03g004534	186	20 517.23	8.81	53.85	63.39	-0.590	细胞核
CaC ₂ H ₂ -30	Capana04g000658	217	22 936.50	6.85	60.64	56.64	-0.565	细胞核

续表1 Continued1

名称	基因登录号	氨基酸数量 (个)	相对分子量	理论等电点	不稳定系数	脂肪族指数	亲水性 平均系数	亚细胞定位
CaC ₂ H ₂ -31	Capana04g001373	354	39 751.04	9.12	55.96	62.51	-0.717	细胞核
CaC ₂ H ₂ -32	Capana04g001616	516	57 630.31	6.14	48.06	63.33	-0.762	细胞核
CaC ₂ H ₂ -33	Capana04g001771	391	44 720.96	6.90	31.90	79.72	-0.624	细胞核
CaC ₂ H ₂ -34	Capana05g000111	277	31 252.63	8.70	37.43	57.26	-0.700	细胞核
CaC ₂ H ₂ -35	Capana05g000205	236	25 692.57	6.79	39.25	75.25	-0.352	细胞核
CaC ₂ H ₂ -36	Capana05g000911	311	35 825.10	5.99	52.83	70.32	-0.780	细胞核
CaC ₂ H ₂ -37	Capana05g000979	571	65 085.88	9.04	42.97	51.56	-1.048	细胞核
CaC ₂ H ₂ -38	Capana05g001612	482	53 501.20	6.27	52.11	58.71	-0.906	细胞核
CaC ₂ H ₂ -39	Capana05g002528	359	40 209.47	6.60	58.74	51.36	-0.958	细胞核
CaC ₂ H ₂ -40	Capana06g000126	185	20 756.61	5.26	63.92	64.32	-0.888	细胞核
CaC ₂ H ₂ -41	Capana06g000455	165	18 916.81	9.58	60.47	64.42	-0.654	细胞核
CaC ₂ H ₂ -42	Capana06g000456	163	18 592.48	9.24	38.73	70.06	-0.782	细胞核
CaC ₂ H ₂ -43	Capana06g000560	334	36 289.01	6.94	52.44	55.84	-0.725	细胞核
CaC ₂ H ₂ -44	Capana06g001117	206	23 557.33	8.48	56.62	61.12	-0.821	细胞核
CaC ₂ H ₂ -45	Capana06g001392	435	48 343.34	7.62	43.04	66.85	-0.678	细胞核
CaC ₂ H ₂ -46	Capana06g001549	202	22 692.93	5.31	56.35	56.98	-0.740	细胞核
CaC ₂ H ₂ -47	Capana06g001652	312	34 845.11	8.41	72.88	52.18	-0.956	细胞核
CaC ₂ H ₂ -48	Capana06g001668	325	35 689.63	7.18	49.24	56.68	-0.855	细胞核
CaC ₂ H ₂ -49	Capana07g000204	918	100 148.68	9.51	39.67	73.77	-0.573	细胞核
CaC ₂ H ₂ -50	Capana07g000765	315	34 727.24	9.32	27.84	62.86	-0.899	细胞核
CaC ₂ H ₂ -51	Capana07g002446	331	37 123.28	5.64	43.13	64.53	-0.863	细胞核
CaC ₂ H ₂ -52	Capana08g000101	284	31 725.10	6.46	55.41	63.17	-0.745	细胞核
CaC ₂ H ₂ -53	Capana08g000102	304	33 429.91	8.20	45.93	58.06	-0.746	细胞核
CaC ₂ H ₂ -54	Capana08g001132	624	68 961.70	4.53	31.65	81.43	-0.205	细胞核
CaC ₂ H ₂ -55	Capana08g001163	650	74 063.31	8.35	58.08	69.85	-0.951	细胞核
CaC ₂ H ₂ -56	Capana08g001377	378	41 846.41	6.60	44.27	71.98	-0.451	细胞核
CaC ₂ H ₂ -57	Capana08g001588	169	19 029.27	5.96	47.56	58.40	-0.811	线粒体
CaC ₂ H ₂ -58	Capana08g001596	240	27 726.71	9.31	54.20	66.17	-0.918	细胞核
CaC ₂ H ₂ -59	Capana08g001666	648	69 671.43	8.99	46.31	77.36	-0.449	细胞核
CaC ₂ H ₂ -60	Capana08g001678	301	34 918.03	6.09	57.46	59.04	-1.150	细胞核
CaC ₂ H ₂ -61	Capana08g002245	281	29 815.18	6.80	57.92	54.88	-0.718	细胞核
CaC ₂ H ₂ -62	Capana09g000727	455	45 857.32	7.78	34.13	71.58	-0.259	细胞核
CaC ₂ H ₂ -63	Capana09g001075	292	33 249.19	9.23	22.48	85.14	-0.327	细胞质
CaC ₂ H ₂ -64	Capana09g001347	110	12 172.36	6.37	37.07	112.36	-0.106	细胞质
CaC ₂ H ₂ -65	Capana09g001677	189	21 189.49	5.17	57.70	72.22	-0.914	细胞核
CaC ₂ H ₂ -66	Capana09g001678	276	31 437.91	7.77	69.32	57.28	-0.930	细胞核
CaC ₂ H ₂ -67	Capana09g002265	345	38 007.49	9.94	64.50	45.91	-0.941	细胞核
CaC ₂ H ₂ -68	Capana09g002339	270	29 248.36	5.10	42.63	63.93	-0.731	细胞核
CaC ₂ H ₂ -69	Capana10g002181	211	24 309.64	9.26	39.71	49.48	-1.028	细胞核

续表1 Continued1

名称	基因登录号	氨基酸数量 (个)	相对分子量	理论等电点	不稳定系数	脂肪族指数	亲水性 平均系数	亚细胞定位
CaC ₂ H ₂ -70	Capana10g002230	273	30 255.37	8.79	49.20	54.95	-0.585	细胞核
CaC ₂ H ₂ -71	Capana11g000174	208	23 875.18	7.35	52.33	46.54	-1.073	细胞核
CaC ₂ H ₂ -72	Capana11g000176	317	34 309.71	6.18	53.56	58.52	-0.730	细胞核
CaC ₂ H ₂ -73	Capana11g000178	242	27 458.62	6.42	38.93	67.36	-0.754	细胞核
CaC ₂ H ₂ -74	Capana11g000213	263	28 600.71	4.97	36.92	63.04	-0.859	细胞核
CaC ₂ H ₂ -75	Capana11g000254	462	52 416.26	6.09	37.29	88.16	-0.476	细胞质
CaC ₂ H ₂ -76	Capana11g000558	467	52 242.70	6.01	46.43	62.01	-1.064	细胞核
CaC ₂ H ₂ -77	Capana11g000716	273	31 547.92	6.33	51.96	78.94	-0.584	细胞核
CaC ₂ H ₂ -78	Capana11g000718	153	17 355.94	9.37	56.38	69.54	-0.552	细胞核
CaC ₂ H ₂ -79	Capana11g000739	176	20 166.26	9.23	74.62	68.75	-0.605	细胞核
CaC ₂ H ₂ -80	Capana11g000748	162	18 100.94	9.34	54.86	77.10	-0.387	细胞核
CaC ₂ H ₂ -81	Capana11g001436	268	30 188.40	6.75	68.09	59.70	-0.899	细胞核
CaC ₂ H ₂ -82	Capana11g001906	551	61 974.49	5.97	44.00	55.88	-1.062	细胞核
CaC ₂ H ₂ -83	Capana11g002319	215	23 148.70	7.87	41.76	59.95	-0.578	细胞核
CaC ₂ H ₂ -84	Capana12g000420	428	48 975.05	5.43	43.03	70.61	-0.705	细胞核
CaC ₂ H ₂ -85	Capana12g000577	1 288	14 1600.95	6.50	47.13	77.41	-0.416	细胞核
CaC ₂ H ₂ -86	Capana12g000772	147	16 191.08	6.65	74.06	67.69	-0.586	细胞核
CaC ₂ H ₂ -87	Capana12g000773	228	24 975.91	8.98	68.21	62.50	-0.603	细胞核
CaC ₂ H ₂ -88	Capana12g001131	127	14 226.30	9.55	18.71	60.71	-0.953	细胞核
CaC ₂ H ₂ -89	Capana12g002116	390	44 564.54	9.33	27.89	83.92	-0.330	细胞核
CaC ₂ H ₂ -90	Capana12g002464	357	40 007.59	5.96	68.45	57.93	-0.941	细胞核
CaC ₂ H ₂ -91	Capana12g002763	354	40 034.03	7.08	53.40	67.80	-1.033	细胞核

2.2 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因染色体定位

为直观展示出 CaC_2H_2 家族在染色体上的分布,根据辣椒基因组注释文件,利用 TBtools 绘制 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因分布图。如图 1 所示,84 个辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因分布在辣椒 12 条染色体上,其中 11 号染色体上分布的基因最多,共 13 个 CaC_2H_2 基因,10 号染色体上分布的基因最少,仅有 2 个 CaC_2H_2 基因。其余 7 个 CaC_2H_2 基因未锚定至染色体。

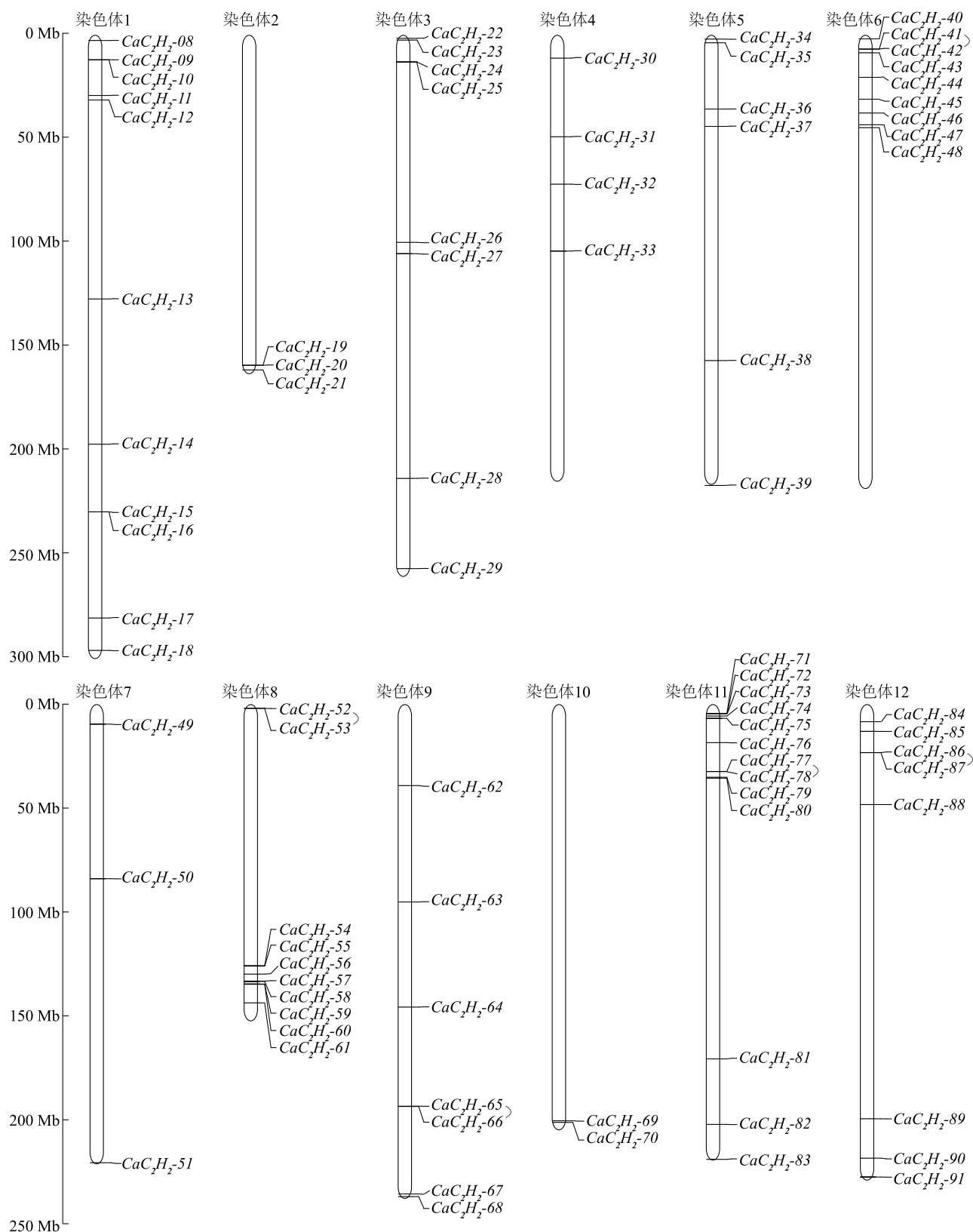
2.3 辣椒与拟南芥 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因进化树分析

为研究辣椒和拟南芥 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因之间的进化关系,利用 IQ-tree 软件基于最大似然法构建系统进化树。如图 2 所示,系统进化分析结果表明,辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因可分为 6 个亚家族,分别命名为 I ~ VI,其中第 VI 亚族 C_2H_2 数量最多,为 41 个,第 V 亚族 C_2H_2 数量最少,仅有 2 个。

进一步分析结果表明,辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白转录因子与拟南芥 C_2H_2 型锌指蛋白在进化关系上表现出较近的亲缘性。

2.4 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因结构及保守基序分析

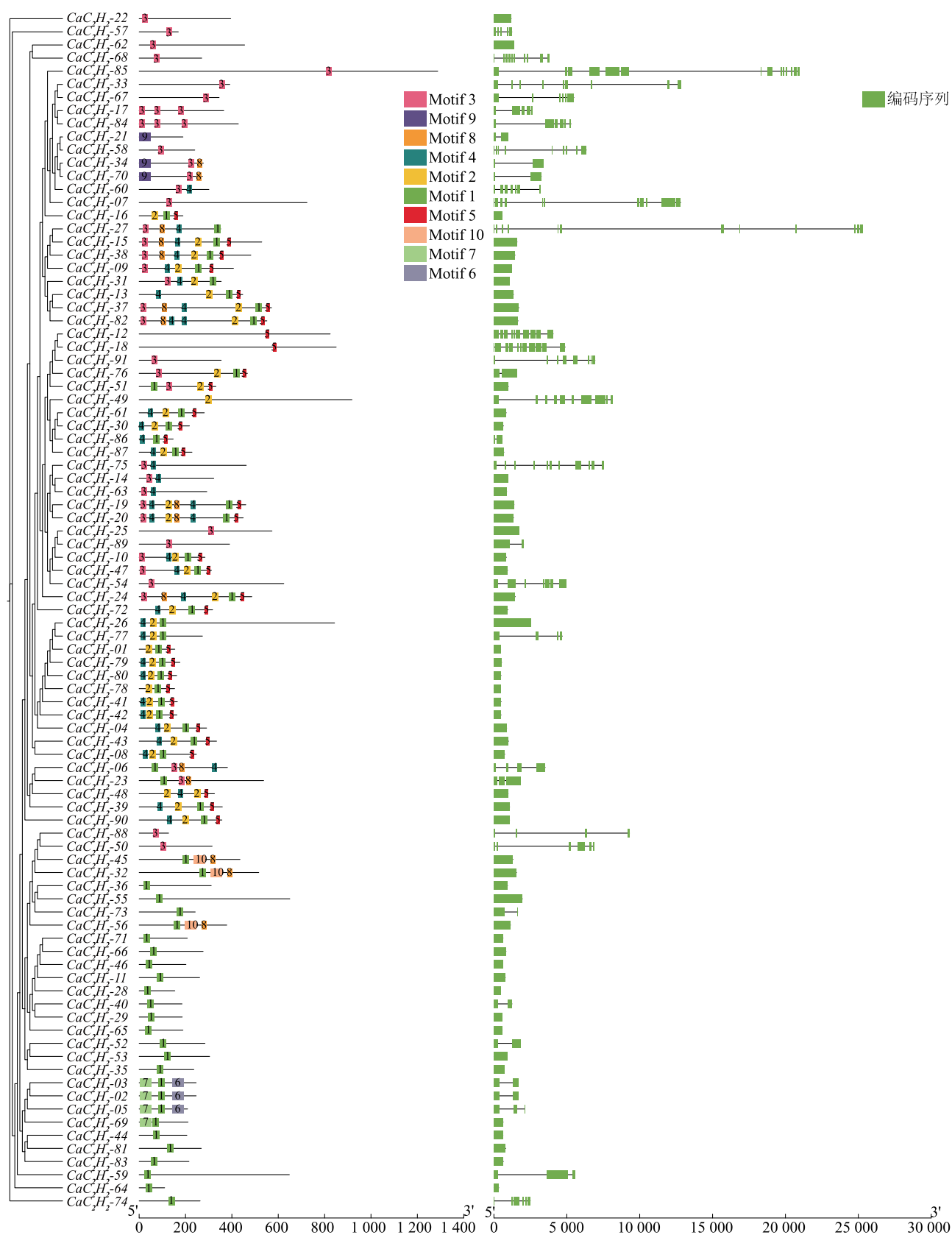
如图 3 所示,辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因含有 10 个不同的保守结构域,分别命名为 Motif1 ~ Motif10,系统进化树分析结果表明,同一亚族的基因具有相似的结构。其中, Motif3 为 C_2H_2 型锌指蛋白基因家族里分布最广的结构域,共有 39 个 CaC_2H_2 基因含有 Motif3,14 个 CaC_2H_2 基因含有 Motif3,表明 Motif3 在辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族中起关键性作用。辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族大部分成员基因中只含有 1 个编码序列(CDS),少部分成员基因中含有多个 CDS,其中 CaC_2H_2 -85 中 CDS 数量最多,基因结构最复杂。

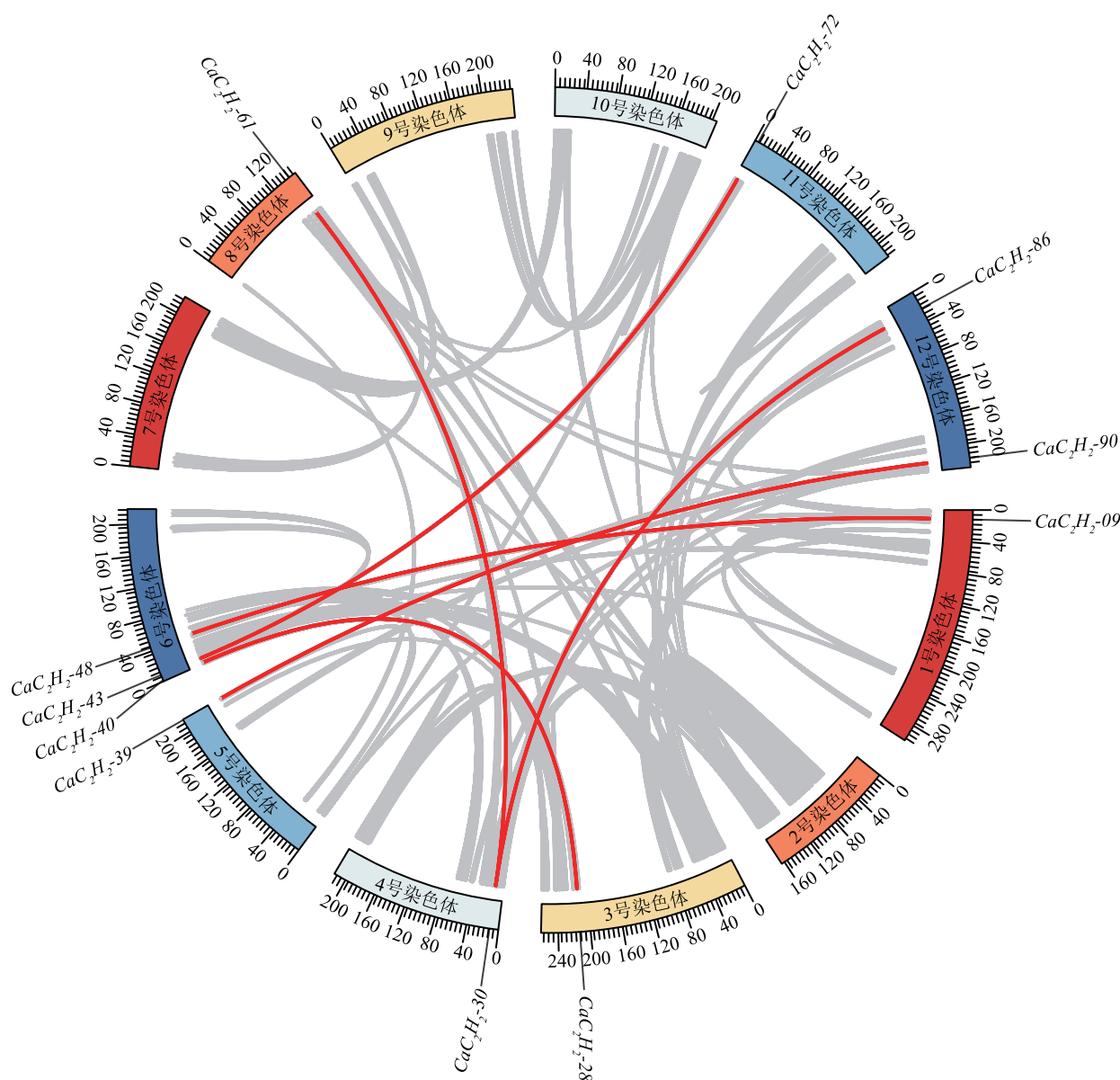
图 1 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因的染色体定位Fig.1 Chromosomal localization of the C_2H_2 -type zinc finger protein family genes in *Capsicum annuum* L.



为了解释C₂H₂锌指蛋白的扩展机制,利用 MC-ScanX 程序对基因重复事件进行分析,共鉴定出 6 对片段重复基因(图 4),分别为*CaC₂H₂-28/CaC₂H₂-40*(Capana03g003364/Capana06g000126)、*CaC₂H₂-09/CaC₂H₂-48* (Capana01g000620/Capana06g001668)、*CaC₂H₂-30/CaC₂H₂-61*(Capana04g000658/Capana08g-

为进一步研究C₂H₂型锌指蛋白家族的进化关系,本研究对双子叶代表植物拟南芥和单子叶代表植物水稻与辣椒中C₂H₂型锌指蛋白基因的共线性

图3 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因结构及保守基序分析Fig.3 Gene structure and motif analysis of C_2H_2 -type zinc finger protein family members in *Capsicum annuum* L.

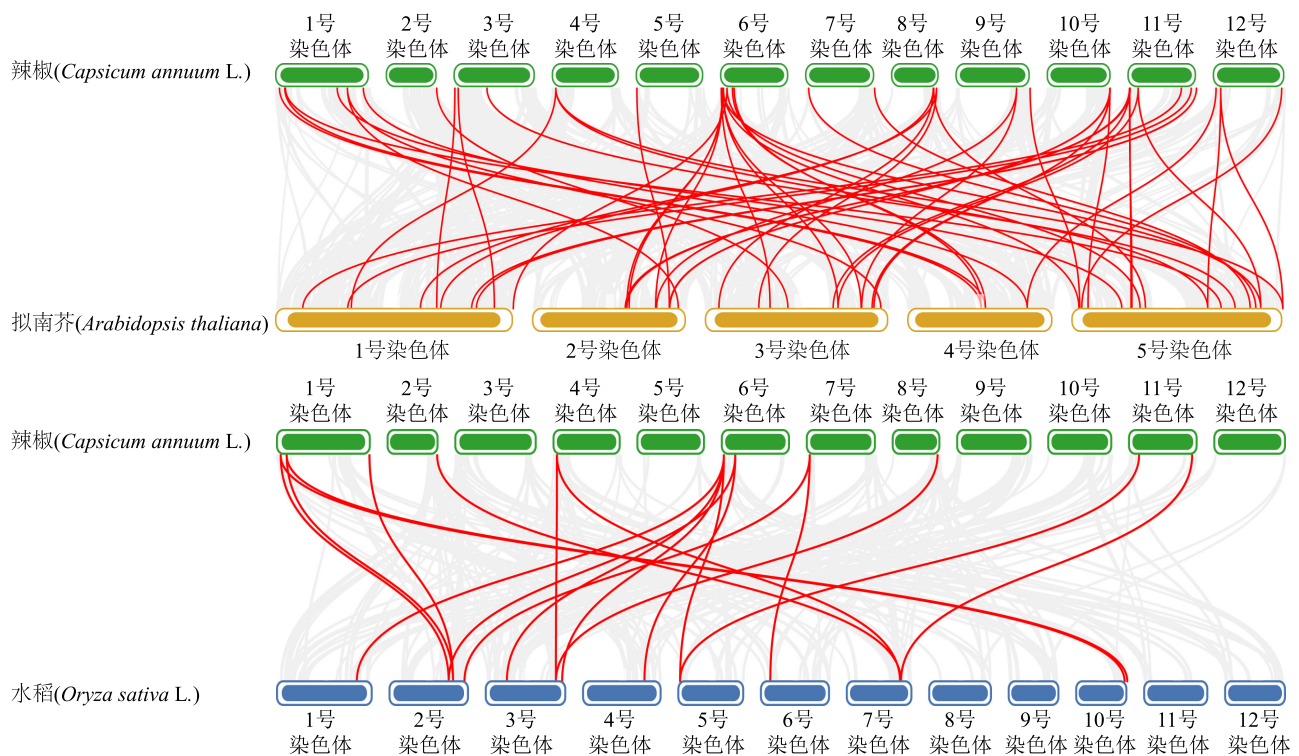
图4 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因共线性分析Fig.4 Collinearity analysis of C_2H_2 -type zinc finger protein family genes in *Capsicum annuum* L.

进行了分析(图5)。在辣椒与拟南芥中发现了59对同源基因;在辣椒与水稻中发现了19对同源基因,表明 C_2H_2 型锌指蛋白基因在进化过程中具有一定的保守性,并可能在植物的某些生物学功能中通过相同或相似的遗传机制发挥作用。

2.6 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因启动子区域顺式作用元件分析

对辣椒中的91个 C_2H_2 基因上游2 000 bp片段的启动子区域进行分析,分析结果表明,辣椒 C_2H_2 启动子区域的顺式作用元件可分为生长发育元件、

激素响应元件及生物和非生物胁迫元件3大类(图6)。大部分的辣椒 C_2H_2 基因富含光响应元件,如Box 4、G-Box、GT1-motif等,表明辣椒 C_2H_2 可能参与光信号途径调控,影响植物光形态建成。所有辣椒 C_2H_2 启动子序列均含有至少一个激素响应相关元件,如ABRE(脱落酸响应元件)、ERE(乙烯响应元件)、CGTCA-motif(茉莉酸甲酯响应元件)、P-box(赤霉素响应元件)等,说明 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因可能通过调节植物激素响应途径,参与抵抗逆境胁迫。所有的 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员启动子序



红色线条分别表示辣椒和拟南芥、水稻 C_2H_2 型锌指蛋白基因共线,灰色线条表示辣椒和拟南芥、水稻其他基因共线。

图5 辣椒与拟南芥、水稻 C_2H_2 型锌指蛋白基因共线性分析

Fig.5 Collinearity analysis of C_2H_2 -type zinc finger protein genes in *Capsicum annuum* L., *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa* L.

列均含有与生物和非生物胁迫响应相关的元件,且多数成员基因启动子区域包含多个 MYB、MYC 结合位点,表明这些基因可能在响应干旱、涝害、冷害等非生物胁迫过程中起到积极作用。同时几乎一半的辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员启动子序列含有创伤修复响应元件,表明其可能在辣椒遭受外界损伤时参与修复。启动子顺式作用元件分析结果表明,辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员广泛参与辣椒的生长发育过程,并在逆境胁迫响应中发挥重要作用。

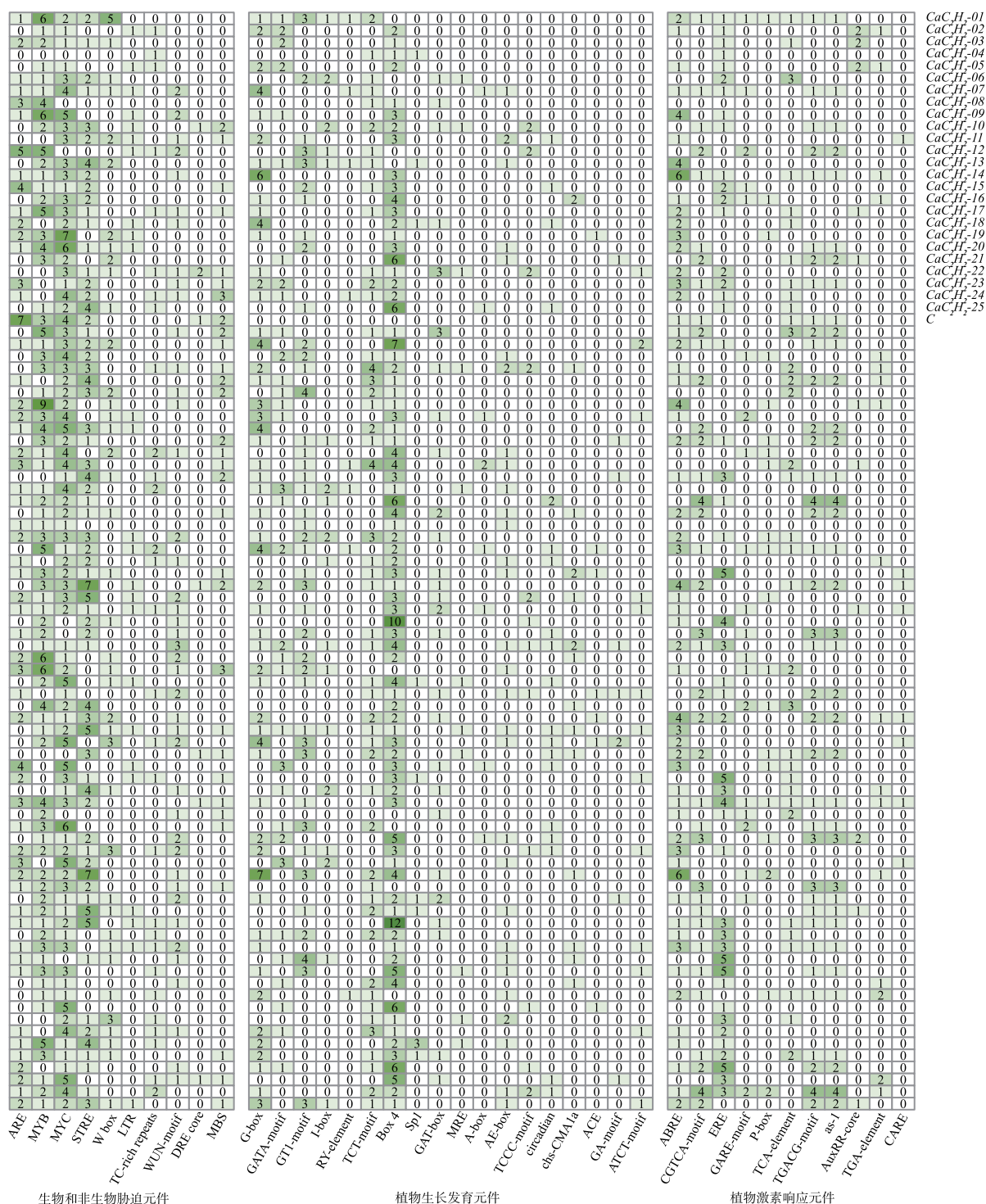
2.7 涝胁迫下辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因表达分析

为研究涝胁迫下辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族基因的表达模式,对耐涝辣椒资源 GC41 和涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 在涝胁迫下不同时期的转录组数据进行分析。如图 7 所示,随着涝胁迫处理时间的延长,在 GC41 和 GC39 中, CaC_2H_2 -68、 CaC_2H_2 -74 相对表达量升高,在涝胁迫处理 9 d 时 CaC_2H_2 -68、 CaC_2H_2 -74 相对表达量最高,恢复正常管理后, CaC_2H_2 -68、 CaC_2H_2 -74 相对表达量下降。在 GC41 中, CaC_2H_2 -17、 CaC_2H_2 -87 在涝胁迫处理 3 d 时相对

表达量高, CaC_2H_2 -17、 CaC_2H_2 -87 在 GC39 中未表达。

2.8 辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白转录因子调控基因预测

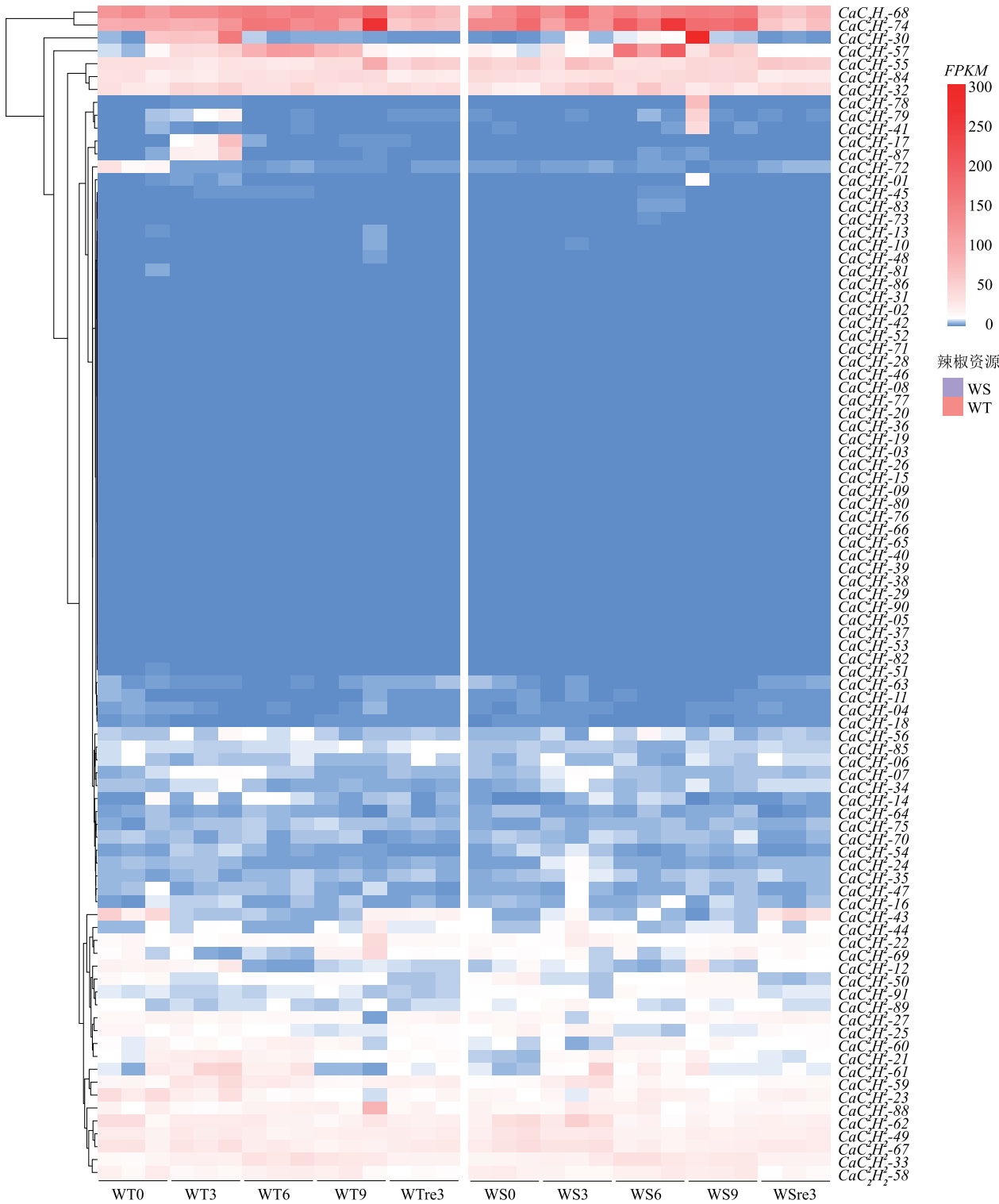
转录因子参与调控基因的表达,在植物对环境胁迫的应答过程中发挥重要作用。为探究辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白与涝胁迫下差异表达基因的关系,本研究利用 PlantTFDB 数据库对涝胁迫下 5 个时期共有的差异表达基因上游 2 000 bp 序列进行了转录因子结合位点的预测分析。根据预测结果筛选得到了 5 个差异表达的 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因,分别为 CaC_2H_2 -16 (Capana01g003556)、 CaC_2H_2 -32 (Capana04g001616)、 CaC_2H_2 -72 (Capana11g000176)、 CaC_2H_2 -73 (Capana11g000178)、 CaC_2H_2 -87 (Capana12g000773),这 5 个基因编码的转录因子分别调控了 419 个、526 个、566 个、305 个、480 个差异表达基因。进一步分析发现,其中有 236 个差异表达基因只受 1 个 C_2H_2 转录因子的调控,307 个差异表达基因受 2 个 C_2H_2 转录因子的调控,275 个差异表达基因受 3 个 C_2H_2 转录因子的调控,123 个差异表达基因受 4 个 C_2H_2 转录因子的调控,26 个差异表达基因受 5 个 C_2H_2 转录因子的调控(图 8)。



G-box, GATA-motif, GT1-motif, I-box, MRE, RY-element, TCT-motif, Box 4, circadian, Sp1, CAT-motif, GA-motif, A-box, AE-box, ATCT-motif, ACE, TCCC-motif, chs-CMA1a 为植物生长发育响应元件; ABRE 为脱落酸响应元件; CGTCA-motif, TGACG-motif 为茉莉酸甲酯响应元件; ERE 为乙烯响应元件; GARE-motif, P-box, CARE 为赤霉素响应元件; TCA-element, as-1 为水杨酸响应元件; AuxRR-core, TGA-element 为生长素响应元件; ARE 为缺氧响应元件; MBS 为 MYB 家族转录因子结合位点; MYB 为 MYB 家族转录因子结合位点结合位点; MYC 为 MYC 家族转录因子结合位点; STRE 为应激胁迫响应元件; W box, DRE core 为非生物胁迫响应元件; LTR 为低温响应元件; TC-rich repeats 为生物胁迫响应元件; WUN-motif 为创伤响应元件。

图 6 辣椒 C₂H₂ 型锌指蛋白家族启动子顺式作用元件分析

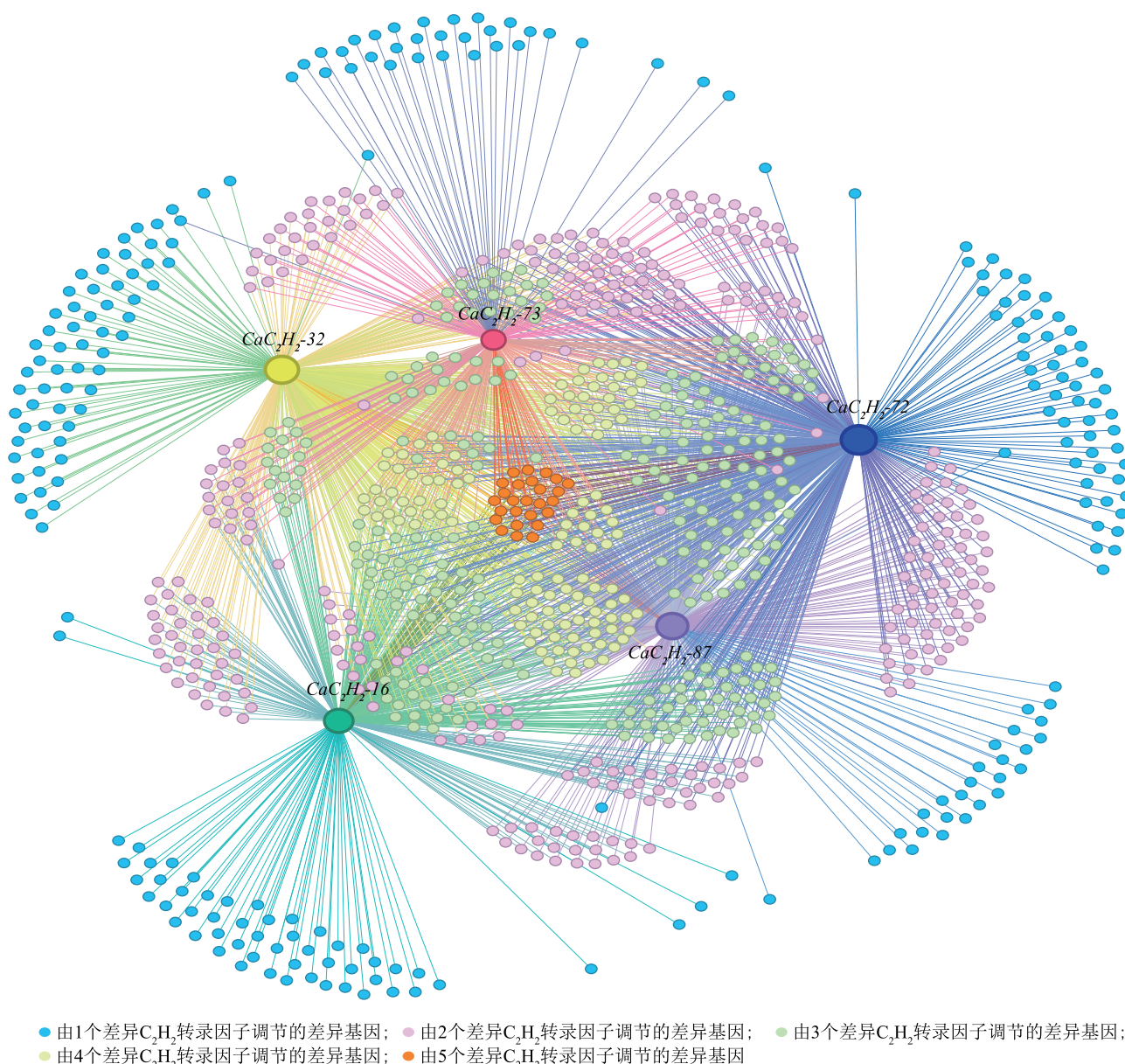
Fig.6 Analysis of *cis*-acting elements in the promoter of C₂H₂-type zinc finger protein family in *Capsicum annuum* L.



WT:耐涝辣椒资源 GC41;WS:涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39。WT0:耐涝辣椒资源 GC41 涝胁迫处理前;WT3:耐涝辣椒资源 GC41 涝胁迫处理 3 d;WT6:耐涝辣椒资源 GC41 涝胁迫处理 6 d;WT9:耐涝辣椒资源 GC41 涝胁迫处理 9 d;WTre3:耐涝辣椒资源 GC41 涝胁迫 9 d 后恢复常规管理 3 d;WS0:涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 涝胁迫处理前;WS3:涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 涝胁迫处理 3 d;WS6:涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 涝胁迫处理 6 d;WS9:涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 涝胁迫处理 9 d;WSre3:涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 涝胁迫 9 d 后恢复常规管理 3 d。FPKM:每百万映射片段的外显子模型的每千碱基片段数。

图 7 辣椒C₂H₂型锌指蛋白家族成员基因在涝胁迫下的表达量热图

Fig.7 Heatmap of expression levels of *Capsicum annuum* L. C₂H₂-type zinc finger protein family genes under waterlogging stress

图8 辣椒 C_2H_2 转录因子基因调控网络图Fig.8 Regulatory network diagram of C_2H_2 transcription factor genes in *Capsicum annuum* L.

3 讨论

基因是调控植物生长、发育及抵抗逆境胁迫的重要因素,随着基因组学与测序技术的发展,基因功能的研究已逐步从单个基因扩展到基因家族。 C_2H_2 型锌指蛋白是植物中最大的核酸结合蛋白家族之一,其特有的锌指结构域能与DNA、RNA、蛋白质相结合,从而调控靶基因,参与植物胁迫响应、激素响应及生长发育等多种生物过程^[19-20]。目前, C_2H_2 型锌指蛋白家族已在拟南芥、水稻、油菜和甘

蓝等物种中被鉴定,本研究对辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族进行了鉴定和分析。

本研究基于 Zunla-1 辣椒基因组数据鉴定出 91 个 C_2H_2 型锌指蛋白,系统进化分析可将其分为 6 个亚家族,其中第Ⅵ亚族成员最多,有 41 个。理化性质分析结果表明,91 个成员的蛋白质相对分子量、氨基酸数目、等电点等存在较大差异。亚细胞定位结果表明,大多数 C_2H_2 型锌指蛋白定位在细胞核上,这与郭智滨等^[21]对大豆 C_2H_2 型锌指蛋白家族鉴定的结果一致,与其作为转录因子调控基因表达的

功能相符。也有少数 C_2H_2 型锌指蛋白定位在细胞质、叶绿体上,表明这些成员可能存在其他特殊的功能,有待进一步研究分析。启动子顺式作用元件分析结果表明,辣椒 C_2H_2 启动子区域富含调控植物生长发育、激素响应及生物和非生物胁迫的顺式作用元件。生长发育元件包括 G-box、GATA-motif、GT1-motif、I-box 等;激素响应相关元件包括 ABRE、CGT-CA-motif、TGACG-motif、ERE 等;胁迫响应元件包括 ARE、MBS、LTR 等。这表明 CaC_2H_2 型锌指蛋白家族广泛参与植物的生长发育及逆境胁迫应答过程,具有多种生物功能^[22-23]。

为探究辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族在涝胁迫下的表达模式,本研究对耐涝辣椒资源 GC41 和涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 的转录组数据进行分析。分析结果表明,和涝胁迫处理前相比,大部分 C_2H_2 型锌指蛋白在受到涝胁迫后表达量不同程度的上升。在 GC41 中, CaC_2H_2-17 、 CaC_2H_2-87 在涝胁迫 3 d 时相对表达量上调;而在 GC39 中, CaC_2H_2-17 、 CaC_2H_2-87 在涝胁迫 3 d 时未表达,推测这 2 个基因可能参与了辣椒对涝胁迫的正向响应,提高了辣椒的耐涝能力。为探究辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白与涝胁迫下差异表达基因的关系,对差异表达基因上游 2 000 bp 序列进行了转录因子结合位点的预测分析,筛选出 CaC_2H_2-16 (Capana01g003556)、 CaC_2H_2-32 (Capana04g001616)、 CaC_2H_2-72 (Capana11g000176)、 CaC_2H_2-73 (Capana11g000178)、 CaC_2H_2-87 (Capana12g000773) 5 个差异表达基因,这 5 个转录因子分别调控了 419 个、526 个、566 个、305 个、480 个差异表达基因。并且部分基因受多个转录因子的共同调控,表明 CaC_2H_2 型锌指蛋白在涝胁迫应答中可能通过复杂的调控网络发挥作用。前人发现, CaC_2H_2-72 (Capana11g000176)、 CaC_2H_2-87 (Capana12g000773) 参与了植物热应激响应过程^[24],表明其作为重要的热应激因子可能通过调控下游基因表达提高植物的抗逆性。结合本研究的表达模式分析,推测 CaC_2H_2-87 可能通过调控下游基因参与辣椒的涝胁迫响应。

4 结 论

本研究通过生物信息学方法鉴定并分析了辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员,同时对其在涝胁迫处理下的表达模式进行了分析。研究结果表明,从辣椒基因组中共鉴定到 91 个 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员,其氨基酸数量为 110~1 288 个,蛋白质分子质量为 12 172.36~141 600.95,理论等电点为 4.53~9.94。系统进化分析将其聚类为 6

个亚族,大部分成员定位于细胞核,少部分定位于细胞质、叶绿体和线粒体。辣椒 C_2H_2 型锌指蛋白家族与双子叶代表性模式植物拟南芥亲缘关系较近。 C_2H_2 基因启动子区域内主要的顺式作用元件可分为生长发育元件、激素响应元件及生物和非生物胁迫元件。对耐涝辣椒资源 GC41 和涝胁迫敏感型辣椒资源 GC39 的转录组数据进行分析,结果表明,2 个辣椒资源中 C_2H_2 型锌指蛋白家族成员基因相对表达量存在差异,其中 CaC_2H_2-17 、 CaC_2H_2-87 在 GC41 涝胁迫处理 3 d 时相对表达量上调,而在 GC39 中该基因未表达。本研究筛选得到 CaC_2H_2-16 、 CaC_2H_2-32 、 CaC_2H_2-72 、 CaC_2H_2-73 、 CaC_2H_2-87 5 个转录因子,这些转录因子分别调控了多个涝胁迫相关基因。推测这些 CaC_2H_2 转录因子可能通过调控涝胁迫响应相关基因的表达,在提高辣椒耐涝性方面发挥重要作用。本研究为辣椒耐涝性相关基因的挖掘奠定了基础,并为 C_2H_2 家族成员的功能解析及耐涝辣椒资源的分子育种提供了重要的理论依据和数据支持。

参考文献:

- [1] MILLER J, MCLACHLAN A D, KLUG A. Repetitive zinc-binding domains in the protein transcription factor IIIA from *Xenopus oocytes* [J]. EMBO Journal, 1985, 4(6): 1609-1614.
- [2] BERG J M, SHI Y G. The galvanization of biology: a growing appreciation for the roles of zinc [J]. Science, 1996, 271 (5252): 1081.
- [3] CUI H Y, CHEN J Q, LIU M J, et al. Genome-wide analysis of C_2H_2 zinc finger gene family and its response to cold and drought stress in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) moench] [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(10): 5571.
- [4] KAM J, GRESSHOFF P M, SHORTER R, et al. The Q type C_2H_2 zinc finger subfamily of transcription factors in *Triticum aestivum* is predominantly expressed in roots and enriched with members containing an EAR repressor motif and responsive to drought stress [J]. Plant Molecular Biology, 2008, 67(3): 305-322.
- [5] 王楠艺, 付文婷, 吴迪, 等. 辣椒品质研究进展 [J]. 江苏农业科学, 2022, 50(16): 21-27.
- [6] OU L J, DAI X Z, ZHANG Z Q, et al. Responses of pepper to waterlogging stress [J]. Photosynthetica, 2011, 49(3): 339-345.
- [7] ENGBRECHT C C, SCHOOF H, BOHM S. Conservation, diversification and expansion of C_2H_2 zinc finger proteins in the *Arabidopsis thaliana* genome [J]. BMC Genomics, 2004, 5(1): 39.
- [8] 唐玉萍, 彭凡嘉, 郭莉莉, 等. 陆地棉 C_2H_2 型锌指蛋白全基因组鉴定及表达分析 [J/OL]. 分子植物, 2024: 1-23 [2024-05-04]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220317.1058.004.html>.
- [9] AGARWAL P, ARORA R, RAY S, et al. Genome-wide identi-

- cation of C_2H_2 zinc-finger gene family in rice and their phylogeny and expression analysis [J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, 65 (4):467-485.
- [10] 李可,申滕晓,潘炜浩,等. 蓝莓 C_2H_2 家族基因在花芽休眠解除中的作用初探[J]. *园艺学报*, 2023, 50(4):737-753.
- [11] 刘美琦,孙伟,孟祥霄,等. 药用植物大麻 C_2H_2 基因家族鉴定与表达分析[J]. *药学报*, 2021, 56(5):1486-1496.
- [12] 马乃膺,雒宏佳,李建红,等. 核桃 Q 型 C_2H_2 锌指蛋白基因家族全基因组鉴定及表达分析[J]. *果树学报*, 2022, 39(6):920-934.
- [13] 徐晓东,张国斌,李林倩,等. 拟南芥 C_2H_2 型转录因子 AtIDD5 结构和功能的生物信息学分析[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(11):2319-2328.
- [14] ZHANG X, GUO X P, LEI C L, et al. Overexpression of SIC-ZFP1, a novel TFIID-type zinc finger protein from tomato, confers enhanced cold tolerance in transgenic *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2011, 29(1):185-196.
- [15] ZHANG X, ZHANG B, LI M J, et al. *OsMSR15* encoding a rice C_2H_2 type zinc finger protein confers enhanced drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Journal of Plant Biology*, 2016, 59(3):271-281.
- [16] 马姗姗,杨静静,曲德辉,等. 过表达 C_2H_2 型锌指蛋白基因 *Pd-bZFP26* 提高山新杨耐盐性[J]. *林业科学*, 2023, 59(1):110-118.
- [17] 杨阔. 苹果 C_2H_2 型锌指蛋白 *MdZAT10* 调控叶片衰老和干旱胁迫的机理研究[D]. 泰安:山东农业大学, 2021.
- [18] 范高领,梁郸娜,詹永发,等. 辣椒种质资源耐涝性评价体系构建与鉴定[J]. *辣椒杂志*, 2022, 20(3):1-8.
- [19] 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.
- [20] SOMMER R J, RETZLAFF M, GOERLICH K, et al. Evolutionary conservation pattern of zinc-finger domains of *Drosophila* segmentation genes [J]. *PNAS*, 1992, 89(22):10782-10786.
- [21] 郭智滨,张亚坤,贺紫航,等. 大豆 C_2H_2 型锌指蛋白转录因子家族全基因组鉴定及表达分析[J]. *大豆科学*, 2024, 43(2):139-150.
- [22] WENG L, ZHAO F F, LI R, et al. The zinc finger transcription factor SlZFP2 negatively regulates abscisic acid biosynthesis and fruit ripening in tomato [J]. *Plant Physiology*, 2015, 167(3):931-949.
- [23] CUI X, LU F L, QIU Q, et al. REF6 recognizes a specific DNA sequence to demethylate H3K27me3 and regulate organ boundary formation in *Arabidopsis* [J]. *Nature Genetics*, 2016, 48(6):694-699.
- [24] 王静. 辣椒种质资源耐热性评价及其对高温胁迫响应机制的研究[D]. 长沙:湖南大学, 2021.

(责任编辑:成纾寒)