

王新宇, 刘卓君, 郭子浩, 等. 普通小麦 *TaSeBP* 基因表达与自然等位变异分析[J]. 江苏农业学报, 2026, 42(7): 1317-1325.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2026.07.003

普通小麦 *TaSeBP* 基因表达与自然等位变异分析

王新宇¹, 刘卓君¹, 郭子浩¹, 史小霞¹, 郝昱宁¹, 韦小龙¹, 杨博慧¹, 贾举庆¹,
杨珍平¹, 吕晋慧¹, 姜亮^{1,2}, 张春来¹

(1.山西农业大学农学院/省部共建黄土高原作物高效生产协同创新中心, 山西 太谷 030801; 2.山西后稷实验室, 山西 太原 030031)

摘要: 本研究应用生物信息和分子生物学方法分析小麦 *SeBP* 基因的表达和自然等位变异, 为筛选和创制富硒小麦种质资源提供理论依据和方法。对小麦不同品种 *SeBP* 基因表达量分析及逆境胁迫处理研究的结果表明, *TaSeBP-3D* 的相对表达量最高; 此外 *TaSeBP* 响应硒添加和寒冷胁迫, *Huaimai18* 诱导相对表达量上调, *Jinghe1* 号相对表达量降低; 对候选启动子区域的顺式作用元件分析发现, 存在脱落酸响应、赤霉素响应等元件, 推测 *SeBP* 基因与植株生长发育、响应逆境胁迫有关; 对小麦自然群体 DNA 变异分析结果表明, *TaSeBP* 存在多个错义突变位点和单核苷酸插入删除变异; 通过对小麦 *SeBP* 系统发育进化分析发现其存在单双子叶植物分化。本研究结果可为深入研究 *TaSeBP* 基因功能及分子育种应用提供参考。

关键词: 普通小麦; 硒结合蛋白; 硒添加; 寒冷胁迫; 自然等位变异

中图分类号: S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2026)07-1317-09

Expression and natural allelic variation analysis of *TaSeBP* gene in common wheat

WANG Xinyu¹, LIU Zhuojun¹, GUO Zihao¹, SHI Xiaoxia¹, HAO Yuning¹, WEI Xiaolong¹,
YANG Bohui¹, JIA Juqing¹, YANG Zhenping¹, LYU Jinhui¹, JIANG Liang^{1,2}, ZHANG Chunlai¹

(1. College of Agriculture, Shanxi Agricultural University/ Collaborative Innovation Center for Efficient Crop Production on the Loess Plateau, Taigu 030801, China; 2. Shanxi Houji Laboratory, Taiyuan 030031, China)

Abstract: This study applied bioinformatics and molecular biology methods to analyze the expression and natural allelic variation of the wheat *SeBP* gene, providing theoretical basis and methods for screening and developing selenium-rich wheat germplasm resources. Through the analysis of expression levels of *SeBP* gene in different wheat varieties and studies under stress treatments, the results showed that *TaSeBP-3D* had the highest expression level. Furthermore, *TaSeBP* responded to selenium supplementation and cold stress, with *Huaimai 18* showing an upregulation in relative expression, while *Jinghe No.1* showed a decrease in relative expression. Analysis of cis-acting elements in the candidate promoter region re-

vealed the presence of abscisic acid-responsive, gibberellin-responsive elements, suggesting a relationship with plant growth and development and response to stress. DNA variation analysis in natural wheat populations indicated that *TaSeBP* had multiple missense mutation sites and single nucleotide insertion-deletion variations. Phylogenetic and evolutionary analysis of wheat *SeBP* revealed differentiation between monocotyledonous and dicotyledon-

收稿日期: 2025-07-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(31971944); 山西省教育厅研究生教育创新计划实践创新项目(2023SJ109); 山西省教育厅专业建设项目(J20220211); 山西农谷建设科研专项(SXNGJSKYZX201702)

作者简介: 王新宇(1998-), 男, 陕西宝鸡人, 硕士研究生, 研究方向为小麦分子育种。(E-mail) 2747009861@qq.com

通讯作者: 张春来, (E-mail) chunlaiz@hotmail.com

ous plants. The results of this study can provide a reference for in-depth research on *TaSeBP* gene function and its application in molecular breeding.

Key words: common wheat (*Triticum aestivum* L.); selenium-binding protein; selenium supplement; freezing stress; natural allelic variation

小麦属禾本科单子叶植物,种植面积和总产量居全球第二位,是人类从饮食中获取蛋白质和膳食纤维的重要来源^[1-2]。小麦籽粒中含有多种微量元素,研究这些微量元素含量对人类健康意义重大。硒(Se)是一种天然存在的非金属微量元素,是人类健康必不可少的微量元素之一,由于人体无法合成硒,所以它的主要来源是食物,小麦作为主食,其硒含量至关重要,因此,与小麦硒元素含量相关的研究具有重要意义。

硒参与人体多种生物学过程^[3],包括抗氧化防御、甲状腺激素代谢和对免疫系统的调节^[4-5]。利用转录组测序、基因克隆等分子生物学手段,学者探讨了硒影响小麦营养吸收、生理及品质等方面的分子机制,为小麦硒营养强化提供了理论基础^[6-7]。此外,研究还发现小麦品种间对硒的吸收和利用效率存在显著差异,表明通过遗传改良提高小麦硒含量具有可行性^[8-9]。国内研究者也在积极探索小麦基因组的遗传变异,通过全基因组关联分析和候选基因关联研究,寻找与硒含量相关的分子标记,以期通过分子辅助育种提高小麦籽粒的硒含量^[10-11]。礼海风等^[12]通过向土壤施加亚硒酸钠肥,明确了小麦籽粒硒含量与硒肥施用量呈线性正相关。田霄鸿等^[13]通过在小麦灌浆前期喷施亚硒酸钠或硒酸钠,实现了籽粒富硒目标。Di 等^[14]和 Dinh 等^[15]明确 Se 是蛋白质合成中的必需组成成分,对转运氨基酸具有重要作用。硒元素吸收可以有效提高 *SeBP* 基因的表达量从而提高植物抗氧化活性^[16],水稻 *SeBP* 基因的相对表达量在孕穗期的茎中最高,其次为叶和根,在穗中的相对表达量最低,其相对表达量也受镉(Cd)胁迫、盐胁迫和热胁迫诱导,但受聚乙二醇(PEG)和冷害的抑制;谷子 *SeBP* 基因的表达水平与抗旱性相关^[17]。

冷害、冻害等逆境胁迫是导致小麦减产的重要因素。近年来,半春性高产小麦品种大面积种植,却常遭遇早春低温,导致小麦产量降低,培育抗寒性强的品种仍是现阶段重要的育种目标之一。

本研究拟利用生物信息学及分子生物学方法,

对小麦 *TaSeBP* 成员进行初步筛选鉴定,并进行理化性质和结构域等分析,研究 *SeBP* 在小麦根、茎、叶、籽粒等组织中的表达及在硒处理和寒冷胁迫下 *SeBP* 的表达模式,初步探讨 *TaSeBP* 与小麦硒累积和抗寒性的关系。

1 材料与方法

1.1 基因序列的获得

利用 Ensembl Plants 数据库(<http://plants.ensembl.org/index.html>)检索拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh] *SeBP* 基因序列,结合转录组的测序数据,筛选出小麦 *SeBP* 基因。

1.2 小麦 *SeBP* 蛋白序列与理化性质分析

通过 Expasy(<http://www.expasy.org>)网站分析小麦 *SeBP* 蛋白序列,并对其进行蛋白质理化性质分析,包括编码氨基酸数、等电点、亲水性系数等数据。

1.3 小麦 *SeBP* 蛋白的二级结构分析及亚细胞定位

使用 SOPMA 网站(https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/secpred_sopma.pl)预测 *TaSeBP* 蛋白的二级结构,包括 α -螺旋、 β -转角、无规则卷曲和延伸链。使用 Cell-PLoc 2.0 网站(<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/Cell-PLoc-2/>)进行亚细胞定位预测。

1.4 小麦 *SeBP* 基因结构的可视化及顺式作用元件分析

通过 TBtools 将小麦 *SeBP* 成员的基因结构进行可视化。使用 TBtools 从小麦 gff3 文件中提取起始密码子上游 2 000 bp 序列,提交到 PlantCARE 数据库(<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html>)中,得到其分析文件,对文件进行整理和筛选。对启动子顺式作用元件进行分析。

1.5 小麦 *SeBP* 蛋白的进化树分析

将小麦、玉米(*Zea mays* L.)、水稻(*Oryza* L.)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana* L.)、油菜(*Brassica napus* L.)的 *SeBP* 蛋白序列通过 MEGA11 软件进行多重比对,通过邻接法(Neighbor-joining, NJ)构建遗传进化树,利用 iTOL(<https://itol.embl.de>)在线工具

进行系统进化树美化。

1.6 小麦 *SeBP* 基因的表达分析

在实验室控制相应条件,种植小麦品种 Jih916、Luzi1 和 Heixiaomai76,设置适宜的光照、温度和湿度条件,在小麦生长至乳熟期时,收集种子,立即在液氮中固定,在干冰中保存,分别用于 Jih916、Luzi1 和 Heixiaomai76 品种 *SeBP* 基因的表达分析。

对小麦品种 Donghe1 种子进行硒处理,设置 4 个处理,分别为:SSe0,不加硫酸盐,不加硒酸钠,加氯化钠(1 mmol/L);SSe2,不加硫酸盐,加硒酸钠(2 $\mu\text{g}/\text{mL}$)及氯化钠(1 mmol/L);ClSe0,不加氯化钠,不加硒酸钠,加硫酸盐(1×10^{-3} mmol/L);ClSe2,不加氯化钠,加硒酸钠(2 $\mu\text{g}/\text{mL}$)及硫酸盐。分别取成熟期种子,立即在液氮中固定,在干冰中保存,−80 °C 储存备用。

冻害处理对 *SeBP* 基因表达影响的测定:将 Jinghe 1 号、Huaimai 18 小麦种子用自来水清洗干净,用蒸馏水清洗 3 次,用 1 g/L HgCl_2 消毒 15 min,再用蒸馏水清洗 3 次,平铺于滤纸上晾干,均匀摆在铺有 2 层滤纸的培养皿中,培养箱 30 °C 恒温催芽 7 d。将发芽整齐的种子在穴盘基质(珍珠岩、蛭石、草炭土按体积比 1:1:4 混合)中种植。待第 6 片真叶长出时,选取长势一致的植株分别进行−15 °C 冻害处理 18 h(处理组)和 25 °C 常温处理 18 h(对照组)。分别处理植株的茎和叶,用液氮速冻,每个样品设 3 个重复,用干冰保存。上述收集的所有小麦组织送由北京百迈客生物科技公司完成转录组测序。

在 WheatOmics(<http://wheatomics.sdau.edu.cn>)

网站下载国际小麦基因组测序联盟(The International Wheat Genome Sequencing Consortium, IWGSC)的 BCS cv-1 Development 转录组数据,对数据进行筛选整理,对小麦 *SeBP* 基因进行差异表达分析。

1.7 小麦 *SeBP* 基因成员 DNA 变异分析及单倍型分析

在 WheatUnion (<http://wheat.cau.edu.cn/WheatUnion>) 网站中获得川麦 42 和良鑫 99 的基因组重测序数据,针对相关基因的单核苷酸多态性(SNP)变异开展筛选工作。并通过小麦基因组变异联合数据库(https://wheat.cau.edu.cn/WheatUnion/b_4/)对常见小麦品种[选取常见 33 个品种:小偃 6 号、山农辐 63、豫麦 2 号、Luzi1(矮孟牛)、济南 13、豫麦 7 号、绵阳 20、冀麦 26、豫麦 13、西安 8 号、鲁麦 14、鲁麦 15、扬麦 158、晋麦 47、西农 881、鲁麦 21、豫麦 41、冀麦 38、中麦 175、良星 66、新麦 26、中麦 66、冀麦 30、西农 65、苏麦 3 号、扬麦 5 号、新克旱 9 号、川麦 22、豫麦 17、豫麦 18、绵阳 26 号、小偃 96、川麦 42]进行单倍型分析,待选出优良单倍型。

1.8 *TaSeBP* 基因共表达及蛋白质互作分析

使用 STRING(<https://cn.string-db.org/>)网站预测小麦全基因组 *SeBP* 的互作蛋白。

2 结果与分析

2.1 小麦 *SeBP* 基因基本信息

经过序列比对、结构域完整性验证,共获得 3 个 *SeBP* 基因,分别位于 3A、3B、3D 染色体上。具体信息如表 1 所示,*SeBP* 成员的理论等电点为 5.35~5.86;*TaSeBP* 蛋白均为稳定蛋白质,且 *SeBP* 为亲水性蛋白质。

表 1 *TaSeBP* 蛋白的基本理化性质

Table 1 Basic physicochemical properties of *TaSeBP*

登记号 (WheatOmics 数据库)	基因名称	染色体	氨基酸数	相对分子量	等电点	不稳定指数	亲水性系数
TraesCS3A03G0980000	<i>TaSeBP-3A</i>	3A	494	54 109.07	5.46	35.86	−0.268
TraesCS3B03G1129100	<i>TaSeBP-3B</i>	3B	520	57 140.50	5.86	35.32	−0.302
TraesCS3D03G0915600	<i>TaSeBP-3D</i>	3D	494	54 028.90	5.35	34.58	−0.263

2.2 硒结合蛋白二级结构预测

小麦硒结合蛋白的二级结构预测结果见表 2。其中 α -螺旋+无规则卷曲是小麦硒结合蛋白二级结构的主要组分,占比达 60.00% 以上,这有利于形成

蛋白质的特殊构象。而 β -转角和延伸链占比相对较低,推断其散布于整个蛋白质中。对该蛋白质进行亚细胞定位,结果显示 *TaSeBP-3A*、*TaSeBP-3B*、*TaSeBP-3D* 定位于细胞质上。

表 2 TaSeBP 蛋白二级结构

Table 2 Secondary structure of TaSeBP

蛋白质	占比(%)				亚细胞定位
	α-螺旋	β-转角	延伸链	无规则卷曲	
TaSeBP-3A	13.56	8.10	28.54	49.80	细胞质
TaSeBP-3B	14.62	7.88	26.35	51.15	细胞质
TaSeBP-3D	14.37	9.11	27.13	49.39	细胞质

2.3 小麦 SeBP 基因结构分析

TaSeBP 的基因结构见图 1, TaSeBP 基因均含有多个内含子, TaSeBP-3B 内含子为 8 个, TaSeBP-3A、TaSeBP-3D 内含子均为 7 个; TaSeBP-3B 含有 2 个下游非编码序列, TaSeBP-3A、TaSeBP-3D 均有 1 个下游非编码序列。此外, 每个小麦硒结合蛋白编码基因都具有相同数量的 7 个编码序列(CDS)区。

2.4 小麦 SeBP 成员的启动子分析

为深入了解小麦 SeBP 基因的功能, 对 SeBP 基因启动子区顺式作用元件的分析结果见表 3。由表

3 可看出, TaSeBP 的基因启动子区域主要包含 3 类顺式作用元件, 第一大类是与生长、激素调节等与植物生长相关的作用元件, 元件数量最多, 且多与光反应有关, 包括 C-box、G-box; 第二大类是与植物抗逆、抗病相关的作用元件, 包括 ABRE、ARE; 第三大类属于植物体内常见作用元件。以上结果表明, 小麦 SeBP 的表达受到多种植物激素调控, 推测 TaSeBP 与植物的穗或籽粒形成及植株抗逆性有关。

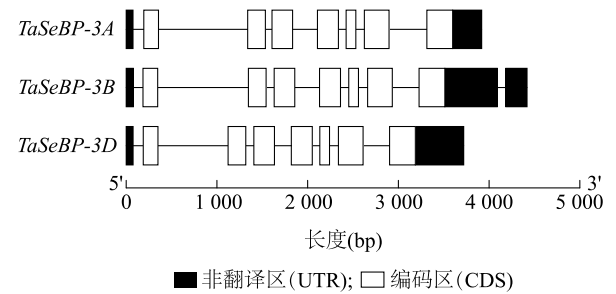


图 1 TaSeBP 基因结构
Fig.1 Structure of TaSeBP gene

表 3 TaSeBP 的候选启动子顺式作用调控元件功能及数量

Table 3 Function and number of cis-acting regulatory elements in TaSeBP candidate promoters

元件	物种	序列	功能	TaSeBP-3A 的元件数量 (个)	TaSeBP-3B 的元件数量 (个)	TaSeBP-3D 的元件数量 (个)
ABRE	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i> L.)	ACGTG	参与脱落酸响应的顺式作用元件	6	6	6
ARE	玉米(<i>Zea mays</i> L.)	AAACCA	对厌氧诱导必需的顺式作用调控元件	0	2	1
CAAT-box	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i> L.)	CCAAT	启动子和增强子区域中的常见顺式作用元件	4	6	4
C-box	大麦(<i>Hordeum vulgare</i> L.)	ACGAGCACCGCC	参与光响应的顺式作用调控元件	0	0	1
CCAAT-box	大麦(<i>Hordeum vulgare</i> L.)	CAACGG	MYBHv1 结合位点	2	1	2
CGTCA-motif	大麦(<i>Hordeum vulgare</i> L.)	CGTCA	参与 MeJA 反应性的顺式作用调控元件	1	4	2
GARE-motif	芸薹(<i>Brassica rapa</i>)	TCTGTTC	赤霉素响应元件	0	2	1
G-box	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i> L.)	TACGTG, GCCACGTGGA	参与光响应的顺式作用调控元件	4	3	4
GCN4_motif	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	TGAGTCA	参与胚乳表达的顺式调控元件	2	2	2
TATA-box	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i> L.)	TATATA	转录起始点附近约-30 的核心启动子元件	16	21	19
TATC-box	水稻(<i>Oryza sativa</i> L.)	TATCCCA	参与赤霉素响应的顺式作用元件	1	2	1

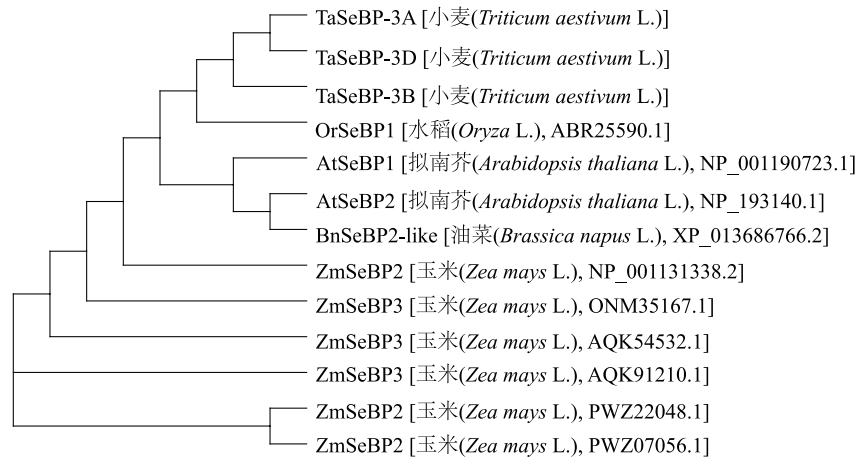
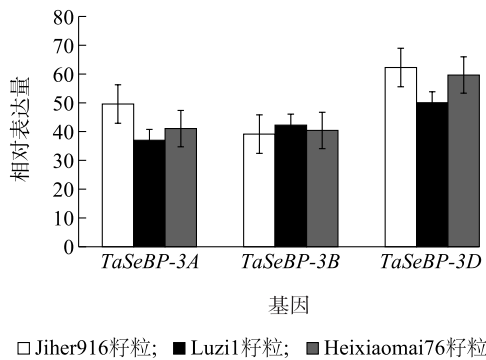
MeJA: 茉莉酸甲酯。

2.5 小麦 SeBP 成员系统发育分析

对小麦、拟南芥、玉米、水稻和油菜 5 个物种构建系统发育进化树(图 2)。发现与 TaSeBP 进化关系最近的是水稻 ABR25590.1, 与油菜、玉米 SeBP 蛋白进化关系相对较远。小麦、水稻都属于单子叶植物, 而油菜属于双子叶植物, 说明 SeBP 在进化过程中出现了单子叶和双子叶的分化。

2.6 TaSeBP 基因表达模式分析

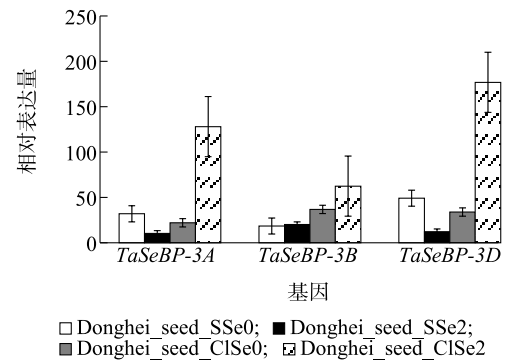
比较 TaSeBP-3A、TaSeBP-3B、TaSeBP-3D 基因在 Jiher916、Luzi1 和 Heixiaomai76 籽粒中的相对表达量, 结果(图 3)表明, 在 Jiher916 中 TaSeBP-3A 和 TaSeBP-3D 的相对表达量较高, 其次是 Heixiaomai76; Luzi1 中 TaSeBP-3D 的表达数值最高。

图2 小麦与其他物种中 *SeBP* 成员系统发育进化树Fig.2 Phylogenetic tree of *SeBP* members in wheat and other species图3 *TaSeBP* 在不同小麦品种中的相对表达量Fig.3 Relative expression of *TaSeBP* in different wheat varieties

不同营养液处理的 *TaSeBP* 表达水平见图4, Donghei 小麦籽粒中 *TaSeBP*-3A、*TaSeBP*-3B 和 *TaSeBP*-3D 相对表达量在 ClSe2 处理时最高,显著高于其他处理。

TaSeBP 在 Huaimai18 和 Jinghe1 号的叶片和茎部的表达均受到冻害的影响,其中 Huaimai18 在冻害诱导下叶片和茎中 *SeBP* 相对表达量相对增加,而 Jinghe1 号在冻害诱导下叶片和茎部相对表达量呈现相反趋势,叶片中 *SeBP* 相对表达量显著减少(图5)。

下载小麦转录组表达数据并整理。结果见表4, *TaSeBP*-3A 和 *TaSeBP*-3D 在灌浆期籽粒中相对表达量较高,其余时期相对表达量较低。推测 *TaSeBP* 基因可能在小麦的籽粒成熟发育过程中发挥了关键作用。



SS0:不加硫酸盐,不加硒酸钠,加氯化钠(1 mmol/L); SS2:不加硫酸盐,加硒酸钠(2 $\mu\text{g}/\text{mL}$)及氯化钠; ClSe0:不加氯化钠,不加硒酸钠,加硫酸盐(1×10^{-3} mmol/L); ClSe2:不加氯化钠,加硒酸钠(2 $\mu\text{g}/\text{mL}$)及硫酸盐。

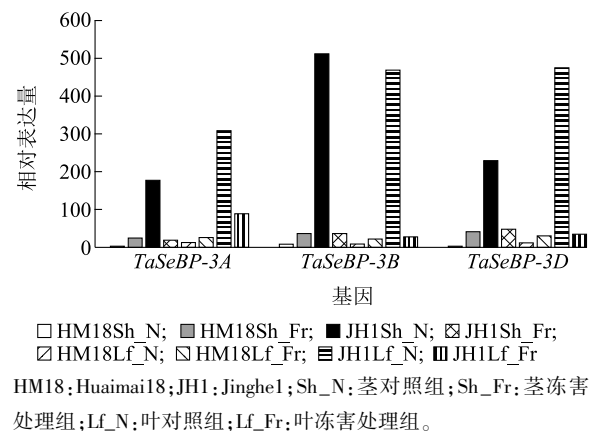
图4 Se 处理下 *TaSeBP* 基因的相对表达量Fig.4 Relative expression levels of the *TaSeBP* gene with Se treatment

图5 Huaimai18 和 Jinghe1 茎和叶对冻害的响应

Fig.5 Stems and leaves of Huaimai18 and Jinghe1 respond to cold damage

表 4 *TaSeBP* 基因在小麦不同生育期及各器官的相对表达量的差异

Table 4 Relative differential expression of the *TaSeBP* gene in different developmental stages and organs of wheat

生育期/器官	<i>TaSeBP-3A</i>	<i>TaSeBP-3B</i>	<i>TaSeBP-3D</i>
苗期的根	31.068	15.347	32.225
苗期的茎	20.351	11.300	10.209
苗期的第一片叶	26.092	11.809	25.846
三叶期的根	87.842	19.910	37.000
分蘖期的根	32.524	4.262	14.650
分蘖期的茎	39.009	24.482	12.503
分蘖期的第一片叶	24.093	8.081	4.455
抽穗期的根	15.776	3.701	11.949
抽穗期的茎	40.917	22.815	11.206
旗叶	29.650	3.788	9.944
开花期的花药	21.924	19.820	31.951
灌浆期的旗叶	48.831	5.202	14.010
灌浆期的茎	9.873	10.437	7.617
灌浆期的籽粒	60.392	34.391	71.727
成熟期的籽粒	30.083	42.030	56.908

表 5 *TaSeBP* 基因 DNA 变异鉴定与注释

Table 5 *TaSeBP* gene DNA variation identification and annotation

基因	变异位置 (bp)	Ref	Alt	川麦 42	川麦 42 的 <i>Depth</i>	良鑫 99	良鑫 99 的 <i>Depth</i>	注释
<i>TaSeBP-3A</i>	663 436 084	G	A	A	12	A	6	错义突变
<i>TaSeBP-3A</i>	663 436 150	T	C	C	12	C	7	错义突变
<i>TaSeBP-3A</i>	663 438 606	G	A	A	9	A	4	错义突变
<i>TaSeBP-3B</i>	700 067 794	T	C	C	7	C	11	错义突变
<i>TaSeBP-3B</i>	700 067 841	A	G	G	8	G	7	错义突变
<i>TaSeBP-3D</i>	529 485 001	C	T	T	9	T	12	错义突变
<i>TaSeBP-3D</i>	529 486 727	A	C	A	5	C	2	错义突变

Ref: 该位点在染色体上位置; Alt: 该位点在测序数据中异于基因组碱基类型; *Depth*: 样品中单核苷酸多态性 (SNP) 的测序深度; 川麦 42: 川麦 42 中 SNP 位点的基因型; 良鑫 99: 良鑫 99 中 SNP 位点的基因型。

表 6 *TaSeBP* 的单倍型分析

Table 6 Haplotype analysis of *TaSeBP*

效应	错义突变	错义突变	错义突变	错义突变	缺失变异	错义突变	错义突变	错义突变	缺失变异	错义突变	缺失变异
位置(bp)	529 484 955	529 484 995	529 485 001	529 485 287	529 485 334	529 485 649	529 486 344	529 486 370	529 486 394	529 486 727	529 486 833
Hap1	G	A	C	C	C	A	T	A	G	A	C
Hap2	G	A	C	C	C	A	T	A	G	A	C
Hap3	G	A	C	A	C	A	T	A	G	C	C

Hap1 对应的基因型: 小偃 6 号、山农辐 63、豫麦 2 号、Luzil (矮孟牛)、济南 13、豫麦 7 号、绵阳 20、冀麦 26、豫麦 13、西安 8 号、鲁麦 14、鲁麦 15、扬麦 158、晋麦 47、西农 881、鲁麦 21、豫麦 41、冀麦 38、中麦 175、良星 66、新麦 26、中麦 66、冀麦 30、西农 65、苏麦 3 号; Hap2 对应的基因型: 扬麦 5 号、新克旱 9 号、川麦 22、豫麦 17、豫麦 18、绵阳 26 号、小偃 96; Hap3 对应的基因型: 川麦 42。

2.9 *TaSeBP* 蛋白共表达及蛋白质互作分析

使用 STRING 网站预测 *TaSeBP-3D* 的蛋白质互

2.7 *TaSeBP* 成员 DNA 变异分析

从 Wheat Union Database 网站得到川麦 42 和良鑫 99 *TaSeBP* 的 DNA 变异信息 (表 5)。*TaSeBP* 家族变异类型主要为错义突变, 包括 *TaSeBP-3A* 上位于 663 436 084 bp 处的 G 变为 A、663 436 150 bp 处 T 变为 C 和 663 438 606 bp 处 G 变为 A。*TaSeBP-3B* 的 700 067 794 bp 处 T 变为 C 和 700 067 841 bp 处的 A 变为 G。*TaSeBP-3D* 的 529 485 001 bp 处 C 变为 T 和 529 486 727 bp 处 A 变为 C, 这些错义突变很可能影响蛋白质结构及其功能。

2.8 小麦 *TaSeBP-3D* 单倍型分析

为进一步挖掘 *TaSeBP-3D* 基因的自然变异, 对该基因进行单倍型分析 (表 6), 发现有 8 个错义突变位点和 3 个缺失变异位点, 共 3 种单倍型, Hap1 为主要单倍型, 出现频数最多, 共 25 次, Hap2 出现 7 次, Hap3 出现 1 次。

作表达图 (图 6) 和注释 (表 7), 包括 TraesCS5A02-G300400 (A0A3B6KLP1)、TraesCS5B02G300800 (D-

6QX85)、TraesCS3B02G102500 (A0A077RW30)、TraesCS3A02G087100 (A0A3B6EB15) 和 TraesCS3D0-2G087300 (A0A3B6GLQ9) 编码的半胱氨酸合成酶,属于半胱氨酸合成酶/半胱硫氨酸-合成酶家族;TraesCS6A02G187300 (A0A3B6NN14)、TraesCS6B0-2G217200 (A0A3B6PL82) 和 TraesCS4A02G079100 (A0A3B6HPV8) 编码含有 PALP 结构域的蛋白质;TraesCS4A02G065100 (A0A3B6HNV0) 和 TraesCS4-B02G242700 (A0A3B6IRY4) 编码含氢结合结构域的蛋白质。

3 讨论

目前硒结合蛋白在拟南芥^[18]、水稻^[19]等植物中已有相关功能解析报道。Huang 等^[20]利用硒营养液对华麦 1168、华麦 2152 进行叶面喷洒处理,发现 SeBP 可以使抗氧化酶活性增加,提高了小麦应对环境胁迫的能力;郑麦 9023 是富硒潜在品种,施少量亚硒酸盐可显著提高小麦生物物质产量,且硒在植物机体上主要积累部位为籽粒和根系,施用硒酸盐后主要积累部位为叶片和秸秆^[21]。当植物机体进行硫元素吸收时,可以有效减弱硒酸钠的毒害作用。

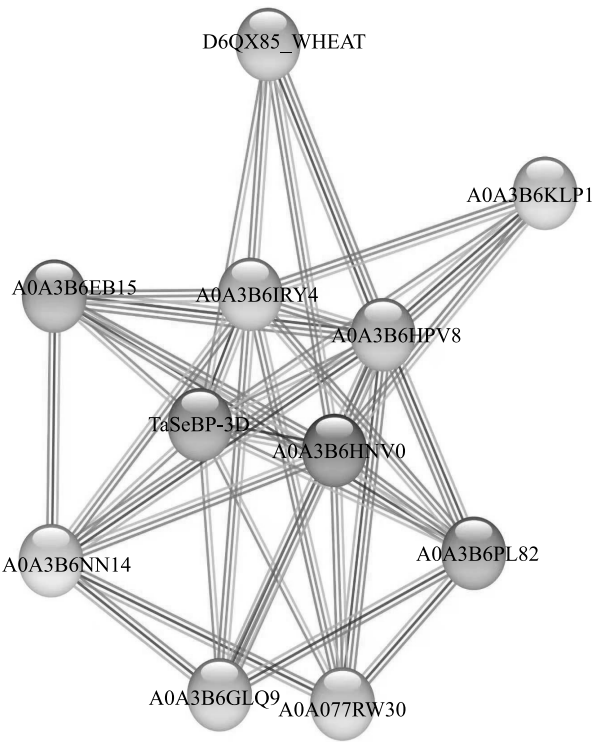


图6 *TaSeBP*-3D 蛋白共表达网络
Fig.6 *TaSeBP*-3D co-expression network

表 7 *TaSeBP*-3D 蛋白互作分析
Table 7 *TaSeBP*-3D protein interaction analysis

预测的功能互作蛋白质	注释	置信度得分
A0A3B6KLP1 (TraesCS5A02G300400)	半胱氨酸合成酶,属于半胱氨酸合成酶/半胱氨酸β-合成酶家族	0.896
D6QX85 (TraesCS5B02G300800)	半胱氨酸合成酶,属于半胱氨酸合成酶/半胱氨酸β-合成酶家族	0.896
A0A3B6NN14 (TraesCS6A02G187300)	含 PALP 结构域的蛋白质	0.895
A0A3B6PL82 (TraesCS6B02G217200)	含 PALP 结构域的蛋白质	0.895
A0A077RW30 (TraesCS3B02G102500)	半胱氨酸合成酶,属于半胱氨酸合成酶/半胱氨酸β-合成酶家族	0.890
A0A3B6EB15 (TraesCS3A02G087100)	半胱氨酸合成酶,属于半胱氨酸合成酶/半胱氨酸β-合成酶家族	0.890
A0A3B6GLQ9 (TraesCS3D02G087300)	半胱氨酸合成酶,属于半胱氨酸合成酶/半胱氨酸β-合成酶家族	0.890
A0A3B6HNV0 (TraesCS4A02G065100)	含 Hcy 结合结构域的蛋白质	0.890
A0A3B6HPV8 (TraesCS4A02G079100)	含 PALP 结构域的蛋白质	0.890
A0A3B6IRY4 (TraesCS4B02G242700)	含 Hcy 结合结构域的蛋白质	0.890

本研究对小麦硒结合蛋白序列的分析结果表明,小麦 SeBP 的等电点为5.35~5.86,主要定位于小麦细胞的细胞质中,这与骆鹰等^[19]的研究结果一致。通过对 *TaSeBP* 基因顺式作用启动子元件进行分析,发现其含有对光响应的顺式作用元件、MYB-*Hv1* 结合位点、与赤霉素及脱落酸相关的响应元件

等,其中脱落酸响应元件含量相对较高,推测其可能参与小麦籽粒的形成。系统进化树分析结果表明,水稻的 *SeBP* 与小麦的 *SeBP* 基因在进化上同源关系更近;基因表达分析结果显示, *TaSeBP*-3A、*TaSeBP*-3B 和 *TaSeBP*-3D 主要表达时期为灌浆期,可能与籽粒发育相关,其他时期也有表达,但表达量相

对较低。推测 *TaSeBP* 在小麦籽粒的发育过程中起重要作用,可增加淀粉合成,促进籽粒的形成。

本研究通过对 Jih916、Luzi1 和 Heixiaomai76 3 个品种籽粒中 *SeBP* 基因的相对表达量进行检测,发现品种间 *TaSeBP* 相对表达量存在差异。在 Se 处理下,Donghei 小麦中 *TaSeBP-3D* 相对表达量最高,*TaSeBP-3A* 相对表达量次之。冻害处理下,对 *TaSeBP* 基因的表达分析结果表明,*TaSeBP* 基因对寒冷胁迫能作出响应,其中叶片处理后相对表达量最高的是 *TaSeBP-3D*。因此,可进一步对 *TaSeBP-3D* 进行研究。

本研究参照小麦联合变异数据库,对小麦的 DNA 变异进行分析,发现小麦 *SeBP* 的多处错义突变位点,可能会影响小麦硒结合蛋白的结构和功能,进一步为研究小麦性状的分子机制提供参考。为进一步挖掘 *TaSeBP-3D* 基因的自然变异,对该基因进行单倍型分析,发现其存在 3 种单倍型,Hap1 为主要单倍型,出现频数最多,共 25 次;Hap2 出现 7 次;Hap3 出现 1 次。Luo 等^[22]的研究结果显示 *TaSeBP-3A* 可以减轻镉毒害,Xiao 等^[23]的研究结果显示转基因植株在喷硒后可增加硒的积累量。硒处理试验结果表明,*TaSeBP* 表达对 Se 处理响应不明显,仅在缺 Cl 时添加 Se 可显著提高 *TaSeBP* 相对表达量,这可能是因为 *SeBP* 为甲硫醇氧化酶,缺 Cl 时使甲硫醇快速降解,从而导致 *SeBP* 含量增加。此外,抗寒试验结果也表明 *SeBP* 基因主要表达部位为叶片。

本研究筛选和初步鉴定到 3 个小麦 *SeBP* 基因,并对其蛋白质理化性质、基因启动子顺式作用元件、SNP 变异位点及单倍体等方面进行分析,推测 *TaSeBP* 与植物籽粒发育有关;同时进行硒处理及小麦抗寒试验研究,结果表明,其可能参与调控籽粒 Se 元素含量变化及小麦抗逆表达。本研究结果可为小麦籽粒 Se 元素含量增加及抗逆机制研究提供参考,为今后更深入研究小麦育种提供一定的参考。

参考文献:

- [1] Jiao C Z, Xie X M, Hao C Y, et al. Pan-genome bridges wheat structural variations with habitat and breeding[J]. *Nature*, 2025, 637(8045):384-393.
- [2] 范佳利,朱立勋,郭志强,等. 普通小麦 *JAZ* 基因家族鉴定及其响应冻害时基因差异表达和 DNA 变异分析[J]. *植物生理学报*, 2022, 58(10):1873-1889.
- [3] 贾义,代杰,张亮亮,等. 硒结合蛋白 1 的生物功能及其与疾病的关系[J]. *生物化学与生物物理进展*, 2019, 46(2):128-137.
- [4] 覃新云,农可懿,吕其壮,等. 微量元素硒的抗氧化作用研究进展[J]. *中国食品添加剂*, 2022, 33(10):272-278.
- [5] Xiong Y Y, Huang Y T, Li L, et al. A review of plant selenium-enriched proteins/peptides: extraction, detection, bioavailability, and effects of processing[J]. *Molecules*, 2023, 28(3):1223.
- [6] Kumar P, Parveen A, Sharma H, et al. Understanding the regulatory relationship of abscisic acid and bZIP transcription factors towards amylose biosynthesis in wheat[J]. *Molecular Biology Reports*, 2021, 48(3):2473-2483.
- [7] Lei H L, Zhou M G, Li B, et al. Humic acid chelated selenium is suitable for wheat biofortification[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2023, 103(10):4887-4898.
- [8] Shi T T, Wang Y R, Li Y T, et al. Generation of selenium-rich wheat mutants and exploration of responsive genes for selenium accumulation[J]. *Plant Cell Reports*, 2024, 43(5):132.
- [9] Skalnaya M G, Tinkov A A, Prakash N T, et al. Selenium and other elements in wheat (*Triticum aestivum*) and wheat bread from a seleniferous area[J]. *Biological Trace Element Research*, 2019, 192(1):10-17.
- [10] 王浩权,杨东霞,刘红恩,等. 不同浓度外源硒对中等盐胁迫下小麦幼苗的影响[J]. *河南农业大学学报*, 2024, 58(5):791-799.
- [11] 尹梦娇,赵立松,梁月秀,等. 硒酸钠对小麦幼苗生长及微量元素积累的影响[J]. *山西农业科学*, 2020, 48(6):935-941.
- [12] 礼海风,李文虎,李宇珂,等. 我国不同麦区土施硒肥的小麦富硒效应[J]. *中国农业科学*, 2025, 58(15):3036-3050.
- [13] 田霄鸿,李雅菲. 石灰性土壤小麦籽粒锌硒生物强化理论与推广面临的挑战[J]. *植物营养与肥料学报*, 2024, 30(7):1295-1306.
- [14] Di X R, Qin X, Zhao L J, et al. Selenium distribution, translocation and speciation in wheat (*Triticum aestivum* L.) after foliar spraying selenite and selenate[J]. *Food Chemistry*, 2023, 400:134077.
- [15] Dinh Q T, Cui Z W, Huang J, et al. Selenium distribution in the Chinese environment and its relationship with human health: a review[J]. *Environment International*, 2018, 112:294-309.
- [16] Zhu S, Du C D, Yu T, et al. Antioxidant activity of selenium-enriched peptides from the protein hydrolysate of *Cardamine violifolia*[J]. *Journal of Food Science*, 2019, 84(12):3504-3511.
- [17] 武彩娟,苏彦冰,程璐,等. 谷子硒结合蛋白基因及其与抗旱性的关系[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2016, 36(12):850-854.
- [18] Valassakis C, Dervisi I, Agalou A, et al. Novel interactions of selenium binding protein family with the PICOT containing proteins AtGRXS14 and AtGRXS16 in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Science*, 2019, 281:102-112.
- [19] 骆鹰,杨颖,廖阳,等. 水稻硒结合蛋白基因 *OsSBP* 的克

- 隆、表达及生物信息学分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2019,38(5):2110-2119.
- [20] Huang S S, Han Y L, Song R L, et al. Effects of bio-nano-selenium on wheat grain morphology, selenium transport enrichment and antioxidant enzyme activities [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2025, 16: 1516005.
- [21] Wang M, Ali F, Qi M X, et al. Insights into uptake, accumulation, and subcellular distribution of selenium among eight wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars supplied with selenite and selenate [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 207: 111544.
- [22] Luo F, Zhu D, Sun H C, et al. Wheat Selenium-binding protein TaSBP-a enhances cadmium tolerance by decreasing free Cd^{2+} and alleviating the oxidative damage and photosynthesis impairment [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1103241.
- [23] Xiao T T, Qiang J, Sun H C, et al. Overexpression of wheat selenium-binding protein gene *TaSBP-a* enhances plant growth and grain selenium accumulation under spraying sodium selenite [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(13):7007.

(责任编辑:陈海霞)