

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.08.005

引用格式:张帅,董陈文华,林春,等.藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员鉴定及表达分析[J].草地学报,2026,34(8):2793—2813

ZHANG Shuai, DONG Chen-wen-hua, LIN Chun, et al. Identification and Expression Analysis of *CqPHD-finger* Gene Family Members in Quinoa[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(8):2793—2813

藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员鉴定及表达分析

张 帅¹, 董陈文华¹, 林 春¹, 林 艳¹, 熊艳娥¹, 杨 燕^{1*}, 刘正杰^{1,2*}

(1. 云南农业大学农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201; 2. 云南省作物生产与智慧农业重点实验室, 云南 昆明 650201)

摘要:为解析藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.) *PHD-finger* 家族在发育与逆境适应中的潜在作用,本研究以藜麦参考基因组及多来源转录组数据为基础,开展全基因组鉴定、染色体定位、系统发育、基因结构、保守基序、顺式元件、复制事件及表达分析,并结合 qRT-PCR 进行验证。共鉴定出 69 个 *CqPHD-finger* 成员,这些成员不均匀分布于 18 条染色体,主要由片段复制驱动扩张,可划分为 13 个亚组,其启动子富含光信号、激素和逆境响应元件。group9 与非生物胁迫响应相关蛋白聚类紧密,group10 与绒毡层/花粉发育相关蛋白聚类显著。表达分析显示,该家族在分生组织、花器官和成熟籽粒中具有组织特异性,在高温、干旱及长日照下响应明显。qRT-PCR 表明 *CqPHD-finger29*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger30* 和 *CqPHD-finger23* 均呈现显著的日照响应特性,提示其可能参与藜麦光周期依赖的开花调控。该研究为解析 *PHD-finger* 基因家族在藜麦生殖发育、逆境应答和光周期响应中的功能提供了理论依据。

关键词:藜麦; *PHD-finger*; 转录因子; 生物信息学; 基因家族

中图分类号: S519

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2026)08-2793-21

Identification and Expression Analysis of *CqPHD-finger* Gene Family Members in Quinoa

ZHANG Shuai¹, DONG Chen-wen-hua¹, LIN Chun¹, LIN Yan¹, XIONG Yan-e¹,
YANG Yan^{1*}, LIU Zheng-jie^{1,2*}

(1. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming, Yunnan Province 650201, China; 2. The Key Laboratory for Crop Production and Smart Agriculture of Yunnan Province, Kunming, Yunnan Province 650201, China)

Abstract: To elucidate the potential roles of the quinoa *PHD-finger* gene family in development and stress adaptation, this study was conducted based on the reference genome of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and transcriptomic datasets from multiple sources. Genome-wide identification, chromosomal localization, phylogenetic analysis, gene structure characterization, conserved motif analysis, cis-acting element prediction, duplication event analysis, and expression profiling were performed, followed by validation using qRT-PCR. A total of 69 *CqPHD-finger* members were identified and found to be unevenly distributed across 18 chromosomes. The expansion of this gene family was mainly driven by segmental duplication. Phylogenetic analysis classified these members into 13 subgroups, and their promoters were enriched in cis-acting elements associated with light signaling, hormone responses, and stress responses. Members of group 9 clustered closely with proteins related to abiotic stress responses, whereas members of group 10 showed a close phylogenetic relationship with proteins involved in tapetum and pollen development. Expression analysis revealed that this gene family exhibited tissue-specific expression patterns in meristems, floral organs, and mature seeds, and showed pronounced responses to high temperature, drought, and long-day conditions. qRT-PCR analysis demonstrated that *CqPHD-finger29*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger30*, and *CqPHD-finger23* exhibited significant photoper-

收稿日期: 2026-02-04; 修回日期: 2026-04-29

基金项目: 国家自然科学基金(32260482); 云南省农业联合专项面上项目(202501BD070001-049); 兴滇英才支持计划青年人才项目(XDYC-QNRC-2023-0409)资助

作者简介: 张帅(2000-), 男, 回族, 吉林吉林人, 硕士研究生, 主要从事基因挖掘与功能研究; E-mail: 2236391576@qq.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: 2013045@ynau.edu.cn; 1153734659@qq.com

riod responsiveness, suggesting that they might participate in the regulation of photoperiod-dependent flowering in quinoa. This study provides a theoretical basis for further elucidating the functions of the *PHD-finger* gene family in quinoa reproductive development, stress responses, and photoperiodic regulation.

Key words: Quinoa; PHD-finger; Transcription factor; Bioinformatics; Gene family

锌指蛋白(zinc finger proteins)是一大类广泛存在于真核生物中的核酸结合蛋白或蛋白质结合蛋白,其保守的半胱氨酸/组氨酸残基通过与 Zn^{2+} 配位形成“指状”结构域。根据配位氨基酸的排列特征,锌指蛋白可分为多种类型,其中*PHD*,*RING*,*LIM*等是研究较多的家族^[1]。自1993年首次在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)转录因子HAT3.1及玉米(*Zea mays*)同源蛋白Zmhox1a中鉴定出PHD结构域以来^[2],PHD-finger蛋白在玉米、杨树(*Populus*)、白梨(*Pyrus bretschneideri*)、毛竹(*Phyllostachys edulis*)、水稻(*Oryza sativa*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)、胡萝卜(*Daucus carota* subsp. *sativus*)、大豆(*Glycine max*)和马铃薯(*Solanum tuberosum*)等多种植物中得到系统鉴定^[3-4]。近年来,黑麦(*Secale cereale*)和豌豆(*Pisum sativum*)等作物中的*PHD-finger*家族也完成了全基因组解析^[5-6]。典型PHD结构域通常由约60个氨基酸组成,具有Cys₄-His-Cys₃的保守基序,与RING(Cys₃-His-Cys₄)和LIM(Cys₂-His-Cys₅)结构域在组成形式上高度相似^[7]。尽管PHD结构域在关键配位残基上较为保守,但其核苷酸与氨基酸序列整体变异度较高,导致不同PHD蛋白在空间结构和生物学功能上呈现出显著多样性^[8-9]。近期相关综述系统阐述了PHD-finger蛋白作为关键转录调控因子,在植物生长发育和逆境应答中发挥的重要作用^[10]。一方面,PHD蛋白广泛参与花粉和绒毡层发育、果实发育、春化与开花时间调控等过程^[11-12]。例如,拟南芥中PHD蛋白MS1突变会导致绒毡层和小孢子外壁发育异常^[13],小麦(*Triticum aestivum*)中的*VIL*基因、拟南芥VIN3蛋白参与春化进程调控^[14-15],大豆*MS4*基因突变会引起花粉雄性不育^[16],在辣椒(*Capsicum annuum*)中*CaVIL1*则通过调控开花启动子*CaFT*和抑制因子*CaAPETALA2*参与开花时间与花器官发育调控^[17]。另一方面,PHD蛋白也是重要的表观遗传调控因子,可通过PHD结构域识别特定组蛋白修饰,调节染色质状态和下游基因转录活性。例如,拟南芥AL(Alfin1-like)蛋白能够特异识别H3K4me2/3^[18],GmPHD5作为H3K4甲基化“读码器”调控H3K14乙酰化,进而影响盐胁迫响应

基因*GmRD22*和*GmGST*的表达^[19]。此外,*PHD-finger*基因在多种非生物胁迫应答中亦发挥重要作用。水稻*OsTTA*可促进与Fe,Zn和Mn运输相关基因的表达^[20];大豆*GmPHD*基因受干旱、低温、盐及ABA诱导,*GmPHD2*的过表达可提高转基因拟南芥对盐胁迫的耐受性^[21];水稻*OsPHD1*过表达可增强植株对盐、旱和低温胁迫的耐受性^[22]; *MtPHD6*过表达可提高拟南芥耐旱性^[23]; *AtAL5*和*AtAL7*则在调控拟南芥对盐、干旱和冷胁迫耐受性方面表现出正负调控差异^[24-25]。这些研究共同表明,PHD-finger蛋白在连接染色质修饰、发育调控与逆境应答等多个层面具有关键枢纽作用。

藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.)起源于南美洲安第斯山脉,兼具高营养价值与强抗逆性,是重要的假谷类作物^[26-27]。藜麦的光周期敏感性是限制其推广的主要障碍之一,对光周期响应的遗传机制解析有助于培育广适性品种。近年来,关于藜麦光周期调控、昼夜节律及生殖发育等分子机制的研究取得了重要进展。Maldonado-Taipe等^[28]对光周期敏感和不敏感藜麦种质的叶片和茎尖分生组织进行了转录组分析,鉴定了四组响应光周期和发育变化的差异表达基因,并发现*FT*,*SOC1*,*COL*和*API*等开花关键基因在藜麦花转变中发挥重要作用。同期研究通过昼夜转录组分析鉴定了藜麦中19 818个节律性基因和15个时间特异性顺式元件,揭示了生物钟组分及转录因子对日照长度变化的响应特征^[29]。在生殖发育方面,已有研究基于基因组和转录组数据筛选到藜麦花粉发育候选基因*CqAMS-like*,并通过病毒诱导的基因沉默(Virus induced gene silencing, VIGS)和双分子荧光互补(Bimolecular fluorescence complementation, BiFC)对其进行了功能验证^[30]。在非生物胁迫领域,多个基因家族(如*NHX*,*AP2/ERF*,*DHNs*,*HAK*等)已在藜麦全基因组层面完成鉴定^[31-34]。由于藜麦花器官微小且结构复杂,解析其花粉与绒毡层发育的分子调控机制并挖掘关键基因^[30, 35],对阐明藜麦生殖特性及性状改良具有重要意义。尽管*PHD*基因家族已在多种植物中得到系统研究,但在藜麦中仍缺乏全面解析。为此,本研究首次基于藜麦全基因组数据,系

统鉴定并分析 *PHD-finger* 家族成员的结构、染色体分布、系统发育关系、保守基序及启动子顺式元件,并结合转录组数据解析其不同组织、发育阶段及非生物胁迫下的表达特征,以揭示其在藜麦生殖发育与逆境适应中的潜在功能,为藜麦分子育种提供候选基因资源。

1 材料与方法

1.1 藜麦中 *CqPHD-finger* 家族成员鉴定

藜麦的参考基因组序列及其注释信息来源于 CoGe 数据库 (Genome ID: 60716; 网址: <https://genomeevolution.org/coge/GenomeInfo.pl?gid=60716>)。拟南芥 *PHD-finger* 家族蛋白的全序列通过 TAIR 数据库 (网址: <https://www.arabidopsis.org/tools/bulk/sequences/index.jsp>) 获取。*PHD-finger* 结构域对应的隐马尔可夫模型文件 (PF02362) 从 Pfam 数据库 (网址: <https://www.ebi.ac.uk/interpro/entry/pfam/PF00628/>) 下载。为鉴定藜麦中的 *PHD-finger* 蛋白家族成员,首先利用 HMMER 软件中 `hmmsearch` 命令对藜麦全蛋白序列进行结构域筛选,为保证结构域注释的可靠性,采用模型默认的 curated 阈值 (通过 `--cut_tc` 参数实现, trusted cutoff) 对结果进行筛选。同时,对拟南芥与藜麦的 *PHD-finger* 蛋白序列进行 BLASTp 同源比对,并设定一致性阈值 ($\text{identity} \geq 30\%$) 对结果进行过滤。最终,综合上述结构域筛选与同源比对的结果,取交集确定藜麦候选 *PHD-finger* (*CqPHD-finger*) 家族成员。

1.2 基于蛋白结构域及多序列比对分析对藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员筛选

利用 NCBI 的 CDD-search 功能 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 进行结构域的鉴定。使用 Jalview 软件对 *PHD-SF* 保守结构域的氨基酸序列进行多序列比对及可视化。通过结构域和多序列比对的结果缩小藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员范围。

1.3 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员的理化性质分析

通过在线工具 ExPASy (<https://www.expasy.org/>) 及 Tbttools-II (软件版本 v2.458) 软件预测藜

麦 *CqPHD-finger* 蛋白的理化性质,包括氨基酸数量、蛋白亲疏水性、蛋白分子质量和等电点等;使用在线工具 WoLF PSORT (<https://wolfsort.hgc.jp/>) 在线预测蛋白家族成员的亚细胞定位信息, WoLF PSORT 基于分选信号 (如核定位信号、线粒体靶向肽等)、氨基酸组成及功能基序 (如 DNA 结合基序) 等特征,将蛋白质氨基酸序列转换为数值化定位特征,并采用 k-近邻分类器进行亚细胞定位预测^[36]。

1.4 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族系统发育树构建

利用 IQ-TREE 软件通过最大似然法 (Maximum likelihood, ML) 构建藜麦的 *PHD-finger* 家族进化树,自举检验 Bootstrap 值设为 1000,模型选择通过 MFP (ModelFinder Plus) 自动测试并选出最合适的氨基酸替代模型。基于藜麦的 BLASTp 的结果与拟南芥 *PHD-finger* 基因家族的亚家族^[37],对藜麦的 *PHD-finger* 基因家族成员进行分组。利用 iTOL 在线工具 (<https://itol.embl.de/upload.cgi>) 对进化树进行美化。

1.5 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族 Motif、基因结构分析

利用 MEME Suite (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 在线工具对藜麦 *CqPHD-finger* 基因的保守基序进行鉴定,设置参数最小基序长度为 2,最大长度为 50, motif 鉴定数目为 10,其余采用系统默认参数,将所得结果导入 TBtools 绘图;将只包含藜麦 *CqPHD-finger* 基因的 GFF 注释文件导入 TBtools,生成基因结构图。

1.6 启动子顺式作用元件分析

在 Linux 系统中用 Seqkit 软件截取藜麦 *CqPHD-finger* 基因上游 2000 bp 启动子序列;使用在线工具 PlantCare (<https://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 对启动子区序列进行顺式作用元件预测;使用在线工具 GSDS (<https://gsds.gao-lab.org/>) 绘制顺式作用元件。

1.7 *CqPHD-finger* 基因家族的染色体定位和共线性分析

CqPHD-finger 基因家族的染色体定位和共线

性分析均在 Linux 操作系统上完成,使用 MCSanX 和 Circos 分别对鉴定序列进行物种内、物种间共线性分析和绘图。在 TAIR 数据库 (<https://www.arabidopsis.org/>)、NCBI 数据库 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)、CoGe 数据库 (<https://genom-evolution.org/coge/>) 下载用于共线性分析的拟南芥、水稻、大豆、玉米、苍白茎藜 (*Chenopodium pal-lidicaule*)、瑞典藜 (*Chenopodium suecicum*) 的基因组和注释文件。

1.8 藜麦 *CqPHD-finger* 基因功能预测

为预测藜麦中鉴定出的 *CqPHD-finger* 基因的

功能,从 9 个已深入研究的物种(拟南芥、水稻、大豆、玉米、辣椒、白菜 (*Brassica rapa*)、高粱 (*Sorghum bicolor*)、大麦 (*Hordeum vulgare*)、蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*))中,选取了 35 个功能明确的同家族基因(表 1),将其与藜麦 *CqPHD-finger* 基因的氨基酸序列合并,构建了联合数据集,并利用 MEME Suite 进行 Motif 分析,同时通过 NCBI CDD 数据库注释了所有序列的保守结构域,使用 IQ-TREE 构建了最大似然(ML)系统发育树,观察藜麦 *CqPHD-finger* 基因与已知功能基因的 Motif 和 Domain 分布及在进化树中的聚类关系,推断其潜在功能。

表 1 35 个 *PHD-finger* 基因及其功能
Table 1 35 *PHD-finger* genes and functions

PHD 锌指蛋白 PHD-finger protein	基因名称 Gene ID	物种 Species	功能 Function	参考文献 Reference
MS1	AT5G22260	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	花粉发育 Pollen development	FERGUSON A C, PEARCE S, BAND L R, et al.2016 ^[38]
VIN3	AT5G57380	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	调控开花 Regulate flowering	SUNG S, AMASINO R M.2004 ^[39]
AL1	AT5G05610	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	组蛋白结合 Histone binding	SONG Y, GAO J, YANG F, et al.2013 ^[25]
AL2	AT3G11200	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	组蛋白结合 Histone binding	SONG Y, GAO J, YANG F, et al.2013 ^[25]
AL3	AT3G42790	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	组蛋白结合 Histone binding	SONG Y, GAO J, YANG F, et al.2013 ^[25]
AL4	AT5G26210	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	组蛋白结合 Histone binding	SONG Y, GAO J, YANG F, et al.2013 ^[25]
AL5	AT5G20510	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	WEI W, ZHANG Y-Q, TAO J-J, et al.2015 ^[24]
AtING1	AT2G02470	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	组蛋白结合 Histone binding	SONG Y, GAO J, YANG F, et al.2013 ^[25]
AtING2	AT1G14510	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	组蛋白结合 Histone binding	SONG Y, GAO J, YANG F, et al.2013 ^[25]
VIL1	AT3G24440	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	调控开花 Regulate flowering	SUNG S, SCHMITZ R J, AMASINO R M.2006 ^[40]
AtSIZ1	AT5G60410	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	调控开花 Regulate flowering	JIN J B, JIN Y H, LEE J, et al.2007 ^[41]
SHL	AT4G39100	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	调控开花 Regulate flowering	MÜSSIG C, KAUSCHMANN A, CLOUSE S D, et al.2000 ^[42]
BS	AT4G22140	拟南芥 <i>A. thaliana</i>	调控开花 Regulate flowering	LÓPEZ-GONZÁLEZ L, MOURIZ A, NARRO-DIEGO L, et al.2014 ^[43]
MS4	Glyma.02G243200	大豆 <i>G. max</i>	花粉发育 Pollen development	THU S W, RAI K M, SANDHU D, et al.2019 ^[16]
GmPHD2	Glyma.17G051600	大豆 <i>G. max</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	WEI W, HUANG J, HAO Y J, et al.2009 ^[21]
GmPHD3	Glyma.13G337532	大豆 <i>G. max</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	王依隆.2020 ^[8]
GmPHD6	Glyma.09G068500	大豆 <i>G. max</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	韦伟,陶建军,陈昊伟,等.2017 ^[44]
MS3	Glyma.02G107600	大豆 <i>G. max</i>	花粉发育 Pollen development	HOU J, FAN W, MA R, et al.2022 ^[45]
ZmVIL2	Zm00001d053875	玉米 <i>Z. mays</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	ZHANG D, MA S, LIU Z, et al.2024 ^[46]
ZmMS7	Zm00001d020680	玉米 <i>Z. mays</i>	花粉发育 Pollen development	AN X, MA B, DUAN M, et al.2020 ^[47]
PTC1	Loc_Os09g27650	水稻 <i>O. sativa</i>	花粉发育 Pollen development	LI H, YUAN Z, VIZCAY-BARRENA G, et al.2011 ^[48]
OsTTA	Loc_Os03g13590	水稻 <i>O. sativa</i>	离子运输 Ion transport	TANAKA N, URAGUCHI S, KAJIKAWA M, et al.2018 ^[20]
OsPHD1	Loc_Os11g06130	水稻 <i>O. sativa</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	SUN M, JIA B, YANG J, et al.2017 ^[49]
OsTrx1	Loc_Os09g04890	水稻 <i>O. sativa</i>	调控开花 Regulate flowering	CHOI S C, LEE S, KIM S R, et al.2014 ^[50]
EHD3	Loc_Os08g01420	水稻 <i>O. sativa</i>	调控开花 Regulate flowering	MATSUBARA K, YAMANOUCHI U, NONOUE Y, et al.2011 ^[51]
TIP3	Loc_Os03g50780	水稻 <i>O. sativa</i>	花粉发育 Pollen development	YANG Z, SUN L, ZHANG P, et al.2019 ^[52]
CaPHD1	KAF3651619	辣椒 <i>C. annuum</i>	病原菌应答 Response to pathogen	李佳智,申磊,杨晟,等.2019 ^[33]
CaVIL	LOC107870734	辣椒 <i>C. annuum</i>	调控开花 Regulate flowering	MOHAN V, BOROVSKY Y, KAMARA I, et al.2018 ^[17]
CaMS1	CA05g06780	辣椒 <i>C. annuum</i>	花粉发育 Pollen development	JEONG K, CHOID, LEE J.2018 ^[54]
BrPHD8	LOC103852312	白菜 <i>B. rapa</i>	花粉发育 Pollen development	吴秀兰,唐文武.2023 ^[55]
BrPHD25	LOC103835144	白菜 <i>B. rapa</i>	花粉发育 Pollen development	吴秀兰,唐文武.2023 ^[55]
BrPHD30	LOC103845560	白菜 <i>B. rapa</i>	花粉发育 Pollen development	吴秀兰,唐文武.2023 ^[55]
—	SORBL3001G425900	高粱 <i>S. bicolor</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	杨博原,崔江慧,任根增,等.2020 ^[4]
HvMS1	AK373836	大麦 <i>H. vulgare</i>	花粉发育 Pollen development	FERNÁNDEZ GÓMEZ J, WILSON Z A.2014 ^[56]
MtPHD6	ABJ99763	蒺藜苜蓿 <i>M. truncatula</i>	非生物胁迫 Abiotic stress	QUAN W, LIU X, WANG L, et al.2019 ^[23]

1.9 基因的表达模式分析

为解析藜麦 *CqPHD-finger* 基因的表达特性,本研究整合来自本实验室的转录组数据和公共数据库的数据。本实验室数据包含藜麦种质 BW25 在不同季节(W:夏季;W:冬季)两种不同光照条件下(D:短日;L:长日)营养发育时期和开花时期(V:营养发育时期;F:花期)的叶和花两种部位(L:叶;P:花)的转录组数据。公共数据库的数据包括两部分,第一部分来自 PRJNA306026 项目,对 30 天龄水培藜麦幼苗施加干旱、高温、低磷及盐四种胁迫,取芽和根样品共 12 个,设 3 个生物学重复(其中盐胁迫根样品为 2 个生物学重复);第二部分由 2 个数据集组成,PRJNA306026 项目数据包含藜麦花朵和未成熟籽粒、侧生分生组织、叶片_叶柄、茎以及整株幼苗共 6 个样品,PRJNA816061 项目数据包含藜麦雌蕊、雄蕊、籽粒和幼苗的根共 4 个样品,均设 3 个生物学重复。所有数据分析均在 Linux 系统中完成。

首先使用 HISAT2 将各样本的 clean reads 比对至藜麦参考基因组,获得初始比对结果;随后通过 Samtools 将 SAM 格式文件转换为经过排序的 BAM 文件;利用 featureCounts 工具进行基因水平的读数计数,并将所有样本的计数结果整合为一个完整的表达量矩阵;基于 featureCounts 获得的基因计

数及参考基因组的基因长度信息,计算各基因在各样本中的每百万转录本数(Transcripts Per Million, TPM)值,实现表达量的标准化。最后,基于标准化后的表达数据,使用 RStudio 软件(2025.09.2+418)分别绘制了展示 *CqPHD-finger* 基因在不同组织间及不同胁迫条件下表达模式的热图,以直观呈现该基因家族的表达特征。

1.10 实时荧光定量 PCR 分析

使用植物组总 RNA 提取试剂盒 DP432(TIANGEN)提取藜麦短日及长日处理下的根、茎、叶、花序组织的总 RNA,随后使用 FastKing cDNA 第一链合成试剂盒 KR116(TIANGEN)合成第一链 cDNA。以 *Cq_actin-1* 基因(GenBank:LOC110715281)为内参基因^[57],利用 NCBI 网站在线(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/>)设计 qRT-PCR 引物(表 2)。依据 TIANGEN 荧光定量试剂盒 FP205 说明书,配置 20 μ L 的 qRT-PCR 反应体系。反应程序为:95 $^{\circ}$ C 预变性 15 min,95 $^{\circ}$ C 变性 10 s,60 $^{\circ}$ C 退火 32 s 的 40 个循环的 PCR 扩增。通过相对定量的分析方法,采用 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 计算基因的相对表达量,设置 3 次生物学重复,每个生物学重复设置 3 个技术重复。

表 2 藜麦 *CqPHD-finger* 基因的 qRT-PCR 引物
Table 2 qRT-PCR primers of the quinoa *CqPHD-finger* gene

基因名称 Gene ID	正向引物(5'-3') Forward primer(5'-3')	反向引物(3'-5') Reverse Primer(3'-5')
<i>CqPHD-finger35</i>	GGTGCACTTGAGTATAGGGTCG	GGCAGAGGGATTCTCAGGTG
<i>CqPHD-finger29</i>	GGTGCACTTGAGTATAGGGTCG	TGATTGCTGAGGGGTTCTCG
<i>CqPHD-finger65</i>	ATTTCAGAACATAAACCCAGAAAA	TAGTGATGACTCCATCCAGAAC
<i>CqPHD-finger66</i>	GTTAACCAATGTCTCCAACAGACG	AGTGATGACTCCATCCACAAC
<i>CqPHD-finger30</i>	CTTGCAATGGAGTGTTCCAC	CAAGCTCACTTTCCTTGAC
<i>CqPHD-finger23</i>	GGACTGTTGCTCTGGAAGAT	ATTATCTCGTTTCACCGCCT
<i>CqPHD-finger41</i>	TGTCAGTTTGGTGTCTCCTC	GCACTCTGAGATCTCTCTCG
<i>CqPHD-finger48</i>	ACAATCTTGTGGAGGGTCTTT	AGCCAATGACAAAGATTCGAC
<i>Cq_actin-1</i>	GACAGCCAAGACTAGCTCTT	TTCCGTATAGATCCTTCCTG

2 结果与分析

2.1 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员鉴定和蛋白理化性质分析

将藜麦 *CqPHD-finger* 结构域搜索的结果和 BLASTp 同源比对的结果取交集获得藜麦的 *PHD-finger* 家族成员,共 81 个 *CqPHD-finger* 基因,通过保守结构域预测过滤掉 6 个不含 PHD-superfamily 保守结构域的基因,对剩余 75 个基因的 PHD-SF 保守结构域进行多序列比对,发现其中有 6 个基因不含 Cys4-His-Cys3 的结构,最后确定藜麦中的 *PHD-*

finger 基因数目为 69 个。通过蛋白氨基酸序列理化性质分析,发现 69 个 PHD-finger 氨基酸平均数目为 1023 个,氨基酸数目介于 177~2327 之间;理论等电点介于 4.1~8.93 之间,其中 45 个蛋白 $pI < 7$,属于偏酸性;其余 24 个蛋白 $pI > 7$,偏碱性;所有蛋白的平均疏水指数均小于 0,为亲水蛋白。亚细胞定位预测结果表明,69 个 PHD-finger 成员的预测定位呈多样性:50 个定位在细胞核,8 个定位于叶绿体内,3 个定位于细胞质,3 个定位于线粒体,3 个定位在质膜,2 个定位在过氧化物酶体,说明其功能的多样但大部分成员主要可能在细胞核中行使其功能(表 3)。

表 3 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族候选成员信息Table 3 Candidate member information of the *CqPHD-finger* gene family in quinoa

基因名称 Gene name	定位名称 Locus name	染色体 Chromosome	亚组 Subgroup	氨基酸数量 Number of amino acid	等电点 Isoelectric point	亲水性总平均值 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Subcellular localization
<i>CqPHD-finger1</i>	CQ048815.mRNA1	Cq1A	group6	1623	5.30	−0.712	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger2</i>	CQ048405.mRNA1	Cq1A	group13	608	6.37	−0.487	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger3</i>	CQ047118.mRNA1	Cq1A	group3	1061	8.25	−0.505	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger4</i>	CQ046932.mRNA1	Cq1A	group13	1526	6.29	−0.561	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger5</i>	CQ025407.mRNA1	Cq1B	group6	1569	5.85	−0.494	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger6</i>	CQ024340.mRNA1	Cq1B	group13	610	6.24	−0.483	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger7</i>	CQ023855.mRNA1	Cq1B	group11	1555	5.31	−0.725	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger8</i>	CQ055714.mRNA1	Cq2A	group6	1420	5.83	−0.638	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger9</i>	CQ054960.mRNA1	Cq2A	group5	848	8.90	−0.754	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger10</i>	CQ054056.mRNA1	Cq2A	group13	1245	6.78	−0.351	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger11</i>	CQ053955.mRNA1	Cq2A	group13	2287	5.51	−0.442	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger12</i>	CQ053653.mRNA1	Cq2A	group13	1771	5.88	−0.179	质膜 Plasma membrane
<i>CqPHD-finger13</i>	CQ016419.mRNA1	Cq2B	group13	1483	6.33	−0.582	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger14</i>	CQ015337.mRNA1	Cq2B	group5	865	8.93	−0.762	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger15</i>	CQ014271.mRNA1	Cq2B	group13	2302	5.43	−0.419	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger16</i>	CQ014085.mRNA1	Cq2B	group13	1768	5.82	−0.179	质膜 Plasma membrane
<i>CqPHD-finger17</i>	CQ046008.mRNA1	Cq3A	group7	177	5.12	−0.811	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger18</i>	CQ044650.mRNA1	Cq3A	group2	1356	5.54	−0.756	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger19</i>	CQ044430.mRNA1	Cq3A	group1	353	7.89	−0.55	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger20</i>	CQ044371.mRNA1	Cq3A	group3	1151	8.01	−0.708	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger21</i>	CQ043825.mRNA1	Cq3A	group13	675	8.92	−0.836	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger22</i>	CQ017938.mRNA1	Cq3B	group7	261	5.01	−0.796	细胞质 Cytoplasm
<i>CqPHD-finger23</i>	CQ017336.mRNA1	Cq3B	group2	1419	5.78	−0.699	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger24</i>	CQ017097.mRNA1	Cq3B	group1	353	8.35	−0.586	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger25</i>	CQ017031.mRNA1	Cq3B	group3	750	8.48	−0.89	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger26</i>	CQ037566.mRNA1	Cq4A	group4	870	7.58	−0.571	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger27</i>	CQ037244.mRNA1	Cq4A	group11	1919	4.94	−0.428	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger28</i>	CQ035787.mRNA1	Cq4A	group13	779	6.02	−0.914	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger29</i>	CQ035674.mRNA1	Cq4A	group10	706	8.31	−0.224	线粒体 Mitochondrion
<i>CqPHD-finger30</i>	CQ035653.mRNA1	Cq4A	group10	674	7.87	−0.234	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger31</i>	CQ035144.mRNA1	Cq4A	group13	2028	6.43	−0.455	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger32</i>	CQ022597.mRNA1	Cq4B	group4	1446	6.13	−0.254	质膜 Plasma membrane
<i>CqPHD-finger33</i>	CQ021899.mRNA1	Cq4B	group11	1894	4.91	−0.427	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger34</i>	CQ020528.mRNA1	Cq4B	group13	781	5.93	−0.876	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger35</i>	CQ020390.mRNA1	Cq4B	group10	708	8.46	−0.189	线粒体 Mitochondrion
<i>CqPHD-finger36</i>	CQ020370.mRNA1	Cq4B	group10	674	7.89	−0.25	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger37</i>	CQ019873.mRNA1	Cq4B	group13	2032	6.55	−0.428	细胞质 Cytoplasm
<i>CqPHD-finger38</i>	CQ032137.mRNA1	Cq5A	group12	1548	6.63	−0.623	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger39</i>	CQ031838.mRNA1	Cq5A	group13	864	4.76	−0.863	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger40</i>	CQ030030.mRNA1	Cq5A	group9	241	5.42	−0.601	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger41</i>	CQ029726.mRNA1	Cq5A	group13	1847	5.90	−0.333	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger42</i>	CQ029125.mRNA1	Cq5A	group2	1062	6.49	−0.581	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger43</i>	CQ006814.mRNA1	Cq5B	group12	1642	8.40	−0.662	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger44</i>	CQ006498.mRNA1	Cq5B	group13	893	4.67	−0.832	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger45</i>	CQ004677.mRNA1	Cq5B	group9	241	5.42	−0.601	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger46</i>	CQ004353.mRNA1	Cq5B	group13	1818	5.82	−0.351	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger47</i>	CQ003895.mRNA1	Cq5B	group9	215	4.10	−0.533	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger48</i>	CQ003755.mRNA1	Cq5B	group2	813	5.61	−0.625	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger49</i>	CQ028255.mRNA1	Cq6A	group1	377	8.91	−0.553	线粒体 Mitochondrion
<i>CqPHD-finger50</i>	CQ026656.mRNA1	Cq6A	group9	254	5.40	−0.706	过氧化物酶体 Peroxisome
<i>CqPHD-finger51</i>	CQ002846.mRNA1	Cq6B	group1	377	8.62	−0.545	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger52</i>	CQ001296.mRNA1	Cq6B	group9	254	5.51	−0.718	过氧化物酶体 Peroxisome
<i>CqPHD-finger53</i>	CQ043164.mRNA1	Cq7A	group11	1174	8.77	−0.323	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger54</i>	CQ042802.mRNA1	Cq7A	group6	2327	8.23	−0.576	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger55</i>	CQ042781.mRNA1	Cq7A	group11	854	6.50	−0.29	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger56</i>	CQ041523.mRNA1	Cq7A	group9	253	5.08	−0.729	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger57</i>	CQ041373.mRNA1	Cq7A	group11	1260	8.37	−0.613	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger58</i>	CQ009475.mRNA1	Cq7B	group11	921	8.75	−0.441	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger59</i>	CQ008984.mRNA1	Cq7B	group11	842	6.36	−0.317	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger60</i>	CQ039872.mRNA1	Cq8A	group9	251	5.22	−0.809	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger61</i>	CQ039695.mRNA1	Cq8A	group13	514	5.76	−0.391	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger62</i>	CQ012125.mRNA1	Cq8B	group9	255	5.30	−0.767	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger63</i>	CQ011946.mRNA1	Cq8B	group13	557	5.81	−0.285	细胞质 Cytoplasm
<i>CqPHD-finger64</i>	CQ051049.mRNA1	Cq9A	group11	740	8.11	−0.355	细胞核 Nucleus

续表 3

基因名称 Gene name	定位名称 Locus name	染色体 Chromosome	亚组 Subgroup	氨基酸数量 Number of amino acid	等电点 Isoelectric point	亲水性总平均值 Grand average of hydropathicity	亚细胞定位 Subcellular localization
<i>CqPHD-finger65</i>	CQ050696.mRNA1	Cq9A	group10	710	7.53	−0.301	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger66</i>	CQ034108.mRNA1	Cq9B	group10	710	7.9	−0.28	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger67</i>	CQ033650.mRNA1	Cq9B	group8	1787	5.64	−0.464	细胞核 Nucleus
<i>CqPHD-finger68</i>	CQ032967.mRNA1	Cq9B	group9	254	5.09	−0.725	叶绿体 Chloroplast
<i>CqPHD-finger69</i>	CQ032437.mRNA1	Cq9B	group11	1224	8.09	−0.6	细胞核 Nucleus

2.2 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族进化树分析

为了探究藜麦中 *PHD-finger* 基因的系统发育关系,对 *CqPHD-finger* 基因进行系统发育分析,并构建

系统发育进化树(图 1)。69 个 *CqPHD-finger* 基因以拟南芥的 *PHD* 基因亚家族为参考,基于 BLASTp 的结果将藜麦的基因家族成员分为 13 个亚组(group1—13)。

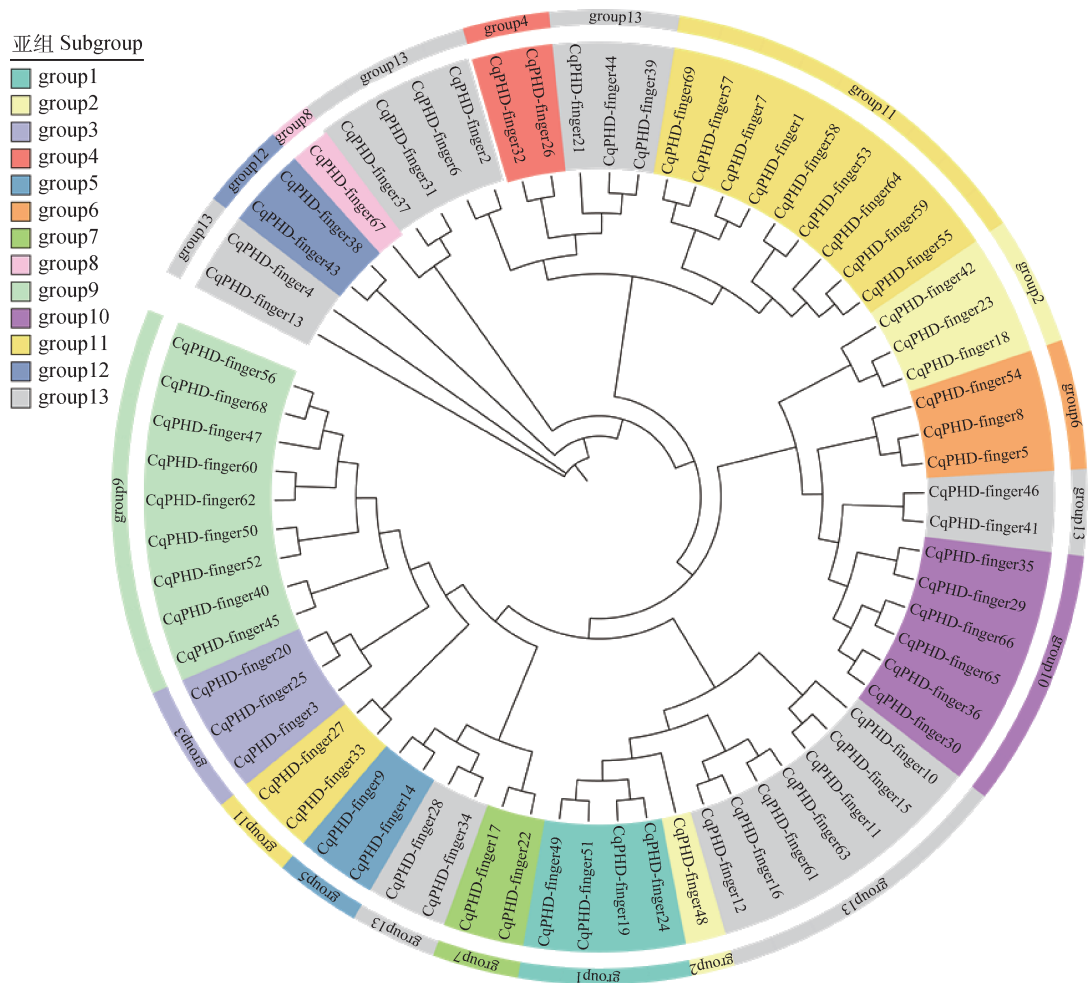


图 1 *CqPHD-finger* 基因家族系统发育进化树分析

Fig. 1 Phylogenetic tree analysis of the *CqPHD-finger* gene family

2.3 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员保守基序和基因结构分析

为探究藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族的结构特征,对其保守基序(Motif)与基因结构进行分析,发现所有成员均包含 Motif3,且除 10 个成员(*CqPHD-finger43*, *CqPHD-finger38*, *CqPHD-finger42*, *CqPHD-finger54*, *CqPHD-finger8*, *CqPHD-finger5*, *CqPHD-*

finger16, *CqPHD-finger48*, *CqPHD-finger22* 和 *CqPHD-finger17*)外,均含有 Motif1,提示这两个基序可能是该家族的核心功能元件。除 Group13 外,各亚组内部基序组成高度保守,组间差异明显。基因结构分析显示,同一亚组内基因的外显子数量与长度较保守,不同亚组间差异显著(图 2),但结构保守性与亚家族分类未呈现直接对应关系。

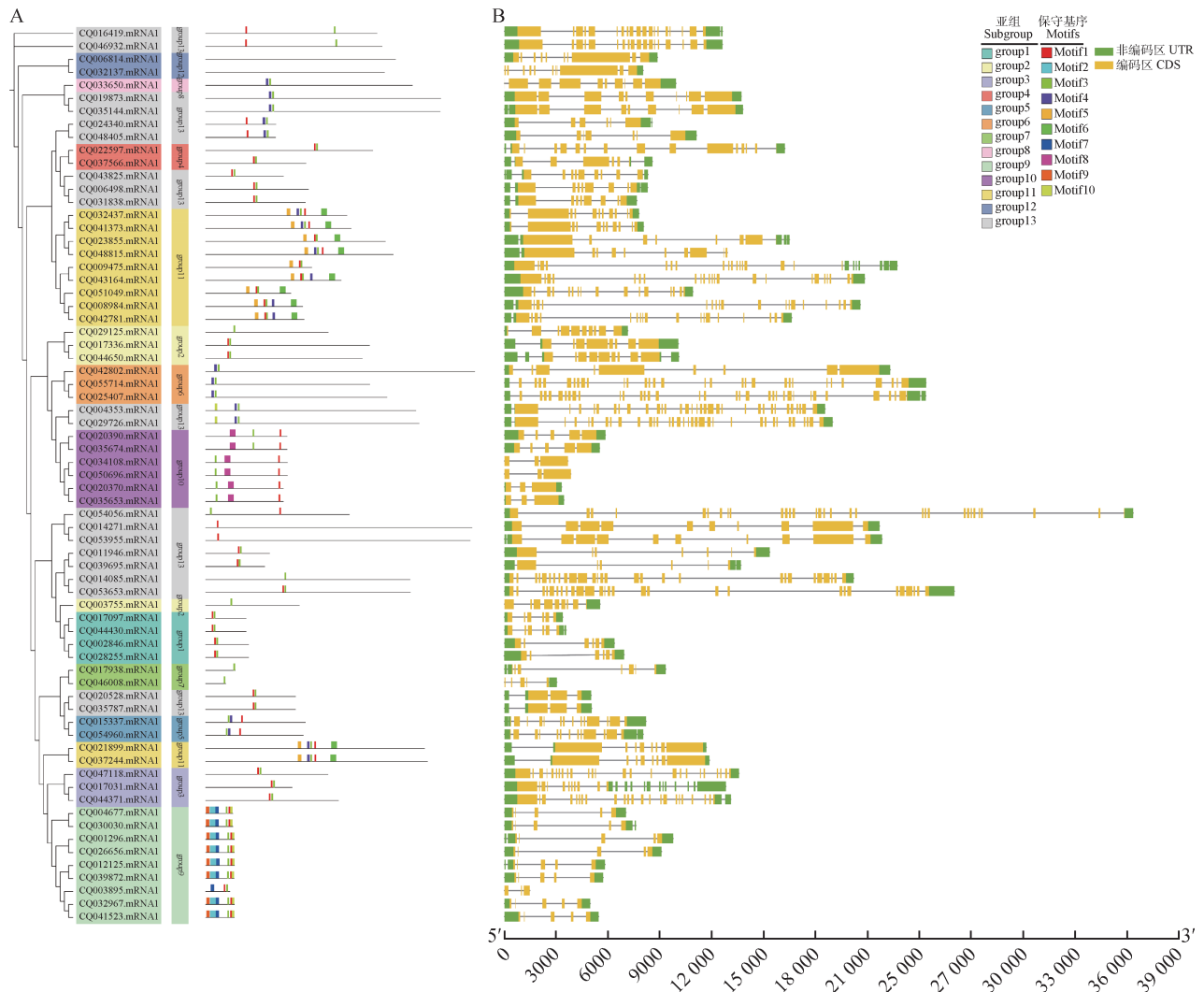


图2 *CqPHD-finger* 基因家族成员保守基序和基因结构分析

Fig. 2 Analysis of conserved motifs and gene structures of members of the *CqPHD-finger* gene family

注: A为藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员的 Motif, B为藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员的基因结构

Note: A is Motifs of the *CqPHD-finger* gene family members, B is Gene structures of the *CqPHD-finger* gene family members

2.4 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员的染色体定位和共线性分析

为明确藜麦中 *CqPHD-finger* 基因在染色体上的分布特征,本研究进行了染色体定位分析。结果显示 69 个 *CqPHD-finger* 基因在藜麦 18 条染色体 (Cq1A-Cq9A, Cq1B-Cq9B) 上呈不均匀分布 (图 3A)。这些基因在各染色体间的数量差异并不显著,且在同一染色体上多呈分散排列状态,未形成明显的基因簇,表明该基因家族成员在藜麦基因组中具有广泛的分布特征。

为揭示藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族的进化机制,对其进行了系统的共线性分析。物种内共线性分析鉴定到 37 对由片段复制事件产生的 *CqPHD-*

finger 基因对,这些复制事件广泛分布于多条染色体上 (图 3B),表明片段复制是驱动藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族扩张的重要进化动力。

跨物种共线性分析进一步揭示了该基因家族的进化关系。藜麦与双子叶植物 (拟南芥、大豆) (图 3D) 间的共线性区块 (143 个) 远多于与单子叶植物 (玉米、水稻) (图 3E) 的 (16 个),表明其与双子叶植物同源基因亲缘关系更近。同时,藜麦与其二倍体祖先种 (苍白茎藜、瑞典藜) (图 3C) 之间存在大规模共线性区块,证实了异源四倍体藜麦在基因组结构上的保守性;但共线性区块内基因数量的不对称性,暗示多倍化后发生了广泛的基因丢失。

2.5 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员启动子的顺式作用元件分析

使用 PlantCARE 对 *CqPHD-finger* 基因起始密码子上游 2000 bp 启动子序列进行顺式作用元件分析,剔除基础转录元件及功能不明确的序列后,共鉴定出 67 种具有明确注释的元件。按功能可将其分为 12 类,按元件数量从高到低排序依次为:光响应、胁迫响应、茉莉酸甲酯响应、脱落酸响应、MYB 转录因子结合位点、组织与发育特异性、赤霉素响应、生长素响应、水杨酸响应、保守模块、昼夜节律调控及细胞周期调控元件(图 4)。所有基因启动子区均含至少一种植物激素应答元件,不同基因间元件的种类与数量差异明显。上述组合模式表明, *CqPHD-finger* 基因的转录受多重信号调控,该基因可能广泛参与光信号转导、激素应答、非生物胁迫响应及特定组织发育过程。

2.6 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员的功能预测

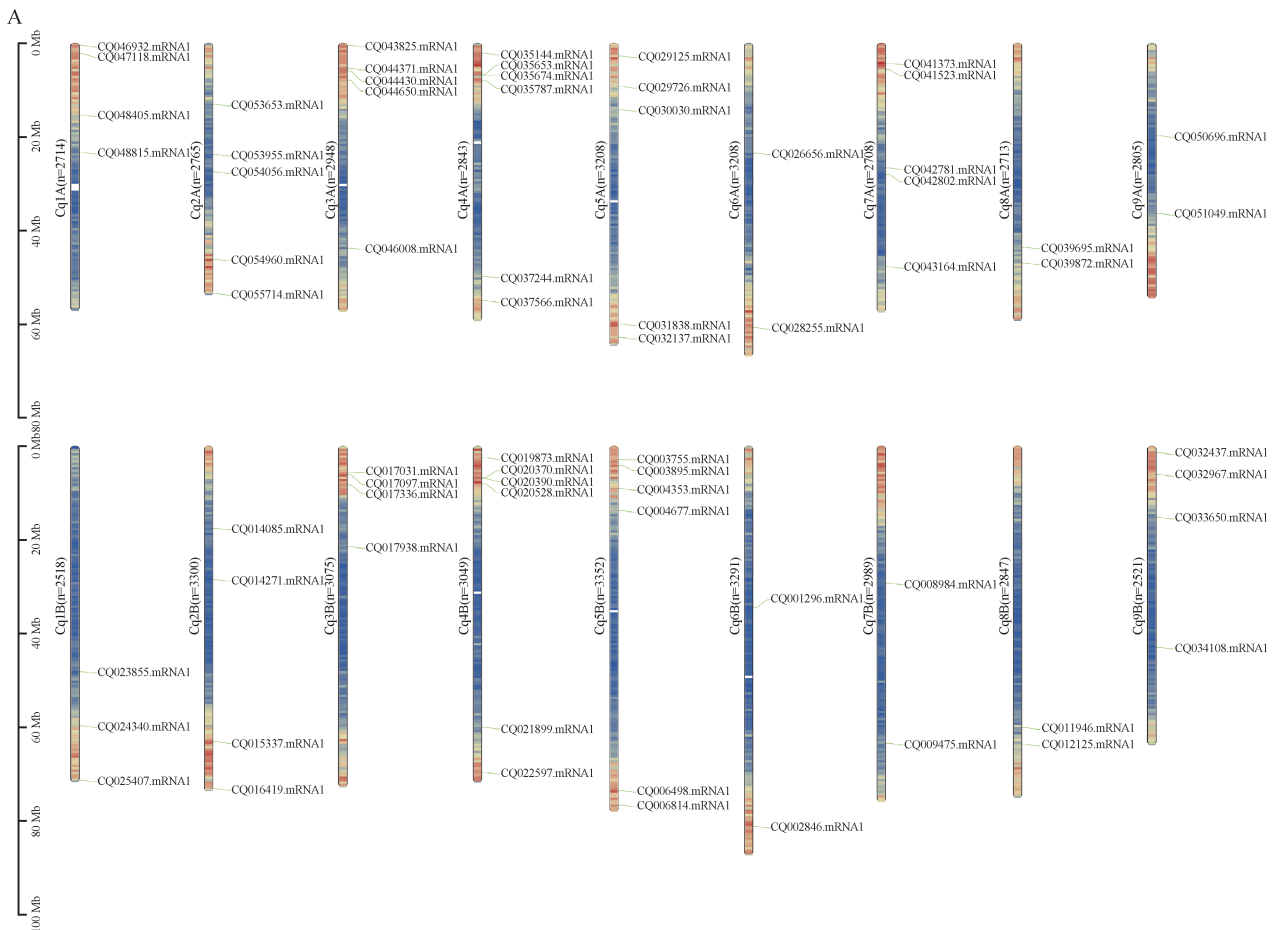
为预测 *CqPHD-finger* 基因潜在功能,构建了包含藜麦 69 个 PHD 蛋白及 9 个参考物种 35 个功能

已知同源蛋白的最大似然系统发育树(图 5)。系统发育分析表明, *CqPHD-finger* 基因与功能已知的同源蛋白呈现出明显的亚族特异性聚类特征。同一分支的成员共享高度保守的基序组合和结构域构型,而不同功能分支之间则在基序组成上存在明显差异。这种序列和结构上的一致性提示,同一分支内聚类的 *CqPHD-finger* 很可能执行与其同源蛋白相近的分子功能。

值得强调的是,group 9 与 group 10 两个亚组表现出较为明确的功能分化特征:group 9 亚组成员与已报道的参与非生物胁迫响应的外源同源蛋白聚为一支;group 10 亚组成员则与调控绒毡层发育的已知功能蛋白紧密聚类。二者各具特征性基序与结构域模式,暗示 group 9 主要参与非生物胁迫应答,group 10 可能在绒毡层发育及生殖调控中发挥重要作用。

2.7 不同非生物胁迫下 *CqPHD-finger* 基因家族的表达模式

分析了水培条件下高温、盐、干旱和低磷四种胁迫处理后, *CqPHD-finger* 基因在藜麦根和茎中的



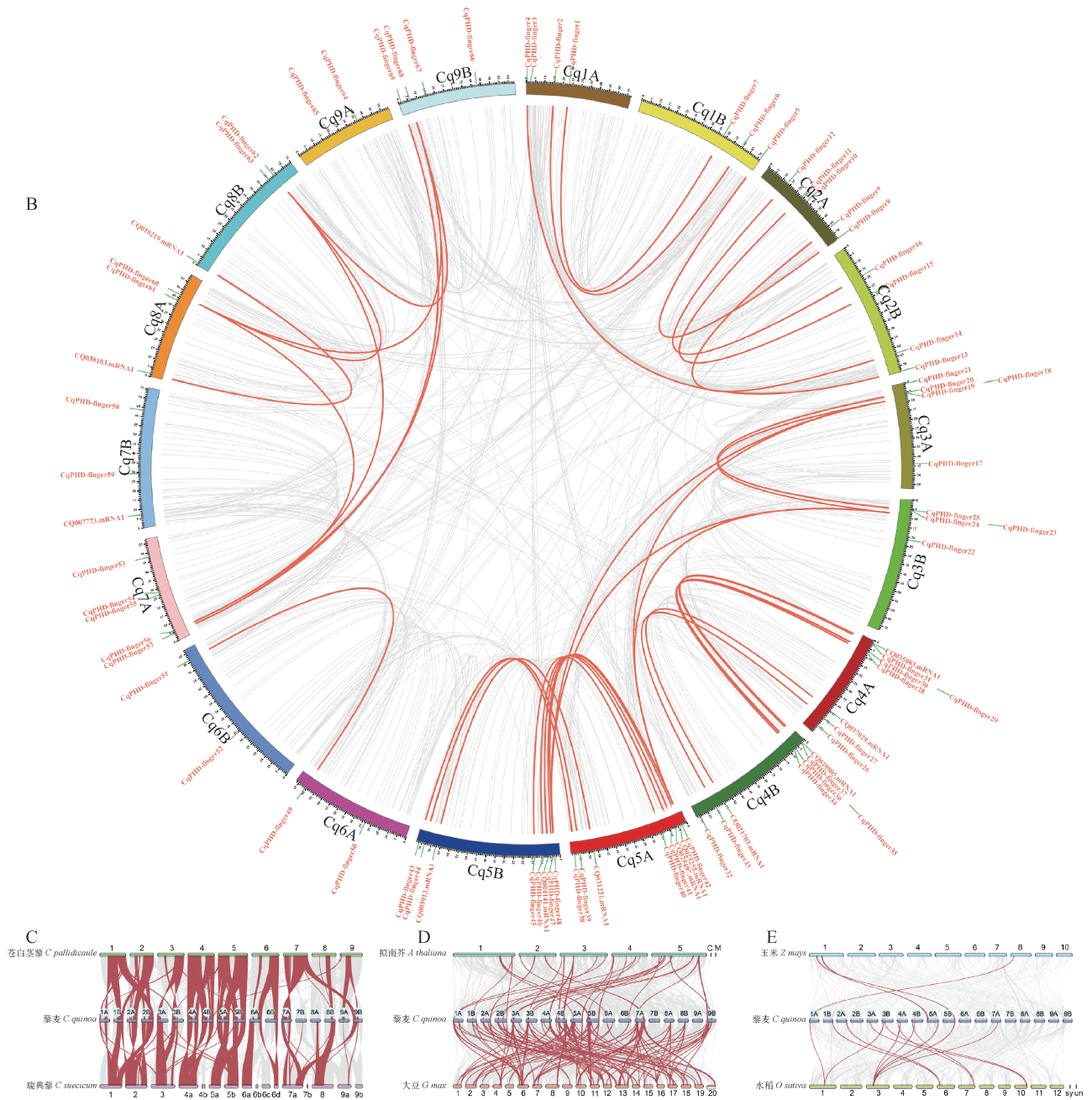


图3 *CqPHD-finger* 基因家族成员的染色体分布与共线性分析

Fig. 3 Chromosomal distribution and synteny analysis of members of the *CqPHD-finger* gene family

注: A为 *CqPHD-finger* 基因在藜麦 18 条染色体上的分布, 染色体信息后括号中的数字为染色体基因数量; B为 *CqPHD-finger* 基因家族成员在藜麦基因组内部的共线性关系; C为藜麦与苍白茎藜、瑞典藜间的跨物种共线性分析; D为藜麦与拟南芥、大豆间的跨物种共线性分析; E为藜麦与玉米、水稻间的跨物种共线性分析

Note: A. Physical locations of *CqPHD-finger* genes on the 18 chromosomes of quinoa, with the number after the chromosome information indicating the number of genes on that chromosome; B. Syntenic relationships among members of the *CqPHD-finger* gene family within the quinoa genome; C. Cross-species synteny analysis between quinoa and *Chenopodium pallidicaule* as well as *Chenopodium suecicum*; D. Cross-species synteny analysis between quinoa and *Arabidopsis thaliana* as well as *Glycine max*; E. Cross-species synteny analysis between quinoa and *Zea mays* as well as *Oryza sativa*

表达水平。在茎组织(图 6A)和根组织(图 6B)中, 在高温处理下, 大多数家族成员表达量均出现不同程度上调, 提示 *CqPHD-finger* 基因家族可能对高温胁迫具有较强的响应性; 在盐胁迫条件下, 根部

样品中被诱导上调的基因数量最少, 说明整体上对盐胁迫的响应相对较弱。从整体表达模式可以看出, 干旱处理可诱导大多数家族成员在茎和根中上调表达。低磷胁迫下茎中多数基因表现为下调或

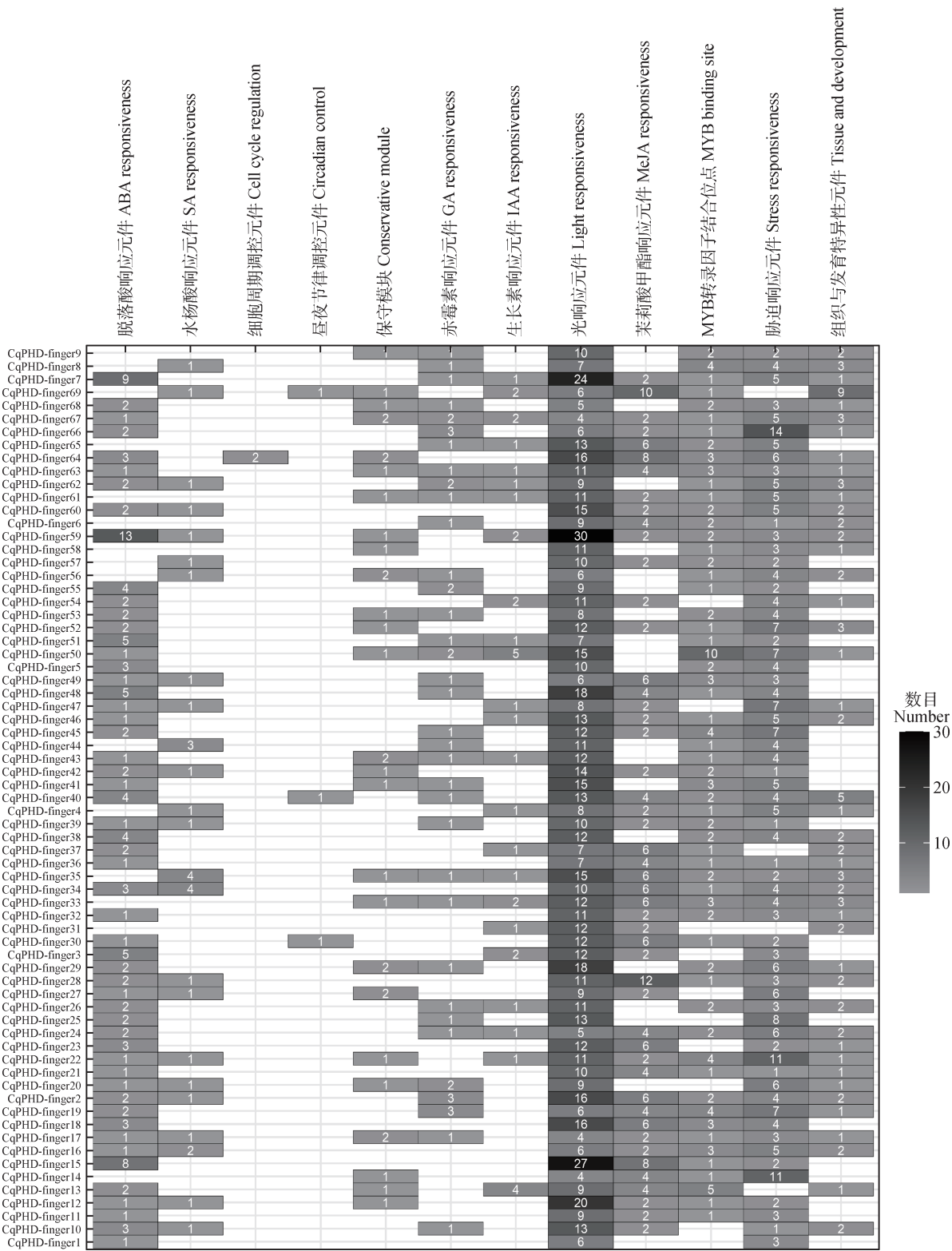


图 4 *CqPHD-finger* 基因家族成员启动子顺式作用元件数量及功能分析

Fig. 4 Analysis of the number and function of promoter cis-acting elements of members of the *CqPHD-finger* gene family

微弱上调,而根部基因则以上调表达为主,表明该家族成员可能主要在根部参与低磷胁迫响应。

综合来看,多数 *CqPHD-finger* 基因并非仅对单一胁迫敏感,而是呈现协同诱导模式。如茎中

CqPHD-finger56 和 *CqPHD-finger68* 在高温和盐胁迫下均显著上调, *CqPHD-finger42* 和 *CqPHD-finger28* 在干旱与低磷条件下均表现上调;根中 *CqPHD-finger46*, *CqPHD-finger3* 与 *CqPHD-finger53* 在高

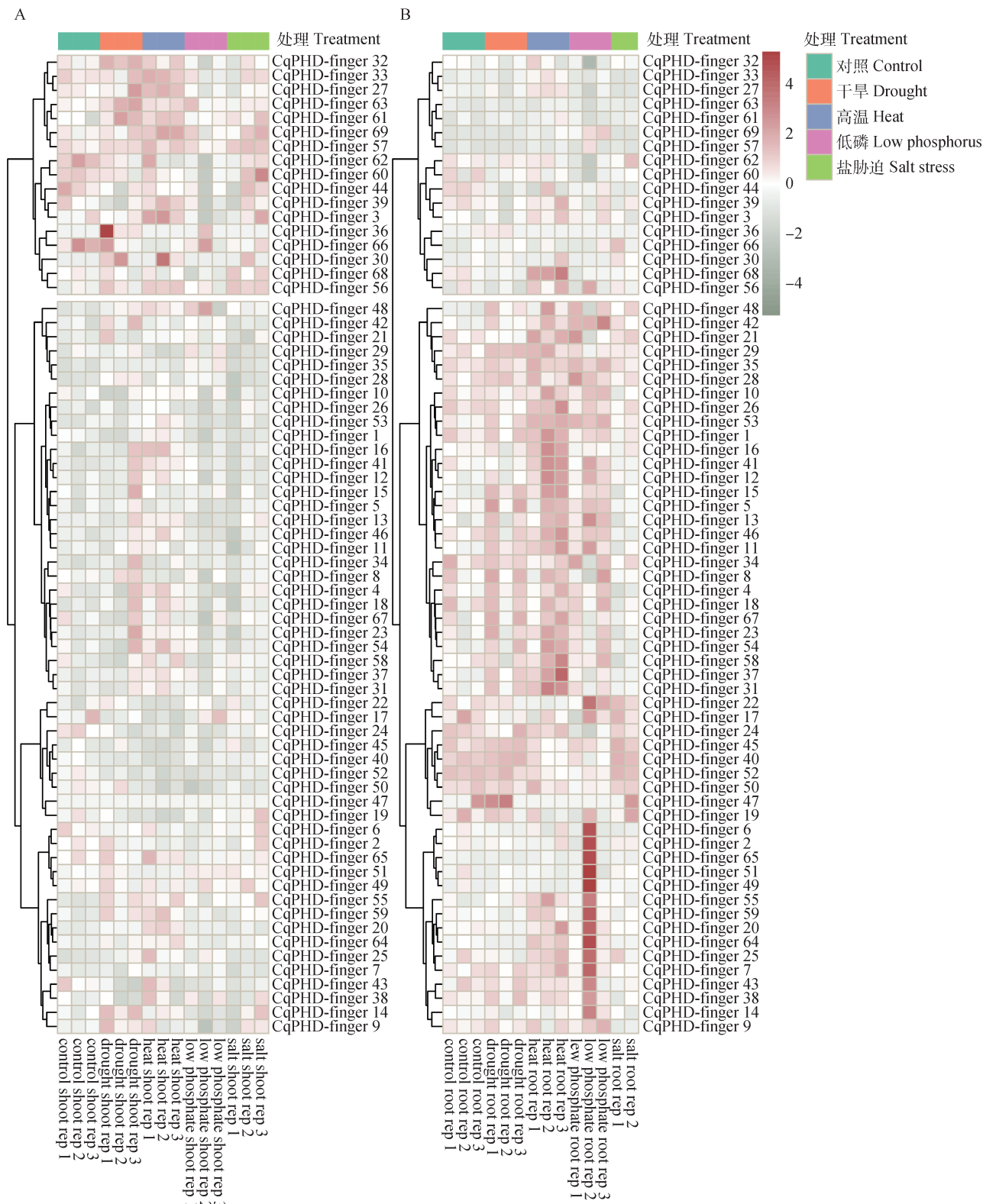


图 6 *CqPHD-finger* 基因家族在干旱、高温、低磷及盐胁迫下的相对表达量热图

Fig. 6 Heatmap of relative expression levels of the *CqPHD-finger* gene family under drought, high temperature, low phosphorus, and salt stress

注: A 为 *CqPHD-finger* 基因家族在藜麦茎组织中受干旱、高温、低磷及盐胁迫时的表达热图; B 为 *CqPHD-finger* 基因家族在藜麦根组织中受干旱、高温、低磷及盐胁迫时的表达热图

Note: A. Expression heatmap of the *CqPHD-finger* gene family in quinoa stem tissue under drought, high temperature, low phosphorus, and salt stress; B. Expression heatmap of the *CqPHD-finger* gene family in quinoa root tissue under drought, high temperature, low phosphorus, and salt stress

因出现表达增强的趋势。而在结籽期, *CqPHD-finger51*, *CqPHD-finger52*, *CqPHD-finger50*, *CqPHD-finger45*, *CqPHD-finger40*, *CqPHD-finger42*, *CqPHD-finger22*, *CqPHD-finger48* 和 *CqPHD-finger47* 等基因的表达在长日照条件下明显下调, 表明这些基因可能与正常结籽及籽粒发育过程相关。

在夏季条件下, *CqPHD-finger* 基因家族成员在夏季的整体表达模式与冬季高度一致, 即花序中表达始终高于叶片, 多数成员在营养生长向开花阶段转换时达到表达峰值。相较短日照处理, 长日照条件下 *CqPHD-finger* 基因家族整体表达水平有轻微

上调, 但多数基因的变化幅度中等偏弱, 仅有少数成员在特定组织和时期中出现明显上调。 *CqPHD-finger65*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger36* 和 *CqPHD-finger30* 在长日照开花期花序中被明显诱导, 提示其对长日照刺激高度敏感, 可能参与光周期依赖的开花调控或生殖器官发育相关途径。此外, 叶片中的 *CqPHD-finger23*, *CqPHD-finger41*, *CqPHD-finger25*, *CqPHD-finger67*, *CqPHD-finger15*, *CqPHD-finger11*, *CqPHD-finger48*, *CqPHD-finger59* 和 *CqPHD-finger55* 等基因在长日照下表达增强, 暗示叶片可能通过少部分 PHD 成员感知并整合光周

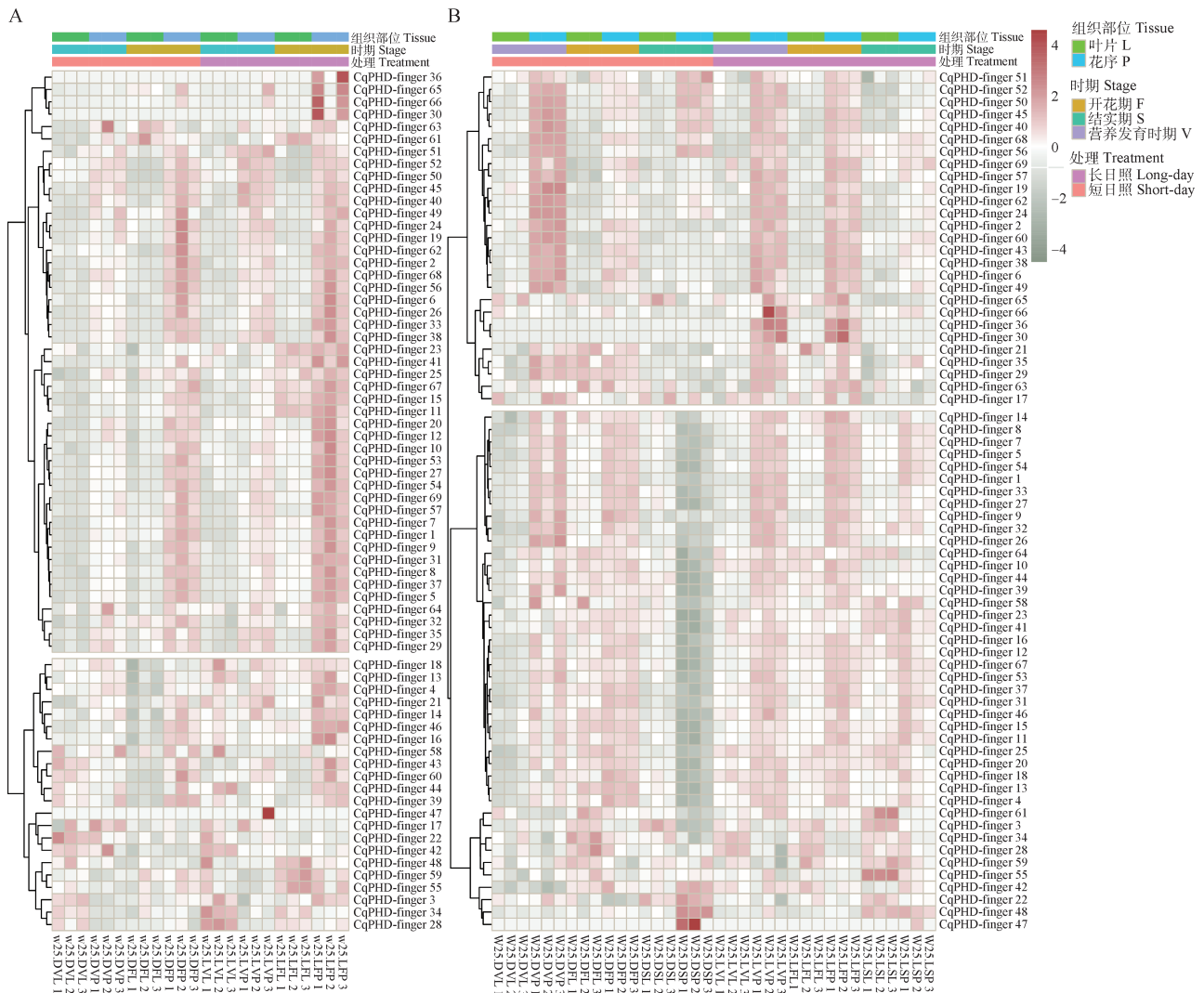


图7 *CqPHD-finger* 基因家族在长日与短日条件下夏季与冬季叶和花的相对表达量热图

Fig. 7 Heatmap of relative expression levels of the *CqPHD-finger* gene family in leaves and flowers under long-day and short-day conditions in summer and winter

注: A 为夏季叶和花中 *CqPHD-finger* 基因在长日照与短日照条件下的表达特征; B 为冬季叶和花中 *CqPHD-finger* 基因在长日照与短日照条件下的表达特征

Note: A. Expression characteristics of *CqPHD-finger* genes in leaves and flowers under long-day and short-day conditions in summer; B. Expression characteristics of *CqPHD-finger* genes in leaves and flowers under long-day and short-day conditions in winter

期信号,进而传递至花序发育通路,在系统水平调控开花进程。

2.9 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员在不同组织中的表达特征

基于茎尖、侧生分生组织、花及未成熟籽粒、叶柄、茎和幼苗等组织的转录组数据分析,发现 *CqPHD-finger* 基因家族呈现出组织特异性,多数基因仅在个别组织中高表达(图8A),上部一簇基因在顶端分生组织以及花与未成熟籽粒中高表达,而在叶柄和茎中表达量较低,如 *CqPHD-finger54*, *CqPHD-finger69*, *CqPHD-finger20* 等。推测这些基因可能参与分生组织活性维持、器官原基形成及花和籽粒早期发育调控。下部一簇基因在顶端和侧生分生组织中普遍上调,其中 *CqPHD-finger17*, *CqPHD-finger49*, *CqPHD-finger38*, *CqPHD-finger51*, *CqPHD-finger19*, *CqPHD-finger65* 等在分生组织和茎中相对表达量明显高于叶和花,暗示这些基因可能参与营养生长、机械支持组织发育以及次生细胞壁形成等过程。

进一步分析雄蕊、雌蕊和成熟籽粒共9个样本的表达(图8B),结果显示 *CqPHD-finger* 基因在关键生殖组织中形成不同组织优势表达模块。第一类为雄蕊优势表达模块:一簇基因在三个重复中持续维持较高表达,而在雌蕊和籽粒中的表达水平普遍较低。其中包括两组代表性基因: *CqPHD-finger59*, *CqPHD-finger48*, *CqPHD-finger55*, *CqPHD-finger23*, *CqPHD-finger34*, *CqPHD-finger28*, 以及 *CqPHD-finger22*, *CqPHD-finger17*, *CqPHD-finger64*, *CqPHD-finger50*, *CqPHD-finger13*, *CqPHD-finger56*, *CqPHD-finger57*, *CqPHD-finger3*。这些基因可能与花粉母细胞减数分裂、花粉壁形成、花粉粒成熟以及雄性配子体功能维持等过程相关。第二类为雌蕊优势及花器官共同表达模块,在雌蕊中表现出显著高表达,而在雄蕊和籽粒中仅维持中低表达水平,代表性基因包括 *CqPHD-finger24*, *CqPHD-finger19*, *CqPHD-finger51*, *CqPHD-finger9* 以及 *CqPHD-finger16*, *CqPHD-finger1*, *CqPHD-finger52*, *CqPHD-finger38*, 这些基因可能参与胚珠发育、雌性配子体形成,以及受精前后雌蕊相关组织的结构与功能变化等过程。第三类为籽粒优势表达模块,在籽粒样

本中持续保持较高表达,而在雄蕊和雌蕊中的表达水平较低,包含 *CqPHD-finger67*, *CqPHD-finger30*, *CqPHD-finger15*, *CqPHD-finger44*, *CqPHD-finger11*, *CqPHD-finger37*, *CqPHD-finger6*, *CqPHD-finger2*, *CqPHD-finger31*, *CqPHD-finger61*, *CqPHD-finger58*, *CqPHD-finger36* 等基因,这些基因可能参与胚和胚乳形成、储藏物质沉积、种皮发育,以及籽粒成熟表观遗传调控等关键过程。此外,还存在一小簇在雄蕊和雌蕊中共同维持较高表达、而在籽粒中表达显著下降的基因,形成“花器官共同表达模块”。该模块中的代表性基因包括 *CqPHD-finger21*, *CqPHD-finger26*, *CqPHD-finger68*, *CqPHD-finger49* 和 *CqPHD-finger69*, 可能参与花器官分化、花器成熟度调控以及花开花闭等相关过程。

2.10 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族 group9 和 group10 亚组的表达模式

CqPHD-finger 基因家族中 group9 和 group10 两个亚组的表达特征在一定程度上代表了全基因家族表达模式的典型趋势。在组织与时期特异性方面, group10 亚组的6个成员在顶端分生组织和侧生分生组织中普遍呈显著上调,仅 *CqPHD-finger35* 与 *CqPHD-finger29* 在花和未成熟籽粒中轻度升高(图9C),提示其偏向分生组织活性维持及营养-生殖转换调控。在关键生殖组织中, *CqPHD-finger35* 和 *CqPHD-finger29* 在雄蕊中的相对表达量明显上调,进一步表明二者可能在雄性生殖发育过程中发挥重要作用(图9D)。

在逆境胁迫响应方面, group9 亚组呈现明显的组织差异性逆境响应。茎组织中, 仅有 *CqPHD-finger68* 和 *CqPHD-finger56* 在干旱、高温和盐胁迫下有上调响应,而其余成员在不同胁迫处理下多表现为表达下降或响应较弱,整体上对这些胁迫刺激的反应并不明显(图9E);在根中, *CqPHD-finger68* 和 *CqPHD-finger56* 在高温胁迫下明显上调, *CqPHD-finger47*, *CqPHD-finger45* 和 *CqPHD-finger40* 在干旱及盐胁迫下表达量同样升高,提示这些成员对相应非生物胁迫较为敏感,可能参与根系的逆境应答(图9F)。上述结果进一步印证了 group10 偏向生长发育调控、group9 主导逆境应答的功能分化,并体现了两亚组在组织水平上的调控差异。

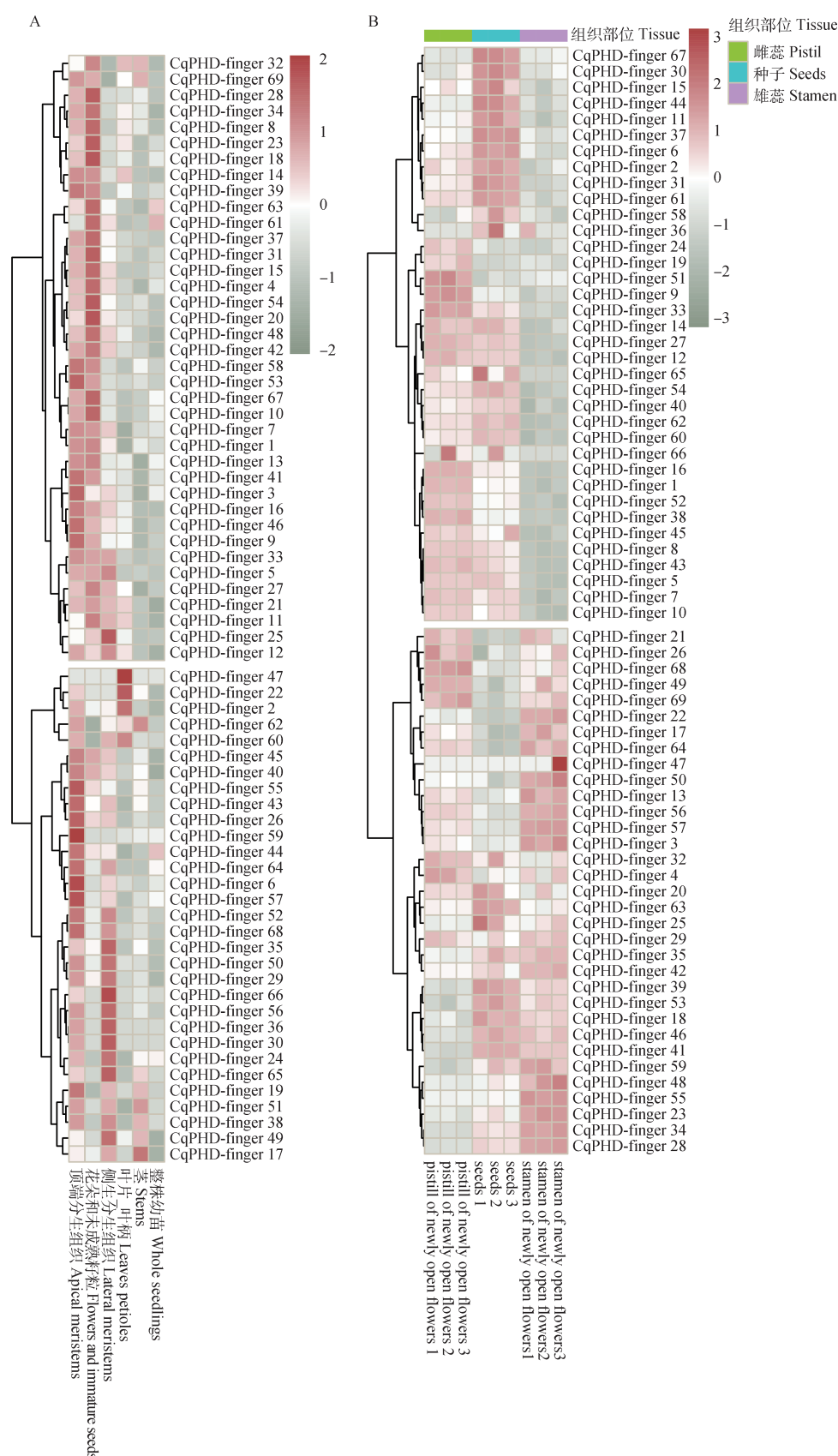


图 8 *CqPHD-finger* 基因家族的组织特异性相对表达量热图

Fig. 8 Tissue-specific heatmap of relative expression levels of the *CqPHD-finger* gene family
 注: A 为 *CqPHD-finger* 基因在整株幼苗、顶端分生组织、侧生分生组织、花和籽粒、叶片叶柄和茎中的表达模式; B 为 *CqPHD-finger* 基因在雌蕊、雄蕊、籽粒中的表达模式

Note: A. Expression patterns of *CqPHD-finger* genes in whole seedlings, apical meristem, lateral meristem, flowers and seeds, leaves, petioles, and stems; B. Expression patterns of *CqPHD-finger* genes in pistils, stamens, and seeds

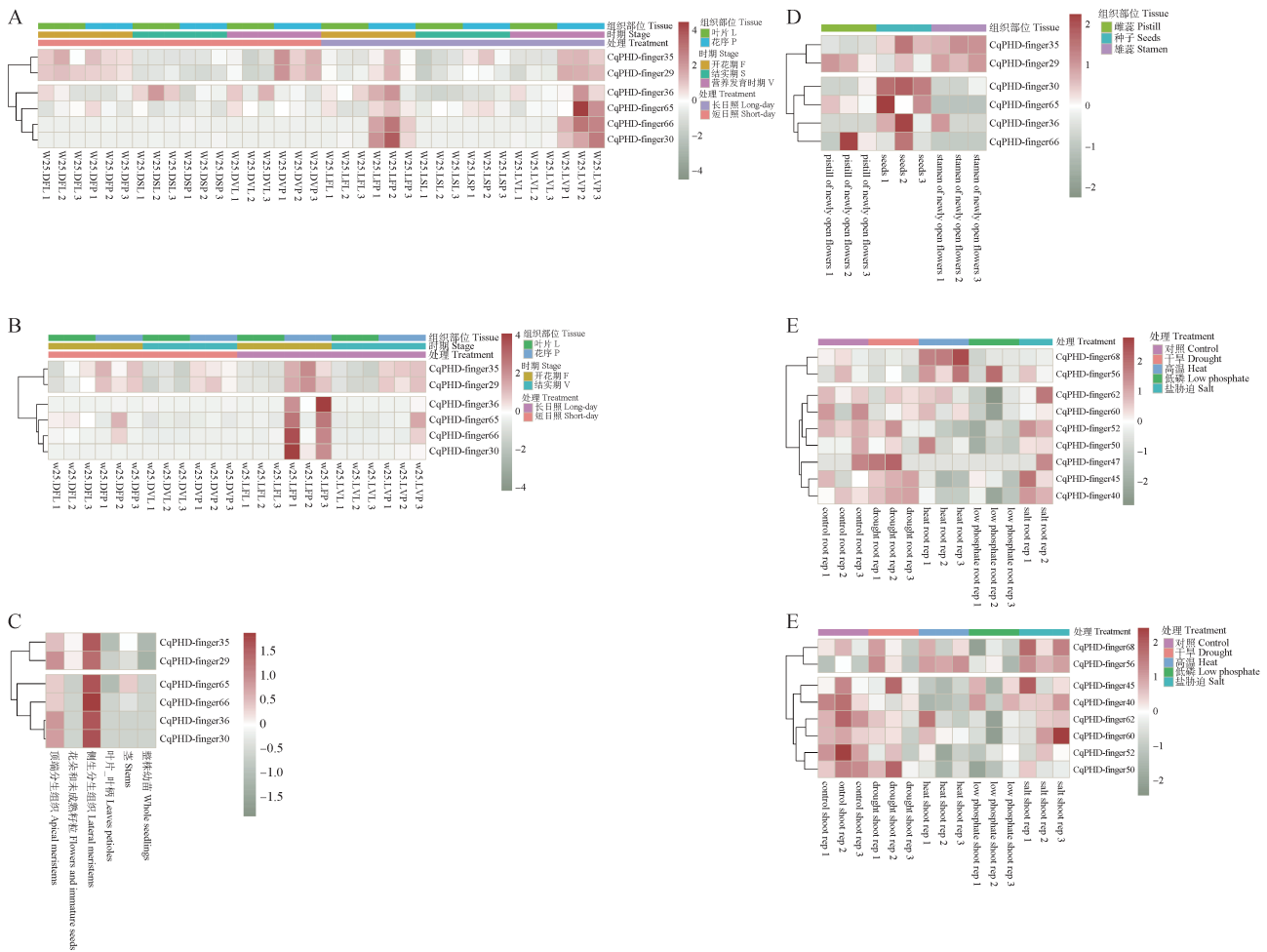


图 9 *CqPHD-finger* 基因家族胁迫相关的 group9 与发育相关的 group10 的表达模式

Fig. 9 Expression patterns of stress-related group 9 and development-related group 10 of the *CqPHD-finger* gene family

注: A 为冬季叶和花中 group10 亚组基因在长日照与短日照条件下的表达模式; B 为夏季叶和花中 group10 亚组基因在长日照与短日照条件下的表达模式; C 为 group10 亚组基因在整株幼苗、顶端分生组织、侧生分生组织、花和籽粒、叶片叶柄和茎中的表达模式; D 为 group10 亚组基因在雌蕊、雄蕊、籽粒中的表达模式; E 为 group9 亚组基因在藜麦茎组织中受干旱、高温、低磷及盐胁迫下的表达热图; F 为 group9 亚组基因在藜麦根组织中受干旱、高温、低磷及盐胁迫下的表达热图

Note: A. Expression patterns of group10 genes in leaves and flowers under long-day and short-day conditions in winter; B. Expression patterns of group10 genes in leaves and flowers under long-day and short-day conditions in summer; C. Expression patterns of group10 genes in whole seedlings, apical meristem, lateral meristem, flowers and seeds, leaf blades, petioles, and stems; D. Expression patterns of group10 genes in pistils, stamens, and seeds; E. Expression heatmap of group9 genes in quinoa stem tissue under drought, high temperature, low phosphorus, and salt stress; F. Expression heatmap of group9 genes in quinoa root tissue under drought, high temperature, low phosphorus, and salt stress

2.11 藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族成员的表达模式验证

为验证藜麦开花调控中 *CqPHD-finger* 的潜在作用,筛选 8 个候选基因 *CqPHD-finger35*, *CqPHD-finger29*, *CqPHD-finger65*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger30*, *CqPHD-finger23*, *CqPHD-finger41*, *CqPHD-finger48*, 利用 qRT-PCR 检测这些基因在不同日照条件下花和叶组织中的表达。结果显示,花组织中, *CqPHD-finger35*, *CqPHD-finger65*, *CqPHD-finger41* 和 *CqPHD-finger48* 在长日照与短日照条件下无显著差异;而 *CqPHD-finger29*, *CqPHD-*

finger66, *CqPHD-finger30* 和 *CqPHD-finger23* 则表现出明显的日照响应性,其在长日照下的表达水平显著高于短日照。在叶组织中, *CqPHD-finger29*, *CqPHD-finger65*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger23*, *CqPHD-finger41* 和 *CqPHD-finger48* 的表达也受日照长度显著影响。上述结果表明, *CqPHD-finger29*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger30* 及 *CqPHD-finger23* 在响应日照变化方面表现出较强的组织特异性与表达调控模式,提示它们可能参与藜麦光周期调控的开花途径,具备深入研究的价值。

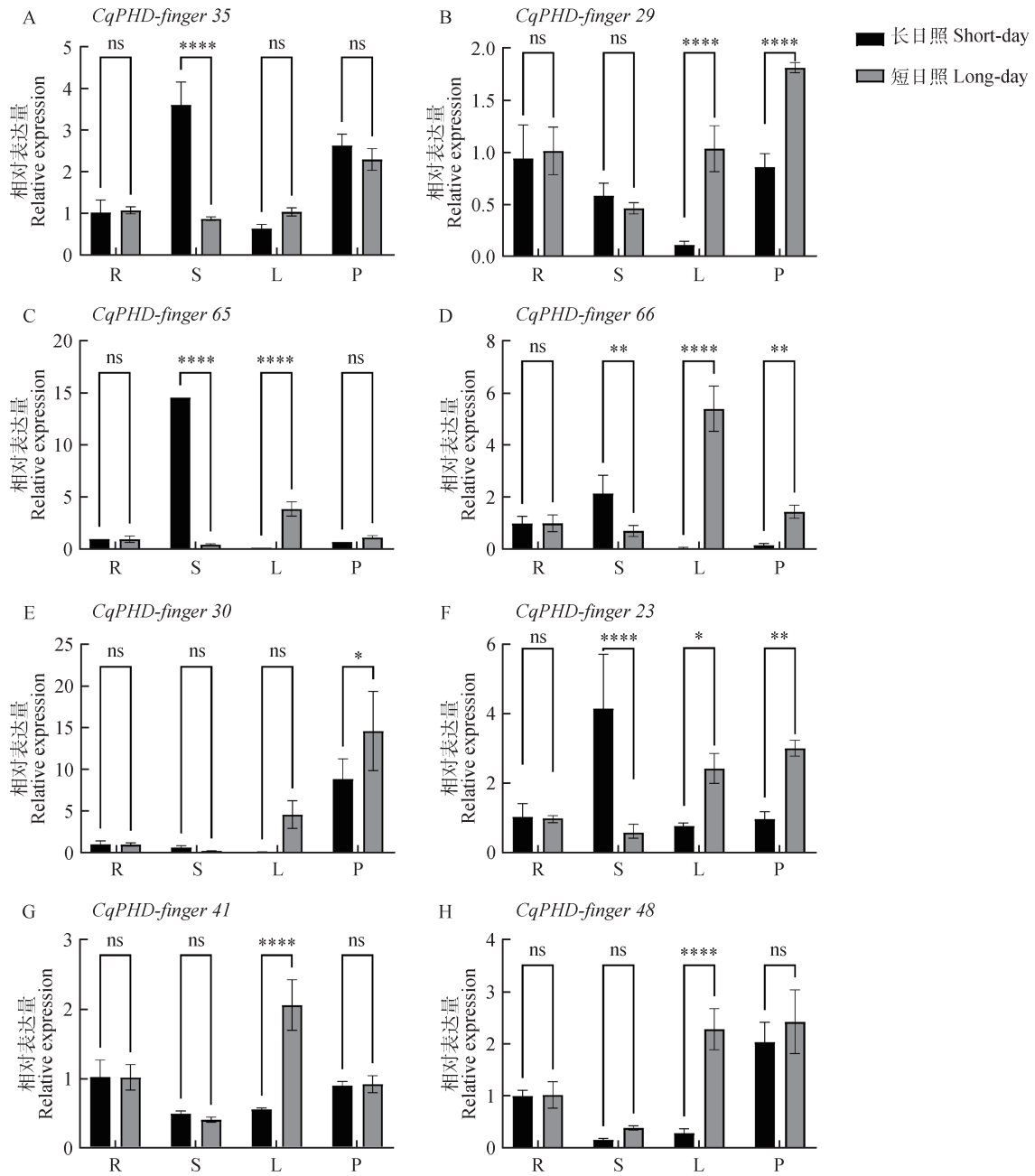


图 10 *CqPHD-finger* 候选基因在长日照与短日照下根、茎、叶、花中的相对表达量

Fig. 10 Relative expression levels of candidate *CqPHD-finger* genes in roots, stems, leaves, and flowers under long-day and short-day conditions

注: R 表示根; S 表示茎; L 表示叶; F 表示花。* 代表基因表达量的差异显著性, * 代表 $P < 0.05$, ** 代表 $P < 0.01$, **** 代表 $P < 0.001$

Note: R. Root; S. Stem; L. Leaf; F. Flower. * indicates the significance of differential gene expression, with * representing $P < 0.05$, ** representing $P < 0.01$ and **** representing $P < 0.001$

3 讨论

本研究首次在全基因组水平系统鉴定了藜麦 *CqPHD-finger* 基因家族, 共鉴定到 69 个成员。多数 *CqPHD-finger* 蛋白预测定位于细胞核, 携带典型的 PHD-SF 保守结构域及转录调控相关基序, 支持其作为表观遗传调控因子的潜在角色。从进化角度看, 该家族在 18 条染色体上呈不均匀分布, 种

内共线性鉴定到 37 对片段复制来源的基因对, 表明片段复制是家族扩张的主要动力, 藜麦在四倍体化后保留了大量复制产生的 PHD 成员, 为其精细转录调控网络的构建提供了遗传素材。跨物种共线性显示, 藜麦与双子叶植物尤其是苍白茎藜和瑞典藜存在大规模共线性区块, 说明家族整体保守; 同时区块内基因数目不对称暗示四倍化后经历了显著的基因丢失与亚功能化, 促进了亚组间功能分化。

保守基序与基因结构分析表明,“组内保守、组间分化”的格局与系统发育分组吻合,提示亚组划分反映了功能模块的潜在分区。启动子区富集光响应、激素及胁迫相关顺式元件,且元件组合差异显著,预示该家族受多重信号调控,不同成员已在上游层面实现精细分工,为其差异表达奠定了基础。

表达模式分析进一步支持了 *CqPHD-finger* 基因在开花调控中的重要功能。在组织和发育时期维度上, *CqPHD-finger* 基因在分生组织、花器官及早期籽粒中普遍高表达,而在叶柄、茎等营养组织中表达量较低,形成了“开花相关优势表达模块”。部分基因在顶端及侧生分生组织、花分生组织以及未成熟籽粒中显著高表达,提示其可能参与开花诱导、花器官建成及早期籽粒发育过程;另一部分基因在分生组织与茎中表达较高,而在成熟叶与花中表达较低,推测其可能通过影响营养生长向生殖生长的转变、茎的伸长与结构支持,间接调控开花进程。这些表达特征与已知 PHD 蛋白在多种植物中参与开花时间控制、花序发育和花器官身份决定等功能的研究结果相一致^[17, 39-40, 50]。

在关键生殖器官中, *CqPHD-finger* 表现出高度模块化的表达格局。结合 PHD 家族在拟南芥、水稻、大豆等物种中调控花药绒毡层和花粉发育的功能^[16, 38, 48],可以合理推测雄蕊优势表达簇中的基因可能参与藜麦花粉母细胞减数分裂、花粉壁形成及雄性配子体成熟等关键过程。对应地,雌蕊优势表达模块及花器官共同表达模块中的成员则更可能参与胚珠发育、雌性配子体形成以及花器官分化和成熟度调控。籽粒优势表达模块中,多个基因在成熟籽粒阶段持续高表达,推测与胚和胚乳形成、储藏物质沉积及种皮发育等过程密切相关,为后续解析藜麦产量与品质相关性状提供了有价值的候选靶点。

在环境响应层面,不同非生物胁迫对 *CqPHD-finger* 家族成员的影响具有明显差异,同时并非所有基因对同一种胁迫均呈现一致的上调或下调趋势:高温和干旱处理下多数成员呈上调趋势,说明这两类逆境是驱动家族转录重编程的主要信号。已有研究表明在玉米中 *ZmVIL2* 基因是一种筛选干旱品种玉米的候选基因^[46]、在水稻中 *OsPHD1* 基因在水分缺失条件下出现差异表达^[49]、拟南芥中 *AtAL5* 基因也在干旱条件下呈现出高耐受性^[24]。与之相反,盐胁迫下根系中响应上调的基因数量较少,反映该家族整体对盐信号的敏感性较低,但在拟南芥中的 *AtAL5* 基因与高粱中的 *SORBI. 3001G425900*

基因都被确定为抵抗盐胁迫的候选基因^[4, 24],暗示 *CqPHD-finger* 基因可能在进化中经历了功能收缩。值得注意的是,相当一部分 *CqPHD-finger* 基因存在多种胁迫重叠诱导的表达模式,可能参与多种逆境共享的核心应答网络。结合系统发育分析中 group9 亚组与“胁迫响应型”同源蛋白聚类以及其在根/茎中对干旱、高温和盐胁迫差异化响应的表达特征,可推测该亚组成员在逆境适应中具有复杂的调控过程,部分基因可能作为连接激素信号与表观调控的关键节点。

进一步分析发现,季节与光周期对 *CqPHD-finger* 的转录调控具有显著影响。冬、夏两季表达模式高度一致,说明其调控特征稳定。长日照下部分基因在花序和叶片中被显著诱导,其表达上调与花期延迟及不结籽的表型在时间和处理上高度对应,提示这些基因可能参与光周期依赖的开花调控。在长日照结籽阶段显著下调的一批基因,其表达模式与“不结籽”的表型吻合,提示这些基因可能是导致不结籽的重要线索。结合 group10 亚组与绒毡层发育相关 PHD 蛋白的聚类结果以及其在分生组织与雄蕊中的高表达特征,推测该亚组成员可能在光周期调控的生殖发育通路中扮演关键角色,对藜麦长日照环境下的花粉发育异常和结籽障碍具有重要影响。基于 qRT-PCR 验证结果与“不结籽”表型的关联,确认 *CqPHD-finger29*, *CqPHD-finger65*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger30*, *CqPHD-finger23*, *CqPHD-finger41*, *CqPHD-finger48* 是响应光照变化、调控藜麦开花结籽的关键候选基因。其中, *CqPHD-finger29*, *CqPHD-finger66*, *CqPHD-finger30*, *CqPHD-finger23* 在花序中的表达受日照显著诱导,表明其很可能在成花转变阶段扮演直接调控角色;而 *CqPHD-finger65*, *CqPHD-finger41*, *CqPHD-finger48* 的显著差异表达提示其可能作用于花器官发育或籽粒形成过程,为解析藜麦光周期响应及生殖发育异常的分子基础提供了候选调控因子。

4 结论

本研究在全基因组水平鉴定了藜麦 69 个 *CqPHD-finger* 家族成员,系统解析了其结构特征、染色体分布、进化关系、顺式元件及复制扩张模式,表明片段复制是家族扩张的主要动力。结合多组转录组数据,揭示该家族在分生组织、花器官、籽粒

及不同胁迫下具有组织、时期和胁迫特异性表达特征,其中部分成员与生殖发育、非生物胁迫响应及光周期调控密切相关。研究构建了藜麦 *CqPHD-finger* 家族的系统框架,筛选出一批关键候选基因,为解析藜麦表观遗传调控及耐逆高产分子育种提供理论依据和基因资源。

参考文献

- [1] TAKATSUJI H. Zinc-finger transcription factors in plants [J]. Cellular and Molecular Life Sciences CMLS, 1998, 54(6): 582-596
- [2] SCHINDLER U, BECKMANN H, CASHMORE A R. HAT3.1, a novel *Arabidopsis* homeodomain protein containing a conserved cysteine-rich region [J]. The Plant Journal, 1993, 4(1): 137-150
- [3] 杨珺凯, 沈阳, 才晓溪, 等. 大豆 PHD 家族蛋白的全基因组鉴定及表达特征分析 [J]. 作物杂志, 2019(3): 55-65
YANG J K, SHEN Y, CAI X X, et al. Genome-wide identification and expression patterns analysis of the PHD family protein in *Glycine max* [J]. Crops, 2019(3): 55-65
- [4] 杨溥原, 崔江慧, 任根增, 等. 高粱 PHD-Finger 基因家族的鉴定、分类及表达特征分析 [J]. 山地农业生物学报, 2020, 39(4): 10-20
YANG P Y, CUI J H, REN G Z, et al. Identification, classification and expression characteristics of sorghum *PHD*-finger gene family [J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2020, 39(4): 10-20
- [5] LIU M L, LI W J, ZHENG X L, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *PHD* finger gene family in pea (*Pisum sativum*) [J]. Plants, 2024, 13(11): 1489
- [6] JUNG W J, JEONG J H, YOON J S, et al. Genome-wide identification of the plant homeodomain-finger family in rye and *ScPHD5* functions in cold tolerance and flowering time [J]. Plant Cell Reports, 2024, 43(6): 142
- [7] 李晓波, 张俊武. 真核生物中锌指蛋白的结构与功能 [J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2009, 25(3): 206-211
LI X B, ZHANG J W. Structure and function of zinc finger proteins in eucaryon [J]. Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2009, 25(3): 206-211
- [8] 王依隆. 大豆 PHD-finger 转录因子 *GmPHD3* 参与高温高湿等胁迫的功能研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2020: 71-72
WANG Y L. Functional study of soybean PHD-finger transcription factor *GmPHD3* in high temperature and humidity stress [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020: 71-72
- [9] 冯英, 刘庆坡, 薛庆中. 水稻与拟南芥 PHDfinger 蛋白的系统分析 [J]. 遗传学报, 2004, 31(11): 1284-1293
FENG Y, LIU Q P, XUE Q Z. Comparative phylogenetic analysis of the rice and *Arabidopsis* PHD-finger proteins [J]. Acta Genetica Sinica, 2004, 31(11): 1284-1293
- [10] QUAN W L, CHAN Z L, WEI P W, et al. PHD finger proteins function in plant development and abiotic stress responses: an overview [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1297607
- [11] BIENZ M. The PHD finger, a nuclear protein-interaction domain [J]. Trends in Biochemical Sciences, 2006, 31(1): 35-40
- [12] QIN M Y, LUO W B, ZHENG Y, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *PHD*-finger gene family in *Solanum tuberosum* [J]. PLoS One, 2019, 14(12): e0226964
- [13] YANG C Y, VIZCAY-BARRENA G, CONNER K, et al. MALE STERILITY1 is required for tapetal development and pollen wall biosynthesis [J]. The Plant Cell, 2007, 19(11): 3530-3548
- [14] FU D L, DUNBAR M, DUBCOVSKY J. Wheat *VIN3*-like PHD finger genes are up-regulated by vernalization [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2007, 277(3): 301-313
- [15] KIM D H, SUNG S. The binding specificity of the PHD-finger domain of *VIN3* moderates vernalization response [J]. Plant Physiology, 2017, 173(2): 1258-1268
- [16] THU S W, RAI K M, SANDHU D, et al. Mutation in a PHD-finger protein *MS4* causes male sterility in soybean [J]. BMC Plant Biology, 2019, 19(1): 378
- [17] MOHAN V, BOROVSKY Y, KAMARA I, et al. *CaVIL1*, a plant homeodomain gene that promotes flowering in pepper [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(12): 2639-2649
- [18] LEE W Y, LEE D, CHUNG W I, et al. *Arabidopsis* ING and Alfin1-like protein families localize to the nucleus and bind to H3K4me3/2 *via* plant homeodomain fingers [J]. The Plant Journal, 2009, 58(3): 511-524
- [19] WU T, PI E X, TSAI S N, et al. *GmPHD5* acts as an important regulator for crosstalk between histone H3K4 di-methylation and H3K14 acetylation in response to salinity stress in soybean [J]. BMC Plant Biology, 2011, 11(1): 178
- [20] TANAKA N, URAGUCHI S, KAJIKAWA M, et al. A rice *PHD*-finger protein *OsTITANIA*, is a growth regulator that functions through elevating expression of transporter genes for multiple metals [J]. The Plant Journal, 2018, 96(5): 997-1006
- [21] WEI W, HUANG J, HAO Y J, et al. Soybean *GmPHD*-type transcription regulators improve stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants [J]. PLoS One, 2009, 4(9): e7209
- [22] 刘雨. 转录因子 *OSPHD1* 的过表达提高水稻耐逆性的研究 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2010: 42-43
LIU Y. Overexpression of a kind of transcription factor, *OSPHD1*, can enhance stress tolerance in rice [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2010: 42-43
- [23] QUAN W L, LIU X, WANG L H, et al. Ectopic expression of *Medicago truncatula* homeodomain finger protein, *MtPHD6*, enhances drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. BMC Genomics, 2019, 20(1): 982
- [24] WEI W, ZHANG Y Q, TAO J J, et al. The Alfin-like homeodomain finger protein *AL5* suppresses multiple negative factors to confer abiotic stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2015, 81(6): 871-883
- [25] SONG Y, GAO J, YANG F X, et al. Molecular Evolutionary Analysis of the Alfin-Like Protein Family in *Arabidopsis lyrata*, *Arabidopsis thaliana*, and *Thellungiella Halophila* [J]. PLoS One, 2013, 8(7): e66838
- [26] HARIADI Y, MARANDON K, TIAN Y, et al. Ionic and osmotic relations in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) plants grown at various salinity levels [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(1): 185-193
- [27] DAKHLI S, ABDOLALIZADEH L, HOSSEINI S M, et al. Quinoa protein: Composition, structure and functional properties [J]. Food Chemistry, 2019, 299: 125161
- [28] MALDONADO-TAÍPE N, REY E, TESTER M, et al. Leaf and shoot apical meristem transcriptomes of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) in response to photoperiod and plant development [J]. Plant, Cell & Environment, 2024, 47(6): 2027-2043
- [29] WU Q, BAI X, LUO Y M, et al. Identification of the global diurnal rhythmic transcripts, transcription factors and time-of-day specific *cis* elements in *Chenopodium quinoa* [J]. BMC Plant Biology, 2023, 23(1): 96
- [30] 张玉敏, 林春, 刘正杰, 等. 藜麦 *CqAMSlike* 基因的克隆与功能分析 [J]. 西北农业学报, 2024, 33(4): 683-694
ZHANG Y M, LIN C, LIU Z J, et al. Cloning and functional analysis of *CqAMSlike* in *Chenopodium quinoa* [J]. Acta Agri-

- culturae Boreali-occidentalis Sinica, 2024, 33(4): 683-694
- [31] SANTHOSHI Y, ANJANA A B, ZALA H, et al. Comprehensive analysis of the NHX gene family and its regulation under salt and drought stress in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Genes, 2025, 16(1): 70
- [32] FU W C. Genome-wide identification and characterization of the AP2/ERF gene family in quinoa (*Chenopodium quinoa*) and their expression profiling during abiotic stress conditions [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2024, 43(4): 1118-1136
- [33] MELGAR A E, RIZZO A J, MOYANO L, et al. Genome-wide identification and salt stress-expression analysis of the dehydrin gene family in *Chenopodium quinoa* [J]. Current Plant Biology, 2024, 38: 100340
- [34] CHEN Y Q, LIN Y F, ZHANG S B, et al. Genome-wide identification and characterization of the HAK gene family in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and their expression profiles under saline and alkaline conditions [J]. Plants, 2023, 12(21): 3747
- [35] 林春, 刘正杰, 董玉梅, 等. 藜麦的驯化栽培与遗传育种 [J]. 遗传, 2019, 41(11): 1009-1022
- LIN C, LIU Z J, DONG Y M, et al. Domesticated cultivation and genetic breeding of *Chenopodium quinoa* [J]. Hereditas, 2019, 41(11): 1009-1022
- [36] HORTON P, PARK K J, OBAYASHI T, et al. WoLF PSORT: protein localization predictor [J]. Nucleic Acids Research, 2007, 35: W585-W587
- [37] 张帆, 杨仲南, 张森. 拟南芥 PHD-finger 蛋白家族的全基因组分析 [J]. 云南植物研究, 2009, 31(3): 227-238
- ZHANG F, YANG Z N, ZHANG S. Genome-wide analysis of PHD-finger protein family in *Arabidopsis thaliana* [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2009, 31(3): 227-238
- [38] FERGUSON A C, PEARCE S, BAND L R, et al. Biphasic regulation of the transcription factor ABORTED MICRO-SPORES (AMS) is essential for tapetum and pollen development in *Arabidopsis* [J]. New Phytologist, 2017, 213(2): 778-790
- [39] SUNG S, AMASINO R M. Vernalization in *Arabidopsis thaliana* is mediated by the PHD finger protein VIN3 [J]. Nature, 2004, 427(6970): 159-164
- [40] SUNG S, SCHMITZ R J, AMASINO R M. A PHD finger protein involved in both the vernalization and photoperiod pathways in *Arabidopsis* [J]. Genes & Development, 2006, 20(23): 3244-3248
- [41] JIN J B, JIN Y H, LEE J, et al. The SUMO E3 ligase, AtSIZ1, regulates flowering by controlling a salicylic acid-mediated floral promotion pathway and through effects on FLC chromatin structure [J]. The Plant Journal, 2008, 53(3): 530-540
- [42] MÜSSIG C, KAUSCHMANN A, CLOUSE S D, et al. The *Arabidopsis* PHD-finger protein SHL is required for proper development and fertility [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2000, 264(4): 363-370
- [43] LÓPEZ-GONZÁLEZ L, MOURIZ A, NARRO-DIEGO L, et al. Chromatin-dependent repression of the *Arabidopsis* Floral integrator genes involves plant specific PHD-containing proteins [J]. The Plant Cell, 2014, 26(10): 3922-3938
- [44] 韦伟, 陶建军, 陈昊伟, 等. PHD6 识别组蛋白密码及 LHP1 从而提高大豆抗盐能 [C]//中国作物学会大豆专业委员会. 第十届全国大豆学术讨论会论文摘要集. 北京: 植物基因组学国家重点实验室/中国科学院遗传与发育生物学研究所; 中国科学院大学, 2017: 100
- WEI W, TAO J J, CHEN H W, et al. PHD6 recognizes histone code and LHP1 to improve salt tolerance in soybean [C]//Crop Science Society of China Soybean Professional Committee. Abstracts of the 10th National Soybean Symposium. Beijing: National Key Laboratory of Plant Genomics/Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences; University of Chinese Academy of Sciences, 2017: 100
- [45] HOU J J, FAN W W, MA R R, et al. MALE STERILITY 3 encodes a plant homeodomain-finger protein for male fertility in soybean [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2022, 64(5): 1076-1086
- [46] ZHANG D L, MA S X, LIU Z X, et al. ZmABF4-ZmVIL2/ZmFIP37 module enhances drought tolerance in maize seedlings [J]. Plant, Cell & Environment, 2024, 47(9): 3605-3618
- [47] AN X L, MA B, DUAN M J, et al. Molecular regulation of *ZmMs7* required for maize male fertility and development of a dominant male-sterility system in multiple species [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(38): 23499-23509
- [48] LI H, YUAN Z, VIZCAY-BARRENA G, et al. PERSISTENT TAPETAL CELL1 encodes a PHD-finger protein that is required for tapetal cell death and pollen development in rice [J]. Plant Physiology, 2011, 156(2): 615-630
- [49] SUN M Z, JIA B W, YANG J K, et al. Genome-wide identification of the PHD-finger family genes and their responses to environmental stresses in *Oryza sativa* L. [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2017, 18(9): 2005
- [50] CHOI S C, LEE S, KIM S R, et al. Trithorax group protein *Oryza sativa* trithorax1 controls flowering time in rice via interaction with early heading date3 [J]. Plant Physiology, 2014, 164(3): 1326-1337
- [51] MATSUBARA K, YAMANOUCHI U, NONOUE Y, et al. Ehd3, encoding a plant homeodomain finger-containing protein, is a critical promoter of rice flowering [J]. The Plant Journal, 2011, 66(4): 603-612
- [52] YANG Z F, SUN L P, ZHANG P P, et al. TDR INTERACTING PROTEIN 3, encoding a PHD-finger transcription factor, regulates Ubisch bodies and pollen wall formation in rice [J]. The Plant Journal, 2019, 99(5): 844-861
- [53] 李佳智, 申磊, 杨晨, 等. 一个辣椒 PHD-finger 家族转录因子 CaPHD1 的克隆及其表达分析 [J]. 热带作物学报, 2016, 37(4): 728-735
- LI J Z, SHEN L, YANG S, et al. Cloning and expressional characterization of pepper CaPHD1 gene [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2016, 37(4): 728-735
- [54] JEONG K, CHOI D, LEE J. Fine mapping of the genic male-sterile *ms₁* gene in *Capsicum annuum* L. [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(1): 183-191
- [55] 吴秀兰, 唐文武. 白菜 PHD-finger 转录因子家族的鉴定及进化分析 [J]. 分子植物育种, 2023, 21(20): 6649-6658
- WU X L, TANG W W. Identification and evolutionary analysis of the PHD-finger transcription factor family in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) [J]. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(20): 6649-6658
- [56] FERNÁNDEZ GÓMEZ J, WILSON Z A. A barley PHD finger transcription factor that confers male sterility by affecting tapetal development [J]. Plant Biotechnology Journal, 2014, 12(6): 765-777
- [57] 贾冰晨, 王宇, 张东亮, 等. 藜麦内参基因筛选及盐胁迫相关基因表达分析 [J]. 烟台大学学报(自然科学与工程版), 2020, 33(3): 283-288
- JIA B C, WANG Y, ZHANG D L, et al. Screening of reference genes and analysis of gene expression under salt stress in *Chenopodium quinoa* [J]. Journal of Yantai University (Natural Science and Engineering Edition), 2020, 33(3): 283-288